Hoy les voy a platicar un poco acerca de la historia de *Quercus humboldtii*. Es un encino endémico del Darién y los Andes colombianos. Puede vivir en un amplio rango altitudinal que va del 1100 a 3300 m. En zonas con temperaturas en un rango entre 10 y 17° y precipitaciones de 1600 a 3000 mm, es una especie anemófila, con dispersión por barocoria o zoocoria.

Las zonas de transición entre el neártico y el neotrópico, en especial el norte de los Andes, que es donde se encuentra *Q. humboldtii*, es interesante de estudiar porque los procesos evolutivos, tanto de los encinos como de los mismos bosques montanos se han terminado de entender. Al ser un elemento dominante en muchos bosques de esta región, es posible asumir que los encinos reflejan parte de la respuesta de las comunidades de plantas. En especial, las respuestas de la diversidad y estructura genética asociadas con variaciones climáticas relativamente recientes como los ciclos glaciales que ocurrieron durante el Pleistoceno. Entonces la idea con este proyecto es abonar al entendimiento de la evolución de los bosques montanos en una región en la que el efecto de estas variaciones climáticas fue distinto a lo que sucedió en el hemisferio norte.

Hay dos factores que hacen de *Quercus humboldtii* un buen modelo para estudiar la evolución de los ecosistemas montanos en los Andes. La primera es que la única especie de encino de la zona*.* Esto es importante porque la región se caracteriza por tener una amplia tradición de investigación paleoecológica, de manera que se tiene una sólida base desde el registro fósil de los cambios que sufrieron los ecosistemas y se conoce el papel de *Quercus* en la dinámica de estos bosques. Por lo tanto esta situación presenta una una oportunidad importante para poner a prueba hipótesis demográficas históricas acerca del efecto de los cambios climáticos pasados sobre elementos del bosque montano.

Durante años recientes se han propuesto distintos modelos que buscan entender los procesos evolutivos dentro de los Andes, en particular durante el final del Cuaternario. Con el tiempo, estos modelos han incrementado en complejidad y nivel de detalle. Al principio, durante un periodo de alrededor de 70 años, autores como Van der Hammen, Hooghiemstra y otros pioneros describieron la distribución de los diferentes cinturones de vegetación durante las últimas glaciaciones del Pleistoceno. Consolidaron la evidencia con la que se empezaron a plantear modelos que buscaran entender el proceso evolutivo general de la región. Años después, autores como Barahona y Eguiarte retomaron las ideas que había hasta ese momento y plantearon las predicciones genéticas que se podrían esperar bajo dos escenarios climáticos contrastantes como resultado de los cambios en la conectividad y el flujo génico de las poblaciones. Esto con el afán encaminar los nuevos estudios filogeográficos hacia un esfuerzo conjunto para entender la historia evolutiva de la región. Finalmente en el 2018 salió una nueva propuesta, con una mayor complejidad y nivel de detalle de lo que ningún otro modelo había planteado.

Flantua y Hooghiemstra le llamaron un sistema de conectividad fluctuante y el marco conceptual es el siguiente. Como causas impulsoras se reconocen las fluctuaciones climáticas constantes y la compleja topografía de la región. Estas dieron lugar a las migraciones altitudinales a ciclos de conectividad y aislamiento de los ecosistemas montanos. Durante estos ciclos se propone que la diversidad de las montañas se acumuló gracias a los siguientes procesos: Fragmentación, mezcla de especies o poblaciones, colonización de nuevos hábitats e hibridación. La interacción entre la topografía y las variaciones climáticas hacen que en cada montaña haya habido una combinación única de estos procesos, a lo que los autores llaman la huella digital de las montañas. Por lo tanto ya tenemos un marco conceptual sólido, planteado desde una perspectiva del paisaje que nos permite explorar distintas hipótesis de la evolución de las especies montanas en los Andes. A través de este, nos damos cuenta de que probablemente los patrones que encontremos sean más complejos de lo que se pensaba con anterioridad y que cada región de los Andes puede contar una historia distinta.

