
DIVERSIDAD GENÉTICA NEUTRAL Y ADAPTATIVA, UNA SIMPLE EXPLICACIÓN. Jorge González. Ingeniero en Biotecnología Vegetal, jgonzalez@infor.cl. Grupo de Conservación y Mejoramiento Genético Instituto Forestal. Chile.

RESUMEN

Partiendo de la premisa básica de que la diversidad genética es el nivel primario de la biodiversidad, el artículo enfatiza la importancia de la variación genética y presenta una completa revisión de documentos especializados para explicar las diferencias e implicancias de sus dos componentes; la variación genética adaptativa y la variación genética neutral.

En el trabajo se analiza también los efectos de estas formas de variación en el campo de la conservación genética y presenta un resumen de los principales estudios de diversidad genética efectuados para especies forestales nativas de Chile.

Palabras clave: Diversidad genética, Conservación

SUMMARY

Starting from the basic premise that genetic diversity is the primary level of biodiversity, the article emphasizes the importance of genetic variation and presents a complete review of specialized documents to explain the differences and implications of its two components; adaptive genetic variation and neutral genetic variation.

It also analyzes the effects of these forms of variation in the field of genetic conservation and presents a summary of the main genetic diversity studies carried out for native forest species in Chile.

Keywords: Genetic diversity, Conservation

INTRODUCCIÓN

Existe consenso científico de que la Biodiversidad, nombre corto de Diversidad Biológica (Convenio sobre la Diversidad Biológica de 1992), es un concepto multidimensional y multifacético, que no solo se refiere a la variedad y variabilidad de todos los organismos y sus hábitats, sino que también a las relaciones intraespecíficas que existen entre los organismos, los disturbios naturales y ciclos naturales (Noss, 1990). En este sentido, se puede entender como una expresión integradora de diferentes escalas espaciales y/o de organización ecológica, que comprende genes, especies, poblaciones y paisajes, y donde cada nivel o escala posee tres componentes diferentes: composición, estructura y función (Franklin *et al.*, 1981; Noss, 1990; Uta, 2009; Magurran, 2010).

La diversidad de especies ha sido la escala de biodiversidad que más atención ha recibido debido a la importancia de las especies como unidad biológica y a la relativa facilidad con la que se puede medir. Sin embargo, hay muchos aspectos de los patrones globales de biodiversidad para los cuales se desconocen los mecanismos causales y que demandan explicaciones del nivel genético (Gaston, 2000), por lo que el estudio de la diversidad de genes, o también llamada diversidad genética, está siendo cada vez más abordado por la comunidad científica, que ha desarrollado modelos teóricos que en conjunto con los avances en herramientas moleculares ha permitido entender los mecanismos que determinan la diversidad genética y los cambios que ocurren a nivel genético dentro y entre poblaciones, incluyendo aquellos que llevan a la adaptación y la especiación.

La diversidad genética representa el nivel primario de biodiversidad y se refiere a la variación de las secuencias de ADN dentro de un individuo, estas variaciones dan lugar a los diferentes alelos y estos a los diferentes genotipos, siendo mucho más extensa que la variación que se observa a través del fenotipo. Tanto es así, que es prácticamente imposible que dos individuos en una población tengan los mismos alelos en todos los loci. Por lo que los genes, constituyen el nivel de organización donde se genera la mayor variación, lo que permite a las poblaciones evolucionar y adaptarse a su ambiente.

Varios autores concuerdan en definir la evolución como el cambio en las frecuencias alélicas en las poblaciones a través del tiempo, siendo las fuerzas evolutivas (mutación, flujo genético, deriva genética y selección natural), en conjunto con otros factores, tales como el sistema reproductivo, los procesos que moldean las frecuencias alélicas y afectan los niveles de variación y estructura genética de las poblaciones, y por ende la evolución de estas (Hedrick, 1999; Cabrero y Camacho, 2002; Eriksson *et al.*, 2002; Eckert *et al.*, 2008; Molina *et al.*, 2010).

Sin diversidad genética, una especie no puede evolucionar y adaptarse a los cambios ambientales, experimentando una posibilidad mayor de extinción (Templeton, 1994; Donoso y Gallo, 2004). Las especies tienen tres opciones que les permiten sobrevivir ante los rápidos cambios ambientales; i) Dispersión, es decir una migración desde los hábitat nativos de las especies a otros hábitat más favorables; ii) Plasticidad fenotípica, la cual se refiere a la capacidad de un organismo de producir fenotipos diferentes en respuesta a cambios en el ambiente (no considera cambio genético); y iii) Adaptación, que se refiere al uso de la diversidad genética de las especies, para explorar variantes genéticas más adecuadas, en términos de eficiencia biológica, lo que les permite hacer frente a los cambios ambientales (Stadler y Stephens, 2002; Jump *et al.* 2009). Si las primeras dos opciones no se cumplen, la sobrevivencia de una especie requerirá un rápido cambio adaptativo, que solo es posible si se ha mantenido un nivel adecuado de variación genética (Figura N° 1), dada una presión selectiva suficientemente fuerte, ocurrirá una diferenciación adaptativa de las poblaciones, incluso en presencia de altos niveles de flujo genético (Pearman, 2001; Stockwell *et al.*, 2003; Bonin *et al.*, 2007; Hoffmann y Willi, 2008; Jump y Penuelas, 2005; Jump *et al.*, 2009; Palkovacs y Hendry, 2010; Kirk y Freeland, 2011).

Esquemáticamente, la diversidad genética se puede dividir en dos componentes complementarios pero desconectados (McKay y Latta 2002; Moritz 2002), que deben evaluarse por separado y de manera diferente. El primero es la diversidad genética adaptativa (también llamada

seleccionada o funcional), la cual surge directamente de la evolución adaptativa como consecuencia a la presión de la selección natural. El segundo es la diversidad genética neutral, resultante de los efectos de las fuerzas evolutivas neutrales, como la deriva genética, la mutación, o la migración.

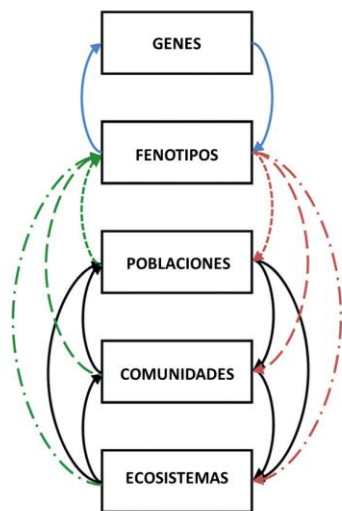


Figura N° 1. Los atributos de los genes, poblaciones, comunidades y ecosistemas influyen en los fenotipos a través de plasticidad fenotípica y selección natural (flechas verdes). La selección es la única que se traduce en un cambio evolutivo a través de la herencia, por lo que el cambio evolutivo real de una población es proporcional a la diversidad genética disponible (flechas azules). Los fenotipos resultantes pueden influir en los atributos de las poblaciones, comunidades y ecosistemas (flechas rojas), estos efectos pueden ir en cascada entre los niveles de organización ecológica a través de efectos ecológicos, como las interacciones tróficas (flechas negras). Generándose una dinámica de retroalimentación eco-evolutivas, donde la evolución altera los procesos ecológicos y esto configura el curso de la evolución posterior. (Adaptado de Palkovacs y Hendry, 2010)

Actualmente existe una cantidad abrumadora de trabajos, tanto teóricos como empíricos, que evidencian en el rol de la diversidad genética en la evolución de las especies, y cómo esta representa el primer nivel de biodiversidad (Para una revisión ver Saeed y Barozai, 2012; Fu, 2015; Govindaraj *et al.*, 2015). Este capítulo tiene como objetivo explicar la diversidad genética desde el sentido simple y práctico, repasando medición, interpretación y aplicación, sin detallar los procedimientos de campo y laboratorio, los cuales son extensos y ya han sido objeto de otras revisiones (Lowe *et al.*, 2004). Por último, se resalta el uso potencial de la información genética en la generación de iniciativas de rehabilitación de ecosistemas forestales, situación que hoy en día es prioridad a nivel nacional y mundial.

