

El género *Armeria* o cómo combinar diversificación con reticulación

Uno de los aspectos de la biología de las plantas más difíciles de integrar en las políticas de conservación es la existencia de hibridación entre especies. Desde el punto de vista de la conservación, y simplificando algo, las consecuencias de la hibridación pueden considerarse positivas o negativas. Entre las negativas, la más obvia es la eliminación de una especie, rara o restringida, por hibridación repetida y recurrente con un congénere, normalmente más agresivo, de distribución más amplia y que en ocasiones es además aloctono. Casos de este tipo han sido estudiados en California y recientemente en Canarias (LEVIN *et al.*, *Conserv. Biol.* 10: 10-16. 1996). En el otro extremo, desde el punto de vista evolutivo, la hibridación es una fuente alternativa de variabilidad genética o, más exactamente, de combinaciones alélicas nuevas que existían previamente en dos genomas independientes. Esta posibilidad "constructiva" se conoce (o intuye) en plantas desde la primera mitad del siglo XX, pero en épocas más recientes se ha documentado en grupos de animales, incluidos las aves. La oportunidad e interés de conservar híbridos ya fue destacada por WHITHAM *et al.* (Conservation of hybrid plants. *Science* 254: 779-780. 1991). Las investigaciones que llevamos a cabo desde hace más de 10 años en el género *Armeria* (Plumbaginaceae) indican que este género es un ejemplo más de los tantos en que un grupo de plantas ha hecho un uso constructivo de la hibridación para diversificarse y colonizar nuevos territorios y ambientes ecológicos.

Aunque la historia taxonómica del género es compleja, el número de especies (o entidades reconocibles por sus caracteres morfológicos) siempre ha sido alto. De hecho, debe estar entre las 10 angiospermas ibéricas más ricas en número de especies. GÓMEZ CAMPO & MALATO BELIZ (*in* GÓMEZ CAMPO (ed.), *Plant Conservation in the Mediterranean Area*: 46-70, 1985), basándose en *Flora Europaea*, la listaban en cuarto lugar por el número de especies endémicas. Ahora bien, los que hemos estudiado en detalle las pautas de variabilidad de tales especies (en concreto, Francisco Bernis en los años 50 y yo mismo, en los 80-90) hemos caído en la cuenta de que esas pautas no son independientes sino que se entremezclan y relacionan unas especies con otras precisamente en los puntos en los que geográficamente coinciden. Cuando este fenómeno se repite en el seno de un grupo es muy difícil huir de la conclusión de que la hibridación está detrás de todo.

Lo primero que hicimos en nuestro equipo de investigación para tratar de examinar las posibilidades de dicha hipótesis fue cruzar algunas especies de *Armeria* experimentalmente, para ver si ello era posible y si los híbridos artificiales eran viables. Los resultados confirmaron que no había barreras reproductivas fuertes y, por ello, salvado el



G. NIETO
Armeria caespitosa, Sistema Central.

pequeño obstáculo de un sistema de incompatibilidad para forzar la reproducción cruzada, los híbridos podían generarse con mucha facilidad. Posteriormente, nos propusimos buscar trazas dejadas por la hibridación en los organismos. Ya que la morfología había sido explorada con cierto detalle, la fuente idónea era entonces la de los datos moleculares. Cuando se pretende documentar algún caso de hibridación en la naturaleza, uno espera encontrar una de dos situaciones, dependiendo del control genético del rasgo o carácter que estemos examinando. La primera consiste en que se dan valores intermedios en el híbrido con respecto a los dos progenitores. La segunda es la presencia en el híbrido de rasgos exclusivos de alguno de los dos progenitores. La situación más favorable es aquella en la que en un presunto híbrido encontramos simultáneamente rasgos exclusivos de dos especies concretas, ya que en este caso podemos identificar ambos progenitores. La primera situación aplicada a caracteres morfológicos cuantitativos (tamaños, número de órganos, etc) es la que tradicionalmente se ha buscado para identificar híbridos. Pero cuando trabajamos con secuencias de ADN no podemos encontrar la primera situación y si la segunda; por ejemplo, una adenina en una posición determinada de la secuencia de un gen, que presenta de forma exclusiva un progenitor y hereda el híbrido.