En una amplia revisión a los trabajos de investigación paleoecológica que se han hecho en el norte de los Andes, los autores Hooghiemstra y Flantua sintetizaron la respuesta de los bosques montanos y submontanos durante el Cuaternario. La evidencia apunta a que durante el último máximo glacial hubo un desplazamiento y una contracción vertical de estos cinturones. Sin embargo, el hecho de que haya desplazamientos y contracciónes de los cinturones de vegetación no significa que el área de bosque disminuya. Esto es dependiente de la topografía de las montañas. Para que quede claro esto hay que tener en cuenta cómo cambia el área en 2D y en 3D. Imaginemos que este cuadro es una montaña vista desde arriba, si quisiéramos calcular el área, normalmente lo haríamos en 2D. Sin embargo, la realidad es otra porque también tiene área en los lados. Lo mismo sucede con una montaña, e imagínense un cono; si agarramos una franja de x tamaño en la punta y en la base el área de superficie que tiene el cono en la base va a ser mayor que la de la punta.

Lo que Flantua y Hooghiemstra calcularon es que en el caso del bosque montano, al desplazarse a las partes bajas de las montañas aún cuando el rango vertical disminuyó el área que ocupaba el bosque prácticamente no cambió. Caso contrario al bosque submontano en el que si hubo una disminución del área considerable (42%). Es probable que estas variaciones hayan tenido consecuencias distintas sobre la demografía y la genética de las especies de los bosques. No obstante, no hemos encontrado estudios filogeográficos que evalúen los efectos de estos cambios en el hábitat sobre los tamaños poblacionales históricos y el grado de conectividad de las poblaciones para estos dos cinturones de vegetación.

A partir de lo anteriormente mencionado nace la pregunta de cuál fue la respuesta de *Quercus humboldtii*, una especie típica del bosque montano, a los cambios ambientales que hubo durante el pleistoceno. De la que se deriva el objetivo de: Describir la diversidad y estructura genética y, patrones de flujo génico del roble colombiano en los Andes e investigar el efecto que tuvieron los cambios ambientales pasados sobre estos patrones.

Para la realización de este estudio se colectó tejido de entre 5 y 13 individuos de 22 poblaciones, se extrajo el ADN, se amplificaron 10 microsatélites para núcleo y 9 para cloroplasto que posteriormente fueron secuenciados, leídos y analizados. El análisis se compone de 5 piezas: La descripción de la diversidad genética, la caracterización de la estructura genética, la estimación estimación del flujo génico histórico y contemporáneo, la modelación de la demografía y de la conectividad histórica.

En las tablas pueden ver los resultados de la diversidad genética para nucleo en la parte superior y para cloroplasto en la parte inferior. La diversidad genética nuclear que Q. humboldtii entra dentro del rango de valores observados para especies de diferentes regiones del mundo. Sin embargo, si comparamos la riqueza total de haplotipos de cloroplasto vemos que Q. humboldtii tiene más que las especies de encinos europeas y la mayoría de las de Norte América. En comparación con las especies de México y Centroamérica el patrón no es claro. Finalmente, de manera similar, en Asia hay especies con mayor riqueza y otras con menor. Un patrón similar se puede observar con los valores de diversidad genética (hs).

Es importante resaltar que la heterocigocidad esperada es mayor que la observada, este es un patrón que se puede dar por endogamia o por procesos de efecto fundador o cuellos de botella. Este último es el que pensamos que es la explicación más probable por razones que quedarán claras más adelante.

La estructura contada desde el punto de vista del cloroplasto nos dice que más del 85% de la variación se encuentra dentro de las poblaciones. Esto significa que las poblaciones son muy parecidas entre si. Se confirma cuando hacemos análisis en los buscamos grupos genéticos sin especificar cuáles son las poblaciones. Vemos que, tanto si tomamos en cuenta la ubicación geográfica como cuando no, la mayoría de las poblaciones pertenecen a un sólo grupo y solo algunas son distintas. Estos patrones junto con un Fst moderado también se pueden interpretar como que las poblaciones están teniendo mucho flujo génico.

Construimos una red de haplotipos y los mapeamos en el espacio. Lo primero que hay que ver es la forma de estrella de la red que sugiere la existencia de una expansión poblacional reciente. Existe un haplotipo que se encuentra en todas las poblaciones en alta frecuencia, también hay algunos haplotipos como el 4 y el 5 que tienen una amplia distribución aunque en menor frecuencia y por último que hay muchos haplotipos únicos o restringidos, que son los que están coloreados en gris.