DIVERSIDAD GENÉTICA NEUTRAL Y ADAPTATIVA

La naturaleza evolutiva de todo organismo viviente es definida por su genoma, el cual consiste en una larga secuencia lineal de ADN, esta macromolécula proporciona la información necesaria para constituir un organismo. Se utiliza el término “*información*” debido a que el genoma no desempeña ninguna función activa en la construcción de un organismo, más bien son las secuencias de las subunidades individuales del ADN (genes), las que determinan las características hereditarias. Mediante una serie compleja de interacciones, esta secuencia se utiliza para producir todas las proteínas de un organismo. Las proteínas forman parte de la estructura del organismo o tienen la capacidad de construir estructuras o llevar a cabo las reacciones metabólicas necesarias para que la especie pueda adaptarse y sobrevivir a las condiciones ambientales (Lewis, 2008).

Desde los inicios, los avances en herramientas moleculares han contribuido considerablemente en los estudios de genética de poblaciones y ecología, cambiando paradigmas

y dando pasos a nuevas disciplinas, tales como la Genómica de Poblaciones, la cual combina conceptos teóricos de genética de poblaciones, ecología y herramientas moleculares con el objetivo de comprender la evolución (Goldstein y Weale, 2001; Gibson y Mackay, 2002). La genómica de poblaciones puede definirse ampliamente como el estudio simultáneo de numerosos loci o regiones del genoma para comprender mejor los roles de los procesos evolutivos (como mutación, deriva genética, flujo genético y selección natural) que influyen en la variación entre genomas y poblaciones. Su desarrollo ha incentivado a los especialistas a introducir nuevas herramientas para medir la diversidad genética, tanto así que las recientes mejoras de las técnicas de genotipificación, secuenciación de última generación (NGS) y expresión génica, asociadas con el aumento de las capacidades computacionales y nuevos métodos estadísticos ofrecen un enfoque alternativo para estimar tanto la diversidad genética neutral como la adaptativa (Hedrick, 1999; Sunnucks, 2000; Schlotterer, 2004).

Diversidad Genética Neutral

El término neutral se refiere a loci que no tienen implicancias sobre la eficacia biológica, en términos de la descendencia producida. Es decir, asumiendo un individuo de una especie diploide, para un locus dado, existen 2 alelos, llamados *a* y *b*, por consiguiente 3 genotipos resultantes, denominados los homocigotos *aa* y *bb*, y el heterocigoto *ab*. Sin embargo, esto no tiene ninguna relevancia sobre el individuo, ya que la selección natural no actúa sobre estos alelos, por ende ninguno de los genotipos tiene implicancia sobre la eficiencia biológica de la especie, siendo estos neutros (Holderegger *et al.*, 2006).

La diversidad genética neutral ha sido tempranamente investigada en genómica de poblaciones (Petit *et al.*, 1998; Luikart *et al.*, 2003; Hoffmann y Willi, 2008). Esta información a resultado muy útil para proporcionar estimaciones no sesgadas de cómo los procesos demográficos aleatorios (tales como la deriva genética y el flujo genético) afectan las frecuencias alélicas (Luikart *et al.*, 2003), sin embargo, no permite saber en qué medida la pérdida de diversidad genética realmente reducirá el potencial de adaptación de una especie. Por ejemplo, aunque la correlación entre la heterocigosidad y aptitud biológica es ampliamente aceptada como evidencia de depresión endogámica (revisado en Szulkin *et al.*, 2010), algunos expertos han argumentado que los estudios que se basan solo en un pequeño número de marcadores neutros no pueden reflejar la depresión endogámica. Primero, porque es inapropiado extrapolar estimaciones de heterocigosidad a partir de un pequeño número de loci y, segundo, esa extrapolación puede verse debilitada por el hecho de que la heterocigosidad suele calcularse en un subconjunto de alelos que son neutrales y que no tienen significado funcional en términos de adaptación y aptitud (Kirk y Freeland, 2011).

En la actualidad, se cuenta con una gran cantidad de marcadores moleculares que permiten detectar variantes en loci neutros, siendo los Microsatélites (SSR) los más conocidos, ya que toman regiones repetitivas del genoma que no codifican genes. La forma más fácil de medir la diversidad genética neutral es el "Porcentaje de Loci Polimórficos" (*P*). Aunque hay muchos criterios diferentes para determinar si un locus es polimórfico o no, uno de los más comunes es que un locus es polimórfico si la frecuencia de su alelo más común es menor que 0,95. Para calcular *P*, se debe realizar un estudio genético en varios loci o regiones de ADN, y luego cada locus se clasifica como polimórfico o no de acuerdo con el criterio establecido. Si n_p loci de un total de n_T loci se clasifican como polimórficos, el porcentaje de loci polimórficos es simplemente:

$$P = \frac{n_p}{n_T}$$

Otra simple medida es el "Número de Alelos por Locus" (*N*), la cual provee una evaluación más cuantitativa de la variación genética:

$$N = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k (n_i)$$

Donde: k es el número de loci
 n_i es el número de alelos detectados por locus.

Esta última medida brinda información complementaria a la información sobre polimorfismo, pero requiere únicamente del conteo del número de alelos por locus y luego, el cálculo del promedio.

Ambas medidas son ampliamente utilizadas, teniendo sus ventajas y desventajas. Por ejemplo, considerando 1 locus con dos alelos (a y b), cada uno con una frecuencia de 0,5, y un segundo locus con 10 alelos (c ; d ; e ; f ; g ; h ; i ; j ; k , y l), cada uno con una frecuencia de 0,1, ambos serían polimórficos bajo el criterio de 95%, por lo que no se puede discriminar entre ambos alelos usando P . Sin embargo, al usar N , el segundo locus mostraría una mayor variación genética. Por lo que N , proporciona un mayor grado de discriminación de los niveles de polimorfismo que un simple criterio categórico como P . Sin embargo, N aún tiene sus limitaciones, por ejemplo, considerando un locus con dos alelos, cada uno con una frecuencia de 0,5, y un segundo locus igualmente con dos alelos, pero con frecuencias de 0,95 y 0,05 respectivamente. Una vez más, ambos loci son polimórficos, pero en este caso N tampoco proporciona discriminación entre ellos con respecto a la diversidad genética.

Una medida que es sensible a la frecuencia de los alelos es la "*Heterocigosidad*", la cual se puede medir de dos maneras diferentes; primero, como "*Heterocigosidad Observada*" (H_o); es decir, la probabilidad de que un individuo sea heterocigoto en un locus, y como "*Heterocigosidad Esperada*" (H_e); es decir, la probabilidad de que dos copias de un locus extraídas al azar del conjunto de genes tengan diferentes estados alélicos (Templeton, 1994). Se debe tener en cuenta que al definir la H_e en términos de pares de genes dibujados aleatoriamente la H_e puede incluso aplicarse a elementos genéticos haploides, como el ADN mitocondrial, y considerando los avances en genotipificación se puede medir hasta a nivel de un nucleótido individual (SNP, *Single Nucleotide Polymorphism*). Matemáticamente, la H_e para un locus es (Holderegger *et al.*, 2006):

$$H_e = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2$$

Donde: p_i^2 , es la frecuencia del alelo i

H_e también puede promediarse sobre loci para crear una medida multilocus de la diversidad genética. Como se puede ver en la ecuación, depende tanto de N como de las frecuencias de los alelos, por lo tanto, se necesita más información que solo el número de alelos. En el ejemplo del párrafo anterior, el locus a , tiene una $H_e = 0,5$, mientras que el locus b , tiene una $H_e = 0,095$ por lo tanto, el primer locus tiene mayor diversidad genética según este criterio, aunque N es 2 para ambos loci.

Tal como se señala, existe una multitud de mediciones estadísticas diferentes para estimar la diversidad genética de una población. Algunas de ellas son universales, otras son específicas del tipo de marcador y dependen, por ejemplo, del modo particular de herencia o cambio mutacional (Meriläe y Crnokrak, 2001; Lowe *et al.*, 2004).

Para referirse a la diferenciación entre poblaciones de una especie, los especialistas también utilizan medidas diferentes (con algunos de ellos corrigiendo la varianza del muestreo). La medida más utilizada de diferenciación genética es la estadística F de Wright (Wright, 1951).

$$F_{st} = 1 - \frac{H_S}{H_T}$$

Donde: H_T es la diversidad genética promedio calculada para todo el conjunto de datos (según la fórmula de H_e dada anteriormente) de varias poblaciones ($n \geq 2$)
 H_S es la media de la diversidad genética promedio calculada para cada una de estas poblaciones.