G. NIETO
Glómulo de *Armeria simplex*, especie costera del N de África.

Una primera búsqueda utilizando enzimas de restricción de regiones cloroplásticas no proporcionó marcadores totalmente fiables de especies en dos casos de estudio que habíamos reproducido experimentalmente. En el segundo marcador molecular que estudiamos tampoco encontramos claramente ni uno ni otro esquema en taxones de los que teníamos evidencia de haber sufrido hibridación o ser de origen híbrido. En lugar de ello, obtuvimos un resultado que resultó más valioso puesto que se refería no ya a un caso concreto sino a la totalidad del género. El estudio reveló una estructuración geográfica nítida de la variabilidad de dicho marcador (espaciadores ITS del ADN ribosómico nuclear) independiente de las especies. Es decir, la copia (secuencia) encontrada en cada muestra dependía no de la especie sino del área geográfica de donde procedía: las especies que cohabitaban en una misma área compartían la misma secuencia y las especies de distribución menos restringida mostraban distintas secuencias en distintas partes de su área de distribución. Hay que puntualizar que las especies distintas que compartían la misma secuencia en un área no eran próximas. La conclusión es que este panorama se debe a transferencia horizontal, esto es, a que las copias se transmiten activamente de una especie a otra por hibridación. Además, había un mecanismo molecular que afectaba a este marcador. Este mecanismo –evolución concertada– homogeniza las numerosas copias que existen del marcador dentro de un mismo genoma y también dentro de un grupo de organismos que se reproducen entre sí. Por eso, si se mezclaban copias distintas de ITS en un mismo individuo –en un mismo genoma–, este mecanismo estaba en alguna medida borrando las huellas de uno de los dos progenitores y dejando una sola copia, que era la mayoritaria o exclusiva dentro de una zona geográfica.

Si este patrón geográfico no implicara a distintas especies, sería una situación normal de diferenciación, consecuencia de especiación gradual, en la cual en distintas zonas del área de distribución de una especie se van acumulando diferencias genéticas. Por ello, el patrón encontrado se asemeja a la situación que cabría esperar dentro de la variabilidad geográfica de una especie, no de un género. La explicación que se sigue es que las "especies" morfológicas están cruzándose unas con otras y así los grupos reproductivos, en la práctica, son grupos de especies en lugar de especies. Una "solución" sería reconocer dentro del género *Armeria* una única especie. Pero eso solo tranquilizaría nuestra inquietud por el hecho de que son capaces de hibridar con facilidad cuando en la tradición de la teoría sintética de la evolución –y en concreto de acuerdo con el concepto biológico

de especie—esto no es posible entre especies. En cambio, no serviría para explicar el grado de diversidad morfológica, acusado, que se da en *Armeria* y que permite reconocer alrededor de un centenar de especies —aunque ciertamente las fronteras de buena parte de ellas se difuminan en los puntos donde entran en contacto con congéneres—. Por otro lado, esta solución de reducir drásticamente el número de especies reconocidas formalmente ya fue probada por Bernis hace cincuenta años y su tratamiento taxonómico no resultó operativo. Además, la facilidad de las plantas para hacer compatible la diferenciación con unos niveles significativos de hibridación entre especies es algo bien conocido dentro y fuera de la Botánica. Y no solo eso, en las últimas dos décadas se han ido acumulando casos bien documentados de ello con ayuda de marcadores moleculares.

El escenario revelado por los ITS, que sugiere hibridación frecuente, explica por qué no encontramos marcadores exclusivos de especies al probar otro tipo de marcadores moleculares. Al darse flujo génico entre congéneres, se impide que se acumulen caracteres exclusivos en cada linaje. Pero aunque este resultado haya dado una respuesta global satisfactoria a la pregunta de si las “especies” de *Armeria* habían hibridado e hibridan fácilmente, nos propusimos ahondar en los modelos concretos mediante los que este mecanismo se engarzaba en la evolución del género. Buscamos casos de estudio que, por sus características, simplificaran alguna faceta, lo que ayuda mucho cuando se estudia un fenómeno evolutivo que provoca patrones (trazas) tan complejos. Este fue el caso de Sierra Nevada, en donde la presencia de tres especies distintas estratificadas altitudinalmente en el macizo, que compartían la misma secuencia de ITS y que tenían conexiones morfológicas significativas proporcionaba una hipótesis muy verosímil de origen híbrido, que además ofrecía posibles explicaciones ecológicas.