Para ver si había estructura filogeográfica comparamos el valor de Nst observado con su valor permutado y encontramos que es significativamente mayor, lo que demuestra su existencia.

En el núcleo vemos que la mayor parte de la variación está dentro de las poblaciones. El valor de Fst es menor al del cloroplasto lo que nos puede estar hablando de un mayor flujo génico para este marcador. Otra cosa que observamos es que cuando el AMOVA se calcula con Rst observamos un mayor porcentaje de variación entre poblaciones. Una posible explicación para la diferencia entre Rst y Fst es que tenemos alelos muy diferentes entre si.

Cuando estimamos los coeficientes de ancestría tomando en cuenta la ubicación geográfica de las poblaciones e interpolamos los resultados en el espacio, vemos que los valores máximos de interpolación forman 8 grupos. Esto puede estar representando evidencia de diferenciación reciente entre poblaciones. Es interesante notar que las los valles que separan las cordilleras no parecen estar actuando como barreras. Esto puede probablemente indica una conexión histórica entre las poblaciones que están en distintas cordilleras. Cuando estimamos los coeficientes de ancestría sin tomar en cuenta la distancia obtenemos un gran número de grupos genéticos aunque las proporciones de cada grupo en las poblaciones son homogéneas en el espacio. Lo que otra vez nos puede estar hablando de que son muy parecidas y comparten información.

Ahora, lo que encontramos cuando realmente estimamos las tasas de flujo génico es que tanto para el flujo génico histórico como el contemporáneo las tasas de migración entre la mayoría de las poblaciones son altas. Cuando hicimos la comparación entre las matrices obtuvimos que las tasas históricas y las contemporáneas son diferentes. Sin embargo, la correlación entre ellas es muy baja (-0.04) lo que probablemente significa que las tasas de flujo génico se han mantenido en el tiempo o sólo han disminuido ligeramente.

Para caracterizar la demografía histórica decidimos probar 5 hipótesis representadas en los siguientes modelos. El primero describe un escenario en el que la población de *Quercus humboldtii* permanece estable en el tiempo, el segundo modela una población que estuvo constantemente en expansión, el tercero un escenario en el que hay un cuello de botella seguido de una expansión reciente, el cuarto modela múltiples ciclos de contracción y expansión en el tiempo y por último el quinto modela una expansión lejana seguida de un tamaño efectivo poblacional constante.

El modelo más probable es el escenario 3. En la siguiente gráfica se demuestran los parámetros promedio que obtuvimos. Partimos de un tamaño efectivo poblacional grande (89,600 individuos) que sufre un cuello de botella hace aproximadamente 40ka y posteriormente una expansión hace 26ka para alcanzar un tamaño efectivo poblacional similar al inicial (73,200). Estas fechas coinciden con el periodo anterior al punto más frío del LGM. Hay indicios de fluctuaciones similares en los tamaños de las poblaciones de Q. humboldtii en el registro fósil. El principio del último periodo glacial (44ka) se caracterizó por tener condiciones climáticas húmedas y frías, además de fluctuaciones que variaron la extensión de los glaciares y la posición altitudinal de los cinturones de vegetación. Durante las épocas en las que predominaron los bosques, Quercus fue abundante. Sin embargo, entre 58 ka y 35 ka hubo un cambio en la composición de los bosques y Polylepis, un género que generalmente está en competencia con Quercus se volvió muy abundante; mientras que la representación de Quercus disminuyó. No hay una clara explicación para este fenómeno, sin embargo, se cree que no fue mediado por el clima. .

Hasta ahorita la parte genética nos ha dicho que hubo una contracción de las poblaciones antes del LGM seguida de una expansión y que el flujo génico se mantuvo. También, a partir del registro fósil sabemos que hubo un desplazamiento de los cinturones de vegetación y una contracción de los mismos. Entonces nosotros esperaríamos que la conectividad en el último máximo glacial fuera menor que la del Holoceno medio y la del presente. Nuestros resultados varían dependiendo del modelo. Dos de ellos indican que la conectividad, entendida como el tamaño de un solo parche con máxima conectividad que refleja la conectividad observada del paisaje, se mantiene del LGM al Holoceno medio y después aumente

\*\*\*Falta mejorar la parte de conectividad y las conclusiones.