F_{ST} , proporciona una estimación de la cantidad de diversidad genética encontrada entre las poblaciones y se refiere a la divergencia genética o la estructura genética de estas poblaciones. Si F_{ST} se aproxima a 1, toda la variación genética se encuentra entre las poblaciones (es decir, diferentes alelos se encuentran en las diferentes poblaciones) y si F_{ST} es 0, las poblaciones no se diferencian en absoluto (es decir, los mismos alelos se encuentran en las mismas frecuencias en todas las poblaciones). F_{ST} puede calcularse sobre todo el conjunto de poblaciones de muestra (diferenciación de medias) o de forma pareja para cada par de poblaciones. F_{ST} también se puede estructurar jerárquicamente mediante la introducción de niveles adicionales, por ejemplo, para estimar la diferenciación regional en un conjunto de poblaciones (Hedrick, 1999). Bajo el supuesto de una presión de mutación similar en diferentes poblaciones, la F_{ST} de los loci de marcadores neutros está determinada principalmente por el equilibrio entre la deriva genética aleatoria y la migración (Kimura, 1983).

Diversidad Genética Adaptativa

La variación genética adaptativa se refiere a loci (cuantitativos) que si tienen implicancias sobre la eficacia biológica y por lo tanto son afectados por la selección natural. Asumiendo el mismo ejemplo de un individuo de una especie diploide, los alelos a y b , y sus respectivos genotipos homocigotos aa y bb , y el heterocigoto ab , si tienen relevancia para el individuo, ya que, si uno de estos tiene una respuesta superior en términos de potenciar la supervivencia, el éxito reproductivo y/o la fertilidad con respecto a un ambiente en particular (eficacia biológica), será seleccionado y fijado en la población (Holderegger *et al.*, 2006).

La variación genética adaptativa, hasta ahora ha sido abordada a través del uso de la genética cuantitativa clásica, considerando que la variación de rasgos cuantitativos refleja el potencial de adaptación de la población o especie. Las adaptaciones locales, se derivan de la heterogeneidad espacial y temporal en las presiones de selección que actúan sobre rasgos hereditarios.

Sin embargo, hasta ahora estimar esta variación representa un gran esfuerzo en tiempo y recursos, dado que la separación de influencias de factores ambientales y genéticos sobre la variabilidad de rasgos cuantitativos requiere grandes tamaños de muestra y ensayos con estructura familiar conocida (progenies/procedencias), el razonamiento detrás de esta ordenamiento es que las diferencias de individuos de una misma progenie o procedencia cultivados en el mismo entorno deben ser debidas a diferencias genéticas y que los miembros de la familia comparten alelos y por lo tanto son más similares entre sí que los miembros de otras familias. Sin embargo, no siempre es fácil encontrar caracteres cuantitativos que puedan estar involucrados en adaptación y al ser características controladas por varios genes los alelos pueden ser aditivos en sus efectos o contrariamente presentar efectos pleiotrópicos (Bonin *et al.*, 2007). Es por esta razón que los estudios de diversidad genética adaptativa estuvieron limitados por mucho tiempo a especies de interés económico para la agricultura y/o silvicultura (Jump *et al.*, 2009).

No obstante, recientemente los investigadores han comenzado a revelar la utilidad de esta información en el diseño de estrategias de conservación de especies y por ende a diseñar enfoques más simples y rápidos para poder cuantificarla (Nótese que esto es en lo que la genómica funcional ha venido avanzando).

Tal como en la diversidad genética neutral, H_e es una medida de la variación genética, la “Heredabilidad” (H^2), se usa como una medida de la diversidad genética adaptativa de una población para un gen (o un rasgo cuantitativo). La cual en su forma habitual (heredabilidad de sentido estricto), se define como:

$$H^2 = \frac{V_A}{V_P}$$

Donde: V_A es la varianza genética aditiva
 V_P es la varianza fenotípica de un rasgo que varía con el genotipo y el ambiente.

Bajo la aditividad, los efectos de los alelos en un genotipo se pueden resumir para determinar el efecto total sobre el fenotipo. Por lo tanto, los alelos en un locus no afectan la expresión del otro o la expresión de alelos en otros loci (Conner y Hartl, 2004). Para calcular H^2 se tiene que separar las varianzas genéticas y ambiental (es decir, no genético), esto se hace estimando varianzas de medidas fenotípicas de individuos con una relación genética conocida (progenies/procedencias) cultivados en el mismo entorno.

El cálculo exacto de H^2 depende del diseño del experimental del ensayo y está más allá del alcance de este capítulo. Un enfoque clásico es estimar componentes de varianza a partir de un análisis de varianza (ANOVA) con individuos (descendientes) anidados dentro de las familias (por ejemplo, descendientes de una madre conocida, pero con padres desconocidos).

La heredabilidad, H^2 , es a menudo malinterpretada como el grado en que un fenotipo está determinado por su genotipo. Esto no es correcto del todo, porque puede haber muchos loci fijos (es decir, con solo un alelo) por población que tienen una gran influencia en el genotipo, pero no aumentan la varianza.

De hecho, la H^2 es una relación de varianza (como se ve en la fórmula anterior). Se debe tener en cuenta que la H^2 es específica para un rasgo particular y en un entorno particular. Como se mostró antes, F_{ST} representa la diferenciación poblacional en genes neutros, para rasgos adaptativos (cuantitativos) con una base genética aditiva, la medición equivalente, que se refiere a la diferenciación de poblaciones, es Q_{ST} , que se puede escribir como (Wright, 1951; Spitzke, 1993; Savolainen *et al.*, 2004):

$$Q_{ST} = \frac{V_G}{V_G + 2V_A}$$

Donde: V_G es el componente de varianza entre poblaciones.
 V_A es ahora la varianza genética aditiva promedio dentro de las poblaciones (Latta, 2003).

Igual que en F_{ST} , la unidad indica una diferenciación completa en los rasgos de adaptación cuantitativa y cero indica la homogeneidad genética de las poblaciones. El enfoque experimental más conveniente es un diseño de ANOVA con individuos anidados dentro de familias, y estas anidadas dentro de poblaciones (Latta, 2003).

Correlación entre Diversidad Genética Neutral y Adaptativa

Realizando una comparación entre F_{ST} y Q_{ST} , existen 3 posibles resultados que tienen una interpretación única (Cuadro N° 1). Primero, si $Q_{ST} > F_{ST}$, significa que el grado de

diferenciación en loci adaptativos (cuantitativos) excede al alcanzado únicamente por deriva genética, por consecuencia la selección natural direccional favorece a los diferentes genotipos en las diferentes poblaciones. Segundo, si los índices F_{ST} y Q_{ST} son iguales, el grado de diferenciación en loci adaptativos puede ser producto solo de la deriva genética o selección natural (o incluso ambos), siendo indistinguibles. Por último, en caso que los índices se muestren como $Q_{ST} < F_{ST}$, implica que el grado observado de diferenciación es menor que el esperado sobre la base de la deriva genética, lo que significa que la selección natural debe estar favoreciendo el mismo genotipo en diferentes poblaciones.

Cuadro N° 1
POSIBLES RESULTADOS E INTERPRETACIÓN EN LAS COMPARACIONES DE DIVERGENCIA
EN RASGOS ADAPTATIVOS (Q_{ST}) Y NEUTRALES (F_{ST})

Resultado	Interpretación
$Q_{ST} > F_{ST}$	La selección natural direccional debe estar involucrada y no está favoreciendo los mismos genotipos en diferentes poblaciones.
$Q_{ST} = F_{ST}$	Este grado de diferenciación se espera por la deriva genética y selección natural, siendo indistinguibles.
$Q_{ST} < F_{ST}$	Selección que favorece el mismo genotipo en diferentes poblaciones.

Los intentos por determinar si existe una correlación entre la variación genética neutral y adaptativa, con el fin de usar la primera como un sustituto relativamente barato y rápido para la segunda, la cual es mucho más difícil de medir, han concluido que las mediciones moleculares de diversidad genética neutral tienen una capacidad muy limitada para predecir la variación genética cuantitativa. Por lo tanto, no sorprende que el tema aún se debata intensamente en genética de poblaciones (Pearman, 2001; Holderegger *et al.*, 2006).