En este caso, probamos como marcador molecular regiones no codificantes del ADN cloroplástico para confrontarlas con el marcador nuclear anterior (ITS). La búsqueda de marcadores exclusivos de especies en las presuntas razas híbridas (*A. filicaulis* subsp. *trevenqueana*, *A. villosa* subsp. *bernisii*) también resultó infructuosa debido presumiblemente a las causas ya apuntadas, que derivan de la falta de aislamiento reproductivo. Sin embargo, este estudio ha aportado otro resultado de interés. Por las características del ADN cloroplástico (una molécula circular que se hereda por vía materna, no recombina y tiene una tasa de mutación baja), nos centramos en estudiar las pautas de compartición de secuencias cloroplásticas. Al examinar una decena de especies en una zona amplia del sureste de la Península, observamos que aquéllas que coinciden en un determinado macizo montañoso tienden a compartir la misma secuencia. Ello encaja plenamente con el papel activo que



G. NIETO
Armeria pungens, Zambueira do Mar, Baixo Alentejo.

la hibridación ha jugado en su historia evolutiva. Pero estas pautas de compartición unidas a la distribución altitudinal de las 3 especies de Sierra Nevada ha permitido aportar evidencia molecular a un modelo que siempre se ha propuesto en biogeografía: las migraciones altitudinales de cinturones de vegetación como consecuencia de los cambios climáticos del Cuaternario. Los estudios de biogeografía histórica (y filogeografía) en las regiones centro y norte-europeas tratan de buscar las vías y el origen —los refugios— a partir de los cuales se recolonizaron los terrenos sometidos a fuerte impacto de las glaciaciones. Sin embargo, en las regiones del sur de Europa, donde abundan las montañas pero solo hubo glaciario a altitudes elevadas, las migraciones forzadas por los cambios de temperatura debieron implicar no tanto desplazamientos horizontales como verticales, esto es, ascensos y descensos recurrentes de especies y comunidades en las montañas. En el plano molecular, ello debió traer como consecuencia la separación y encuentro de genomas y la acumulación de diferencias surgidas independientemente. Los datos de *Armeria* en Sierra Nevada, que



G. NIETO
Armeria maderensis, Madeira.

revelan flujo génico entre especies hoy aisladas altitudinalmente, dan apoyo a dicho modelo que presumimos típico de zonas refugio del sur de Europa.

Después de leer estas líneas, probablemente el lector se haga la idea de que no hay criterios sencillos para conservar la variabilidad genética y de especies (o fenotípica) en un género con éste, aun cuando la Península represente con mucha diferencia el principal centro de diversidad mundial. Tal vez, lo más claro sea que es necesario conocer de forma precisa cuál es el posible origen —y relaciones con los congéneres— de cada taxon endémico o susceptible de ser protegido. Si resulta ser de origen híbrido en un género como *Armeria*, en donde su futuro evolutivo depende fundamentalmente de barreras de aislamiento externas (ecológicas o geográficas), lo mejor sería alterar lo mínimo posible los hábitat donde crece. En una palabra, dejarlo estar. Si dichas barreras desaparecen y el taxon en cuestión vuelve a estar en contacto con alguno de los progenitores sería englobado por ellos. En este caso, de alguna manera, el coste en términos de diversidad —al menos de diversidad de alelos— sería mínimo, ya que supuestamente se perderían combinaciones nuevas de alelos previamente existentes. Sin embargo, es importante destacar que, aunque la hibridación sea importante, de muchos táxones no hay evidencias de origen híbrido. Y en estos casos, la falta de barreras reproductivas internas fuertes les podría conducir al mismo destino de desaparecer por absorción de otras especies más agresivas si se alteran las barreras externas que los mantienen aislados. Ahora bien, en estos casos no podría hablarse solo de perder combinaciones nuevas de alelos ya existentes sino de linajes con una historia evolutiva independiente y esto es lo que la biología de la conservación ha de evitar. Este puede ser el caso de *Armeria quichiotis*, *A. caballeroi*, *A. trachyphylla*, *A. colorata*, *A. splendens*, *A. euscadiensis*, por mencionar solo unas pocas de distribución muy restringida.

[Más información en FUERTES *et al.*, *Molecular Ecology* 8: 1341-1346. 1999; FUERTES *et al.*, *Systematic Biology* 48: 735-754. 1999; GUTIÉRREZ LARENA *et al.*, *Molecular Ecology* 11: 1965-1974. 2002; NIETO FELINER in *Flora iberica* 2: 642-721. 1990; NIETO FELINER *et al.*, *Plant Systematics and Evolution* 201: 163-177. 1996; NIETO FELINER, *International Journal of Plant Sciences* 158: 585-592. 1997; NIETO FELINER, *Cladistics* 17: 301-312. 2001; NIETO FELINER *et al.*, *Plant Systematics and Evolution* 231: 19-38. 2002]

Agradecimientos: a todos los que han compartido conmigo —y enriquecido con su trabajo— esta línea de investigación; cronológicamente, Álvaro Izuzquiza, Rocío Lansac, Pep Rosselló, Javier Fuertes, Belén Gutiérrez Larena, Andrea Costa y Beatriz Piñero.

Gonzalo NIETO FELINER

Real Jardín Botánico, CSIC. Plaza de Murillo, 2. 28014 Madrid. E-mail: nieto@ma-rjb.csic.es