Hasta aquí es evidente la importancia de datos moleculares, no obstante, se debe ser cuidadoso al momento de interpretar sus resultados (Petit *et al.*, 1998; Hedrick, 1999). Los marcadores genéticos neutros son muy valiosos para investigar procesos históricos y actuales en el paisaje (Hasbún *et al.*, 2016).

Por el contrario, siempre que se necesite información sobre el potencial de adaptación es necesario estudiar directamente los rasgos cuantitativos, ya que la variación neutral carece de valor intrínseco directo, por lo que los patrones de diversidad genética revelados podrían reflejar adaptaciones pasadas/históricas, siendo bastante diferentes de los patrones que determinarán el éxito futuro y la viabilidad a largo plazo de las poblaciones (Pearman, 2001).

DIVERSIDAD GENETICA EN LA CONSERVACION BIOLOGICA

Con el reconocimiento explícito del componente genético como una escala en la biodiversidad, la conservación de la diversidad genética se ha convertido en un foco renovado bajo la expectativa de que la pérdida de esta podría hacer que las poblaciones y especies tengan una menor capacidad para adaptarse a las condiciones ambientales actuales y futuras.

Tradicionalmente, uno de los principales criterios para definir qué conservar se focalizó en la preservación de los denominados *hotspots de biodiversidad*, es decir, aquellas zonas que albergan una alta concentración de especies endémicas (al menos 0,5% del total global) y que experimentaban una drástica disminución de sus hábitats (Fuentes *et al.*, 2017).

Sin embargo, uno de los avances en relación a las estrategias de conservación es su conceptualización de conservar no solo a una especie en particular o su diversidad genética, sino

que también considerar a la comunidad en la cual se encuentran inmersa, considerando que las especies en condiciones naturales no se desarrollan en el vacío, sino más bien son el producto de las interacciones con otras especies y el ambiente.

Whitham *et al.* (2006), plantea que la diversidad genética de algunas especies puede tener implicaciones sobre la supervivencia de otras especies con las que interactúa dentro de una comunidad, por lo que la recolección simultánea de datos genómicos de especies interactuantes presenta la oportunidad de rastrear cómo los cambios adaptativos en una especie se relacionan con los cambios ecológicos y adaptativos en la otra. Este enfoque permite conservar las especies en peligro, e incorpora la dinámica evolutiva del sitio.

En consecuencia, las áreas de protección resguardan no solo la riqueza de especies, sino que también la riqueza genética que poseen el conjunto de las especies que coexisten. Es por ello que las políticas de conservación de muchos países han comenzado a incluir el resguardo de la diversidad genética de sus especies como una de las acciones de carácter prioritario, por lo que la aplicación de datos genéticos ha resultado muy útil en la implementación de políticas ambientales, particularmente en la identificación de áreas prioritarias para la conservación de biodiversidad o “unidades evolutivamente significativas” (Moritz, 1994; Petit *et al.*, 1998; Fitzpatrick y Keller, 2014; Weinig *et al.*, 2014).

Dado que no todas las especies (incluso sub-poblaciones de especies) son equivalentes en términos de su capacidad para responder de manera adaptativa a las condiciones ambientales actuales y futuras, los datos genéticos permiten mejorar el uso de los recursos disponibles maximizando el potencial de respuesta evolutiva de una colección o conjunto de poblaciones a conservar.

Sin embargo, se debe tener claridad de que evitar la pérdida de diversidad genética de las poblaciones no puede garantizar la supervivencia si las presiones de selección sobrepasan el potencial demográfico de la población, o si las respuestas de selección son demasiado lentas para permitir que las poblaciones se adapten, es decir, las implicaciones de la diversidad genética varían según la biología de la especie.

Por ejemplo, aquellas especies más longevas y de madurez reproductiva tardía, podrían estar en mayor riesgo debido a la menor rotación de individuos dentro de las poblaciones y la diferencia temporal entre el establecimiento de individuos y su posterior reproducción, durante la cual las condiciones ambientales podrían haber cambiado drásticamente.

Por último, si bien se menciona en párrafos anteriores la inviabilidad de estimar la diversidad adaptativa a partir de datos genéticos de marcadores neutros, los enfoques modernos de genotipificación permiten la obtención de una gran cantidad de datos genéticos (SNP) y una alta cobertura dentro del genoma (Baird, *et al.*, 2018; Elshire *et al.*, 2011; Andolfatto *et al.*, 2011; Bamshad *et al.*, 2011). Estos pueden arrojar una estimación confiable de la H^F de algún rasgo de interés de una especie, lo cual se realiza a través del uso de miles de marcadores para producir una estimación de la relación entre individuos y luego ajustar esta matriz a los datos fenotípicos en un modelo mixto que también incluye otras posibles fuentes de variación (ej. ambientales) (Stanton-Geddes *et al.*, 2013).

Aunque estos enfoques aún están bajo desarrollo, pueden ser una opción viable para evaluar especies que tienen papeles ecológicos prominentes, pero no es factible la realización de experimentos de genética cuantitativa clásica, que permitan la estimación de la H^F de rasgos claves para la adaptación a las nuevas condiciones ambientales.

Las variables que se deben manejar son la cantidad de marcadores utilizados, el tamaño de la población y el tamaño del genoma. Las estimaciones de H^F basadas en datos genéticos se pueden usar para ayudar a predecir las respuestas de la población a los cambios ecológicos o ambientales.

DIVERSIDAD GENÉTICA EN CHILE, EL CASO DE LAS ESPECIES LEÑOSAS

Los ecosistemas forestales constituyen uno de los más importantes depósitos de biodiversidad terrestre (Salas et al., 2016). Sus árboles y otras plantas leñosas que los componen han desarrollado altos niveles de diversidad genética, que resultan de crucial importancia para reaccionar ante los cambios ambientales, permitiendo sustentar diferentes objetivos ecológicos, económicos y culturales con el fin de satisfacer necesidades de las generaciones actuales y futuras.

Por esta razón, la conservación de la diversidad genética es fundamental para mantener el valor productivo de estos ecosistemas y, de esta forma, asegurar sus múltiples funciones ambientales, sociales y económicas (INFOR 2012).

En Chile, los avances en la evaluación de la diversidad genética de la biota son relativamente nuevos, existe una pequeña cantidad de estudios centrados en un conjunto pequeño de especies.

En el caso de especies leñosas nativas existen una cantidad aún menor de estudios, principalmente en la evaluación de la diversidad genética neutral y enfocados en algunas especies con problemas de conservación tales como araucaria (*Araucaria araucana*) y alerce (*Fitzroya cupressoides*), ambos monumentos nacionales y anexados en los apéndices de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES).

En el caso de datos genéticos adaptativos solo se mencionan los ensayos genéticos instalados por el Instituto Forestal (INFOR), institución que en su misión de apoyar a las instituciones públicas y agentes económicos privados del sector forestal, a través de la generación de información y tecnologías, ha establecido a partir del año 1997, algunos ensayos en especies nativas, tales como:

Lenga (*Nothofagus pumilio*)
Raulí (*Nothofagus alpina*)
Coigüe (*Nothofagus dombeyi*)
Roble (*Nothofagus obliqua*)
Laurel (*Laurelia sempervirens*)
Ulmo (*Eucryphia cordifolia*).

Los principales resultados de estas investigaciones de INFOR fueron la habilitación ensayos de progenie y procedencia, abarcando las distribuciones naturales de estas especies, por lo que teóricamente hoy se cuenta con alta variabilidad genética adaptativa en estos ensayos.

En el Cuadro N° 2 se muestra una revisión de casos donde se han aplicado herramientas moleculares para obtener información de la diversidad genética (neutral y adaptativa) en especies nativas de Chile y Argentina, tomando como referencia el número de especies leñosas nativas propuesto por el Catastro de Recursos Genéticos Forestales de Chile (INFOR 2012), las especies evaluadas solo representan el 23.9 % del total de especies leñosas nativas y además la mayoría de los estudios solo evalúan la diversidad genética neutral, por lo que queda en evidencia lo incipiente de este proceso.

Como comentarios finales, a través de este capítulo se espera dejar en evidencia la importancia de la diversidad genética en la adaptación de las especies, los beneficios de contar con esta información y el estado actual de estudios, tomando como referencia las especies leñosas, para las cuales tal como se aprecia en el Cuadro N° 2 se carece de iniciativas.

Cuadro N° 2
LISTA DE ESTUDIOS REALIZADOS EN DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA GENÉTICA
EN ESPECIES DEL BOSQUE NATIVO DE CHILE

Especie	Diversidad Genética	Técnica Molecular	Referencias
<i>Aextoxicon punctatum</i>	N	RAPD, SSR, AFLP	Nuñez y Armesto, 2006; Nuñez <i>et al.</i> , 2011; Torres-Díaz <i>et al.</i> , 2013; Fuentes <i>et al.</i> , 2017
<i>Araucaria araucana</i>	N	Isoenzimas, SSR, RAPD	Bekessy <i>et al.</i> , 2002; Martín <i>et al.</i> , 2014
<i>Aristotelia chilensis</i>	N	AFLP, ISSR	Torres-Díaz <i>et al.</i> , 2013; Fredes <i>et al.</i> , 2014; Bastías, 2014; Salgado <i>et al.</i> , 2017
<i>Astrocedrus chilensis</i>	N	Isoenzimas, SSR	Pastorino y Gallo, 1998, 2001, 2002; Pastorino <i>et al.</i> , 2004; Arana <i>et al.</i> , 2010; Souto <i>et al.</i> , 2012.
<i>Beilschmiedia berteriana</i>	N	ISSR	Montenegro, 2010
<i>Berberis negeriana</i>	N	AFLP	Hernández, 2012a
<i>Citronella mucronata</i>	N	AFLP	Torres-Díaz <i>et al.</i> , 2013
<i>Cryptocarya alba</i>	N	AFLP	Torres-Díaz <i>et al.</i> , 2013; Fernández, 2015
<i>Embothrium coccineum</i>	N	Isoenzima, ITS	Souto y Premoli, 2007; Ferrada, 2011; Vidal-Rusell <i>et al.</i> , 2011
<i>Fitzroya cupressoides</i>	N	Isoenzima, RAPD	Allnutt <i>et al.</i> , 1999; Premoli <i>et al.</i> , 2000a, b; Premoli <i>et al.</i> , 2003.
<i>Gevuina avellana</i>	N	ITS, SSR, PCR-RFLP	Bahamonde, 2009; Díaz, 2010; Ferrada, 2011; Fuentes <i>et al.</i> , 2017
<i>Gomortega keule</i>	N	AFLP, ISSR, SSR	Lander <i>et al.</i> , 2007; García-González <i>et al.</i> , 2008; Arias, 2000; Delaveau <i>et al.</i> , 2013
<i>Luma apiculata</i>	N	AFLP	Torres-Díaz <i>et al.</i> , 2013; Fuentes <i>et al.</i> , 2017
<i>Nothofagus alessandrii</i>	N	Proteínas	Martín <i>et al.</i> , 2010
<i>Nothofagus alpina</i>	N	Isoenzimas, ITS, SSR	Gallo <i>et al.</i> 1997; Marchelli <i>et al.</i> , 1998; Marchelli y Gallo, 2000a,b; Pineda, 2000a,b; Marchelli y Gallo, 2001; Carrasco y Eaton, 2002; Marchelli, 2002; Marchelli y Gallo, 2006; Carrasco <i>et al.</i> , 2011; Vergara <i>et al.</i> , 2014
<i>Nothofagus antarctica</i>	N	Isoenzimas, ITS	Martínez <i>et al.</i> , 2001; Pastorino <i>et al.</i> , 2008; Premoli y Steinke, 2008; Pastorino <i>et al.</i> , 2009; Steinke <i>et al.</i> , 2008; Acosta <i>et al.</i> , 2012; Premoli <i>et al.</i> , 2012; Acosta <i>et al.</i> , 2014; Soliani <i>et al.</i> , 2015
<i>Nothofagus betuloides</i>	N	Isoenzimas	Premoli, 1996, 1997; Premoli <i>et al.</i> , 2012; Acosta <i>et al.</i> , 2014
<i>Nothofagus dombeyi</i>	N,A	Isoenzimas, SNP	Premoli, 1996, 1997; Stecconi <i>et al.</i> , 2004; Premoli y Kitzberger, 2005; Premoli <i>et al.</i> , 2012; Acosta <i>et al.</i> , 2014; Hasbún <i>et al.</i> , 2016
<i>Nothofagus glauca</i>	N	Isoenzimas	Martín <i>et al.</i> , 2010; Vergara <i>et al.</i> , 2014
<i>Nothofagus nívida</i>	N	Isoenzimas	Premoli, 1996, 1997; Premoli <i>et al.</i> , 2012; Acosta <i>et al.</i> , 2014
<i>Nothofagus obliqua</i>	N,A	ITS, SSR	Paredes y Col, 2003; Azpilicueta <i>et al.</i> , 2009; Vergara <i>et al.</i> , 2014
<i>Nothofagus pumilio</i>	N	Isoenzimas, ITS, SSR	Premoli, 2003; Mathiasen y Premoli, 2010; Marchelli <i>et al.</i> , 2010; Premoli <i>et al.</i> , 2012; Soliani <i>et al.</i> , 2015
<i>Peumus boldus</i>	N	AFLP	Torres-Díaz <i>et al.</i> , 2013
<i>Pilgerodendron uviferum</i>	N	RAPD	Premoli <i>et al.</i> , 2001, 2002; Allnutt <i>et al.</i> , 2003
<i>Pitavia punctata</i>	N		Venegas, 2015; Mardones, 2016
<i>Prumnopitys andina</i>	N	AFLP	Hernández, 2012b
<i>Quillaja saponaria</i>	N	SSR	Letelier <i>et al.</i> , 2015
<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	N	AFLP	Torres-Díaz <i>et al.</i> , 2013

Diversidad genética neutral (N) y adaptativa (A). Se muestran las técnicas moleculares; AFLP (*Amplified fragment length polymorphism*), SSR (*Short tandem repeat*), ISSR (*Inter simple sequence repeat*), ITS (*Internal transcribed spacer*), PCR-RFLP (*Restriction fragment length polymorphism*), SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*).

REFERENCIAS

- Acosta, M., Mathiasen, P., Premoli, A., 2012.** Predominant regeneration strategy results in species-specific genetic patterns in sympatric *Nothofagus* s.s. congeners (*Nothofagaceae*). *Australian Journal of Botany*, 60: 319–327.
- Acosta, M., Mathiasen, P., Premoli, A., 2014.** Retracing the evolutionary history of *Nothofagus* in its geo-climatic context: new developments in the emerging field of phylogeology. *Gebiology* 12: 497–510.
- Allnutt, T., Newton, A., Lara, A., Premoli, A., Armesto, J., Vergara, R., Gardner, M., 1999.** Genetic variation in *Fitzroya cupressoides* (Alerce), a threatened South American conifer. *Molecular Ecology*, 8 (6): 975-987.
- Allnutt, T., Newton, A., Premoli, A., Lara, A., 2003.** Genetic variation in the threatened South American conifer *Pilgerodendron uviferum* (*Cupressaceae*), detected using RAPD markers. *Biological Conservation*, 114 (2): 245-253.
- Andolfatto, P., Davison, D., Ereyilmaz, D., Hu, T., Mast, J., Sunayama-Morita, T., Stern, D., 2011.** Multiplexed shotgun genotyping for rapid and efficient genetic mapping. *Genome Research* 21:610–617.
- Arana, M., Gallo, L., Vendramin, G., Pastorino, M., Sebastiani, F., Marchelli, P., 2010.** High genetic variation in marginal fragmented populations at extreme climatic conditions of the Patagonian Cypress *Austrocedrus chilensis*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54 (3): 941-949.
- Arias, M., 2000.** Descripción de la variabilidad genética en una población de *Gomortega keule*, mediante el uso de marcadores moleculares. Tesis para optar al grado de Licenciado en Tecnología Médica. Universidad de Talca.
- Azpilicueta, M., Marchelli, P., Gallo, L., 2009.** The effects of Quaternary glaciations in Patagonia as evidenced by chloroplast DNA phylogeography of Southern Beech *Nothofagus obliqua*. *Tree Genetics & Genomes*, 5 (4): 561-571.
- Bahamondes, R., 2009.** Aplicación de métodos de inferencia filogenética para el estudio de la variabilidad y la filogenia del avellano chileno (*Gevuina avellana*) Molina. Tesis para optar al grado de Ingeniero Agrónomo, Universidad Austral de Chile.
- Baird, N., Etter, P., Atwood, T., Currey, M., Shiver, A., Lewis, Z., Selker, E., Cresko, W., Johnson, E., 2018.** Rapid SNP Discovery and Genetic Mapping Using Sequenced RAD Markers. *PLoS ONE* 3(10): e3376.
- Bamshad, M., Ng, S., Bigham, A., Tabor, H., Emond, M., Nickerson, D., Shendure, J., 2011.** Exome sequencing as a tool for Mendelian disease gene discovery. *Nature Reviews | Genetics* 12: 745:755.
- Bastías, A., Correa, F., Rojas, P., Almada, R., Muñoz, C., Sagredo, B., 2014.** Evaluación de diversidad genética del maqui (*Aristotélica chilensis*) presente en la Reserva Nacional Río Los Cipreses y valoración de su actividad antibacteriana. [En línea], Disponible en: <http://pacifichydro.cl/files/2016/03/Adriana-Bastias.pdf>
- Bekessy, S., Allnutt, T., Premoli, A., Lara, A., Ennos, R., Burgman, M., Cortes, M., Newton, A., 2002.** Genetic variation in the vulnerable and endemic Monkey Puzzle tree, detected using RAPDs. *Heredity*, 88: 243-249.
- Bonin, A., Nicole, F., Pompanon, F., Miaud, C., Taberlet, P., 2007.** Population adaptive index: a new method to help measure intraspecific genetic diversity and prioritize populations for conservation. *Conservation Biology*, 21:697–708.
- Cabrero, J., Camacho, J., 2002.** Fundamentos de genética de poblaciones. En: Soler, M. 2002. Evolución: La base de la biología, Proyecto Sur, 83-126 pp.
- Carrasco, B., Eaton, L., 2002.** Natural history and genetic structure of Raulí (*Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. et Mil.). *Forest Genetics*, 9(4): 275-284.
- Carrasco, B., Eaton, L., Letelier, L., Díaz, C., & García-González, R., 2011.** Heterogeneous genetic structure in a natural population of Raulí (*Nothofagus nervosa*). *Ciencia e Investigación Agraria*, 38(3): 441-452.
- Conner, J., Hartl, D., 2004.** A Primer to Ecological Genetics. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Delaveau, C., Fuentes-Arce, G., Ruiz, E., Hasbún, R., Uribe, M., Valenzuela, S., 2013.** Variabilidad genética

mediante AFLP en tres relictos de *Gomortega keule* (Molina) Baillon: especie endémica chilena en peligro de extinción. *Gayana Botánica*, 70: 188-194.

Díaz, L., 2010. Determinación de la diversidad y estructura genética en poblaciones de avellano (*Gevuina avellana*) Mol. mediante el uso de marcadores moleculares tipo microsatélites de secuencias expresadas (EST-SSR). Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Vegetales Mención Fisiología Vegetal. Universidad Austral de Chile.

Donoso, C., Gallo, L., 2004. Aspectos conceptuales y metodológicos. En: Donoso, C., Premoli, A., Gallo, L., Ipinza, R. 2004. Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Editorial Universitaria. 23 -37 pp.

Eckert, C., Samis, K., Lougheed, C., 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, 17:1170–1188.

Elshire, R., Glaubitz, J., Sun, Q., Poland, J., Kawamoto, K., Buckler, E., Mitchell, S., 2011. A Robust, Simple Genotyping-by-Sequencing (GBS) Approach for High Diversity Species. *PLoS ONE* 6(5): e19379.

Eriksson, A., Haubold, B., Mehlig, B., 2002. Statistics of selectively neutral genetic variation. *Physical Review*, 65:1-4.

Fernández, D., 2015. Variabilidad genética de *Cryptocarya alba* (Peumo) en dos poblaciones presentes en la Región del Biobío. Tesis para optar al grado de Ingeniero en Biotecnología vegetal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción.

Ferrada, P., 2011. Determinación de polimorfismo e identificación de haplotipos en *Gevuina avellana* y *Embothrium coccineum* (*Magnoliópsida: Proteaceae*), especies nativas de Chile, utilizando marcadores moleculares en cpDNA. Tesis para optar al grado de Licenciado en Bioquímica, Universidad Austral de Chile.

Fitzpatrick, M., 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.

Fredes, C., Yousef, G., Robert, P., Grace, M., Lila, M., Gómez, M., Gebauer, M., Montenegro, G., 2014. Anthocyanin profiling of wild Maqui Berries (*Aristotelia chilensis* [Mol.] Stuntz) from different geographical regions in Chile. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 94(13): 2639-2648.

Fu, Y., 2015. Understanding crop genetic diversity under modern plant breeding. *Theoretical and Applied Genetics*, 128 (11): 2131–2142.

Fuentes, G., Cisternas, A., Valencia, G., Mihoc, M., Ruiz, E., Hasbún, R., Valenzuela, S., Baeza, C., 2017. Diversidad taxonómica y genética del sitio prioritario Península de Hualpén, Región del Bio-Bío, Chile. Implicancias para la conservación. *Gayana. Botánica*, 74(1), 94-110.

Franklin, J., Cromack, K., Denison, W., McKee, A., Maser, C., Sedell, J., Swanson, F., Juday, G., 1981. Ecological characteristics of old-growth Douglas Fir forest. USDA Forest Service General Technical Report PNW - 11. Pacific North-west Forest and Range Experiment Station, Portland, Oregon.

Gallo, L., Marchelli, P., Breitenbücher, A., 1997. Morphological and allozymic evidence of natural hybridization between two southern beeches (*Nothofagus* spp.) and its relation to heterozygosity and height growth. *Forest Genetics*, 4(1): 13-21.

García-González, R., Carrasco, B., Peñailillo, P., Letelier, L., Herrera, R., Lavandero, B., Moya, M., Caligari, P., 2008. Genetic variability and structure of *Gomortega keule* (Molina) Baillon (*Gomortegaceae*) relict populations: geographical and genetic fragmentation and its implications for conservation. *Botany*, 86(11): 1299-1310.

Gaston, K., 2000. Global Patterns in Biodiversity. *Nature*, 405: 220-227.

Gibson, G., Mackay, T., 2002. Enabling population and quantitative genomics. *Genetics Research*, 80:1–6.

Goldstein, D., Weale, M. 2001. Population genomics: linkage disequilibrium holds the key. *Current Biology*, 11: 576–579.

Govindaraj, M., Vetriventhan, M., Srinivasan, M., 2015. "Importance of Genetic Diversity Assessment in Crop

Plants and Its Recent Advances: An Overview of Its Analytical Perspectives,” *Genetics Research International*, vol. 2015, Article ID 431487, 14 pages

Hasbún, R., González, J., Iturra, B., Fuentes, G., Alarcon, D., Ruiz, E., 2016. Using Genome-Wide SNP Discovery and Genotyping to Reveal the Main Source of Population Differentiation in *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. in Chile. *International Journal of Genomics*. Volume 2016 (2016), Article ID 3654093, 10 pages.

Hedrick, P., 1999. Perspective: highly variable loci and their interpretation in evolution and conservation. *Evolution*, 53:313–318.

Hernandez, C., 2012a. Variación genética de la especie endémica y en Peligro de extinción *Berberis negeriana* Tischler. Tesis para optar al grado de Ingeniero en Biotecnología vegetal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción.

Hernandez, P., 2012b. Variabilidad genética de *Prumnopitys andina*, una especie amenazada del centro sur de Chile. Tesis para optar al grado de Ingeniero en Biotecnología vegetal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción.

Hoffmann, A., Willi, Y., 2008. Detecting genetic responses to environmental change. *Nature, Reviews Genetics*, 9:421–432.

Holderegger, R., Kamm, U., Gugerli, F., 2006. Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics. *Landscape Ecology*, 21:797–807.

INFOR , 2012. Recursos Genéticos Forestales de Chile. Instituto Forestal.

Jump, A., Penuelas, J., 2005. Running to stand still: Adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8: 1010–1020.

Jump, A., Marchant, R., Penuelas, J., 2009. Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends Plant Sciences*, 14:51–58.

Kimura, M., 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.

Kirk H., Freeland J., 2011. Applications and Implications of Neutral versus Non-neutral Markers in Molecular Ecology. *Molecular Sciences*, 12:3966–3988.

Lander, T., Boshier, D., Harris, S., 2007. Isolation and characterization of eight polymorphic microsatellite loci for the endangered, endemic Chilean tree *Gomortega keule* (*Gomortegaceae*). *Molecular Ecology Resources*, 7(6): 1332–1334.

Latta, R., 2003. Gene flow, adaptive population divergence and comparative population structure across loci. *New Phytologist*, 161: 51–58.

Letelier, L., Harvey, N., Valderrama, A., Stoll, A., González-Rodríguez, A., 2015. Isolation and characterization of 12 microsatellite loci in soapbark, *Quillaja saponaria* (*Quillajaceae*). *Applications in Plant Sciences*, 3(5), apps.1500024.

Lewis, B., 2008. *Genes IX*. McGrawHill

Lowe, A., Harris, S., Ashton P., 2004. *Ecological Genetics. Design, Analysis and Application*. Blackwell, Oxford, UK.

Luikart, G., England, P., Tallmon, D., Jordan, S. Taberlet, P., 2003. The power and promise of population genomics: from genotyping to genome typing. *Nature, Reviews Genetics* 4:981–994.

McKay, J. K., and Latta, R. G., 2002. Adaptive population divergence: markers, QTL and traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 17:285–291.

Magurran, A., 2010. Q&A: What is biodiversity?. *BMC Biology*, 2010, 8:145.

Marchelli, P., Gallo, L., Scholz, F., Ziegenhagen, B., 1998. Chloroplast DNA markers reveal a geographical divide across Argentinean Southern Beech *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. et Mil. distribution area. *Theoretical and Applied Genetics*, 97(4): 642–646.

Marchelli, P., 2002. Variabilidad genética en Raulí (*Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim et Mil.), su relación con procesos evolutivos y la importancia en la conservación y utilización de sus recursos genéticos. Tesis Doctoral, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue. 222 p.

Marchelli, P., Gallo, L., 2000a. Genetic analysis of isozyme variants in open pollinated families of Southern Beech *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. et Mil. *Silvae Genetica*, 49(2): 90-98.

Marchelli, P., Gallo, L., 2000b. Variación aloenzimática, de ADN de cloroplasto y de ADN nuclear en poblaciones y progenies de Raulí en Argentina. Revista Domesticación y mejora genética en Raulí y Roble. Editorial Maval Limitada. ISBN: 956 288-691-3 Registro de Propiedad Intelectual N° 115.794 Agosto 2000. Páginas 157-180.

Marchelli, P., Gallo, L., 2001. Genetic diversity and differentiation in a Southern Beech subjected to introgressive hybridization. *Heredity*, 87(3): 284-293.

Marchelli, P., Gallo, L., 2006. Multiple ice-age refugia in a Southern Beech of South America as evidenced by chloroplast DNA markers. *Conservation Genetics*, 7(4): 591-603.

Marchelli, P., Baier, C., Mengel, C., Ziegenhagen, B., Gallo, L., 2010. Biogeographic history of the threatened species *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch and implications for conservation: a case study with organelle DNA markers. *Conservation Genetics*, 11: 951-963.

Mardones, C., 2016. Relación entre la diversidad genética de *Pitavia punctata* Mol. y variables geofísicas pertenecientes a su rango de distribución natural. Tesis para optar al grado de Ingeniero en Biotecnología vegetal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción.

Martín, M., Mattioni, C., Lusini, L., Molina, J., Cherubini, M., Drake, F., Herrera, M., Villani, F., Martín, L., 2014. New insights into the genetic structure of *Araucaria araucana* forests based on molecular and historic evidences. *Tree Genetics & Genomes*, 10:839–851.

Martín, M., Muñoz, S., Muñoz, F., Uribe, M., Molina, J., Herrera, M., Álvarez, J., 2010. Primeros resultados en el desarrollo de un marcador genético basado en las proteínas de reserva en dos especies del género *Nothofagus*. *Bosque (Valdivia)*, 31(3): 252-257.

Martínez, G., Zappacosta, D., Arena, M., Curvetto, N., 2001. Changes in isoperoxidase patterns during the in vitro rooting of *Nothofagus antarctica*. *Bulgarian journal of plant physiology* 27(1–2): 43–53.

Mathiasen, P., Premoli, A., 2010. Out in the cold: genetic variation of *Nothofagus pumilio* (*Nothofagaceae*) provides evidence for latitudinally distinct evolutionary histories in austral South America. *Molecular Ecology*, 19(2): 371-385.

Merilä, J., Crnokrak, P., 2001. Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits. *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 892-903

Molina, F., Markow, T., Pfeiler, E., Rojas, O., Varela, V., Quijada, A., Esqueda, M., Yépez, G., 2010. Diversidad genética de la biota. En: Molina, F., Van Devender, T. (Eds). Diversidad biológica de Sonora. UNAM, México, pp. 97-128.

Montenegro, 2010. Distribución, hábitat potencial y diversidad genética de poblaciones de Belloto del norte (*Beilschmiedia miersii*) y Lúcumo chileno (*Pouteria splendens*). Informe Final Proyecto 025/2010.

Moritz, C., 1994. Defining 'Evolutionarily Significant Units' for conservation. *Tree*, 10:373-375.

Moritz, C., 2002. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Systematic Biology*, 51:238–254.

Noss, R., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4:355-364.

Núñez-Ávila, M., Armesto, J., 2006. Relict islands of the temperate rainforest tree *Aextoxicon punctatum* (*Aextoxicaceae*) in semiarid Chile: Genetic diversity and biogeographic history. *Australian Journal of Botany*, 54:733 – 743.

Núñez-Ávila, M., Uriarte, M., Marquet, P., Armesto, J., 2011. Microsatellite markers for the relict tree *Aextoxicon punctatum*: The only species in Chilean endemic family Aextoxicaceae. *American Journal of Botany*, 98(2):30-32.

- Palkovacs, E., Hendry, A., 2010.** Eco-evolutionary dynamics: intertwining ecological and evolutionary processes in contemporary time. [En línea] Disponible en: <https://f1000.com/prime/reports/b/2/1>
- Paredes, M y Colaboradore, 2003.** Caracterización genética de poblaciones de *Nothofagus obliqua* (Mirb. et Oest) y *Nothofagus alpina* (Poepp.et Endl.) Oest (=Nervosa (Phil) Dim. Et mil) mediante marcadores moleculares e isoenzimático. Informe Final FONTAGRO Chile-Argentina.
- Pastorino, M., Gallo, L., 1998.** Inheritance of isozyme variants in *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et Boutelje. *Silvae Genetica*, 47: 15–20.
- Pastorino, M., Gallo, L., 2001.** Linkage relationships as a useful tool to state interspecific gene homology: case study with isozyme loci in *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae). *Silvae Genetica*, 50: 233–239.
- Pastorino, M., Gallo, L., 2002.** Quaternary evolutionary history of *Austrocedrus chilensis*, a cypress native to the Andean–Patagonian forest. *Journal of Biogeography*, 29(9):1167–1178.
- Pastorino, M., Gallo, L., Hattmer, H., 2004.** Genetic variation in natural populations of *Austrocedrus chilensis*, a cypress of the Andean–Patagonian Forest. *Biochemical Systematics and Ecology*, 32(11): 993–1008.
- Pastorino, M., Marchelli, P., Milleron, M and Gallo, L., 2008.** Inheritance of isozyme variants in *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oersted. *Journal of basic and applied genetics*, 19 (1): 27–33.
- Pastorino, M., Marchelli, P., Milleron, M., Soliani, C., Gallo, L., 2009.** The effect of different glaciation patterns over the current genetic structure of the southern beech *Nothofagus antarctica*. *Genética*, 136(1): 79–88.
- Pearman, P., 2001.** Conservation value of independently evolving units: Sacred cow or testable hypothesis. *Conservation Biology*, 15:780–783
- Petit, R., ElMousadik, A., Pons, O., 1998.** Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology*, 12:844–855.
- Pineda, G., 2000a.** Variabilidad aloenzimática de *N. alpina* en Chile. Revista Domesticación y mejora genética en Rauli y Roble. Editorial Maval Limitada. ISBN: 956 288-691-3 Registro de Propiedad Intelectual N° 115.794 Agosto 2000. Páginas 95-120.
- Pineda, G., 2000b.** Variabilidad isoenzimática del huerto semillero clonal de *N. alpina*. Editorial Maval Limitada. ISBN: 956 288-691-3 Registro de Propiedad Intelectual N° 115.794 Agosto 2000. Páginas 297 -306.
- Premoli, A., 1996.** Allozyme polymorphisms, outcrossing rates, and hybridization of South American *Nothofagus*. *Genética*, 97(1): 55–64.
- Premoli, A., 1997.** Genetic variation in a geographically restricted and two widespread species of South American *Nothofagus*. *Journal of Biogeography*, 24(6): 883–892.
- Premoli, A., 2003.** Isozyme polymorphisms provide evidence of clinal variation with elevation in *Nothofagus pumilio*. *Journal of Heredity*, 94(3):218–226.
- Premoli, A., Steinke, L., 2008.** Genetics of sprouting: effects of long-term persistence in fire-prone ecosystems. *Molecular Ecology*, 17(17): 3827–3835.
- Premoli, A., Kitzberger, T., 2005.** Regeneration mode affects spatial genetic structure of *Nothofagus dombeyi* forests. *Molecular Ecology*, 14: 2319–2329.
- Premoli, A., Kitzberger, T., Veblen, T., 2000a.** Isozyme variation and recent biogeographical history of the long-lived conifer *Fitzroya cupressoides*. *Journal of Biogeography*, 27(2): 251–260.
- Premoli, A., Kitzberger, T., Veblen, T., 2000b.** Conservation genetics of the endangered conifer *Fitzroya cupressoides* in Chile and Argentina. *Conservation Genetics*, 1(1): 57–66.
- Premoli, A., Mathiasen, P., Acosta, M., Ramos, V., 2012.** Phylogeographically concordant chloroplast DNA divergence in sympatric *Nothofagus* ssp. How deep can it be?. *New Phytologist*, 193(1): 261–275.
- Premoli, A., Mathiasen, P., Kitzberger, T., 2010.** Southern-most *Nothofagus* trees enduring ice ages: genetic evidence and ecological niche retrodiction reveal high latitude (54 S) glacial refugia. *Palaeogeography*,

Palaeoclimatology, Palaeoecology, 298(3): 247-256.

Premoli, A., Souto, C., Allnutt, T., Newton, A., 2001. Effects of population disjunction on isozyme variation in the widespread *Pilgerodendron uviferum*. *Heredity*, 87(3): 337-343.

Premoli, A., Souto, C., Rovere, A., Allnutt, T., Newton, A., 2002. Patterns of isozyme variation as indicators of biogeographic history in *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin. *Diversity and Distributions*, 8(2): 57-66.

Premoli, A., Vergara, R., Souto, C., Lara, A., Newton, A., 2003. Lowland valleys shelter the ancient conifer *Fitzroya cupressoides* in the Central Depression of southern Chile. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 33(3): 623-631.

Ruiz, E., González, F., Torres-Díaz, C., Fuentes, G., Mardones, M., Tuessy, T., Samuel, R., Becerra, J., Silva, M., 2007. Genetic diversity and differentiation within and among Chilean populations of *Araucana araucana* (*Araucariaceae*) based on allozyme variability. *Taxon*, 56 (4) 1221-1228.

Saeed, S., Barozai, M., 2012. A review on genetic diversity of wild plants by using different genetic markers. *Pure and Applied Biology*, 1(3): 68-71.

Salas, C., Donoso, P., Vargas, R., Arriagada, C., Pedraza, R., Soto, D., 2016. The Forest Sector in Chile: An Overview and Current Challenges. *Journal of Forestry*, 114(5): 562-571.

Salgado, P., Prinz, K., Finkeldey, R., Ramírez, C., Vogel, H., 2017. Genetic variability of *Aristotelia chilensis* (Maqui) based on AFLP and chloroplast microsatellite markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1-9.

Savolainen, O., Bokma, F., García-Gil, R., Komulainen, P., Repo, T., 2004. Genetic variation in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptation of *Pinus sylvestris* to climatic changes. *Forest Ecology and Management*, 197: 79–89.

Schlötterer, C., 2004. The Evolution of Molecular Markers. Just a Matter of Fashion? *Nature Reviews Genetics* 5: 63-69.

Soliani, C., Sebastiani, F., Marchelli, P., Gallo, L., Vendramin, G., 2010. Development of novel genomic microsatellite markers in the Southern Beech *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser. *Molecular Ecology Resources*, 10: 404-408

Soliani, C., Tsuda, Y., Bagnoli, F., Gallo, L., Vendramin, G., Marchelli, P., 2015. Halfway encounters: Meeting points of colonization routes among the Southern Beeches *Nothofagus pumilio* and *N. antarctica*. *Molecular phylogenetics and Evolution*, 85: 197-207.

Souto, C., Premoli, A., 2007. Genetic variation in the widespread *Embothrium coccineum* (Proteaceae) endemic to Patagonia: effects of phylogeny and historical events. *Australian Journal of Botany*, 55(8): 809-817.

Souto, C., Heinemann, K., Kitzberger, T., Newton, A., Premoli, A., 2012. Genetic diversity and structure in *Austrocedrus chilensis* populations: Implications for dryland forest restoration. *Restoration Ecology*, 20(5): 568-575.

Stadler, P., Stephens, C., 2002. Landscapes and Effective Fitness. *Comments. Theoretical Biology*, 8:389-431.

Stanton-Geddes, J., Yoder, J., Briskine, R., Young, N., Tiffin, P., 2013. Estimating heritability using genomic data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 1151–1158.

Stecconi, M., Marchelli, P., Puntieri, J., Gallo, L., 2004. Hybridisation between *Nothofagus antarctica* (deciduous) and *N. dombeyi* (evergreen) (*Nothofagaceae*) in natural communities. *In Southern Connection Bulletin*, 21: 8-9.

Steinke, L., Premoli, A., Souto, C., Hedrén, M., 2008. Adaptive and neutral variation of the resprouter *Nothofagus antarctica* growing in distinct habitats in north-western Patagonia. *Silva Fennica*, 42(2): 177-188.

Spitze, K., 1993. Population structure in *Daphnia obtusa*: Quantitative genetic and allozymic variation. *Genetics*, 135: 367-374.

Stockwell, C., Hendry, A., Kinnison, M., 2003. Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 94–101.

- Sunnucks, P., 2000.** Efficient genetic markers for population biology. *Tree*, 15:199–203.
- Szulkin, M.; Bierne, N.; David, P., 2010.** Heterozygosity-fitness correlations: A time for reappraisal. *Evolution*, 64: 1202–1217.
- Templeton, A., 1994.** Biodiversity at the molecular genetic level: experiences from disparate macroorganisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 345:59-64.
- Torres-Díaz, C., Ruiz, E., Salgado, C., Molina, M., Gianoli, E., 2013.** Within-population genetic diversity of climbing plants and trees in a temperate forest in central Chile. *Gayana Botánica*, 70(1): 36-43.
- Uta, E., 2009.** What Is Biodiversity?, *International Studies in the Philosophy of Science*, 23(3):330-334.
- Venegas, C., 2015.** Variabilidad genética en subpoblaciones de *Pitavia punctata* Mol. Especie endémica amenazada del centro-sur de Chile. Tesis para optar al grado de Ingeniero en Biotecnología vegetal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción.
- Vergara, R., Gitzendanner, M., Soltis, D., Soltis, P., 2014.** Population genetic structure, genetic diversity, and natural history of the South American species of *Nothofagus* subgenus *Lophozonia* (*Nothofagaceae*) inferred from nuclear microsatellite data. *Ecology and evolution*, 4(12), 2450-2471.
- Vidal-Russell, R., Souto, C. P., Premoli, A., 2011.** Multiple Pleistocene refugia in the widespread Patagonian tree *Embothrium coccineum* (Proteaceae). *Australian Journal of Botany*, 59(4): 299-314.
- Weinig, C., Ewers, B., Welch, S., 2014.** Ecological genomics and process modeling of local adaptation to climate. *Current opinion in plant Biology*, 18: 66-72.
- Whitham, T., Bailey, J., Schweitzer, J., Shuster, S., Bangert, R., LeRoy, C., Lonsdorf, E., Allan, G., DiFazio, S., Potts, B., Fischer, D., Gehring, C., Lindroth, R., Marks, J., Hart, S., Wimp, G., Wooley, S., 2006.** A framework for community and ecosystem genetics from genes to ecosystems. *Nature Reviews: Genetics* 7: 510-523.
- Wright, S., 1951.** The genetical structure of populations. *Annals of eugenics Eugenics*, 15: 323–354.