

Análisis para la determinación de los centros de origen y diversidad  
de las especies mexicanas del género *Gossypium*

## *Primer Informe Parcial*

**Proyecto: “Análisis para la determinación de los  
centros de origen y diversidad de las especies  
mexicanas del género *Gossypium*”**

*"Recopilación y análisis de la información existente de las especies de las  
que México es centro de origen y de diversidad genética"*

Proyecto realizado por:

*M. en C. Ana Laura Wegier Briuolo, Biol. Valeria Alavez Gómez,  
Biol. Lev Orlando Jardón Barbolla, Biol. Leticia Moyers  
y Dr. Daniel Piñero*

*Instituto de Ecología, UNAM*

## Introducción

*Síntesis de la información relevante publicada hasta marzo de 2009:*

*Desde el origen del género *Gossypium* a la actualidad*

<b>Diversidad del género <i>Gossypium</i></b>	<b>3</b>
<b>Origen del género <i>Gossypium</i></b>	<b>4</b>
<b>Diversificación y especiación de las especies diploides de algodón</b>	<b>5</b>
<b>Las especies australianas</b>	<b>6</b>
<b>Especies Afro-Asiáticas</b>	<b>7</b>
<b>Relaciones filogenéticas en el género</b>	<b>8</b>
<i>Revisión de la información relevante sobre el origen del genoma D y las especies del mismo, que habitan en México</i>	<b>10</b>
Evolución del intrón 5' UTR de la desaturasa de ácidos grasos FAD2-1 y la sistemática molecular de <i>Gossypium</i> (Malvaceae).	10
Filogenia, duplicación y variación intraespecífica de las secuencias <i>Adh</i> en los algodones diploides del Nuevo Mundo ( <i>Gossypium</i> L. Malvaceae).	11
Filogenia de los algodones diploides del Nuevo Mundo ( <i>Gossypium</i> L., Malvaceae) basado en secuencias de tres genes nucleares de pocas copias.	12
Recombinación genómica críptica repetida, durante la especiación de <i>Gossypium gossypoides</i> .	13
Relaciones genéticas de las especies de genoma-D, basados en dos tipos de marcadores EST-SSR, derivados de <i>Gossypium aroreum</i> y <i>G. raimonodii</i> , del género <i>Gossypium</i> .	14
Diversificación rápida del género del algodón ( <i>Gossypium</i> : Malvaceae) revelada por el análisis de 16 genes nucleares y del cloroplasto.	16
<b>Origen y diversificación de los genomas poliploides</b>	<b>17</b>
<b>Diversidad de semillas y fibras y Dispersión de las semillas</b>	<b>19</b>
<i>Revisión de la información relevante sobre el origen de los <i>Gossypium tetraploides</i> y de <i>Gossypium hirsutum</i></i>	<b>22</b>
Reevaluación del origen del algodón domesticado ( <i>Gossypium hirsutum</i> , Malvaceae), mediante el uso de RFLP's.	22
La poliploidía y la historia evolutiva del algodón.	23
Tasa de variación de los genes nucleares y la edad de la poliploidía en el género <i>Gossypium</i> .	24
<b>Referencias</b>	<b>25</b>

## *Introducción*

Por mas de un siglo a través de los métodos de la taxonomía tradicionales se ha tratado de explorar la historia natural del genero *Gossypium*, pero mas recientemente se han utilizado aproximaciones modernas para resolver los mismos problemas, de tal manera que es posible realizar análisis comparativos de secuencias de DNA para resolver diferentes preguntas, en nuestro caso, el primer documento esta orientado a la investigación sobre el centro de origen y sus relaciones filogenéticas del subgenero *Houzigenia*. Este subgénero fue descrito por Fryxel en 1992 con trece especies diploides, y en 2006 se describió una nueva especie, la cual aun no tiene nombre. El segundo documento está orientado a la recopilación de la información relevante para determinar el centro de origen de los tetraploides americanos y en particular de *G. hirsutum*

*Síntesis de la información relevante publicada hasta marzo de 2009: Desde el origen del género Gossypium a la actualidad.*

## **Diversidad del género *Gossypium***

Debido a el algodón (*Gossypium* L.) es tan importante en la economía mundial, es un género que ha capturado la atención de científicos agrícolas, taxónomos y biólogos evolutivos. Por consiguiente, y a pesar de las lagunas restantes en nuestro conocimiento, mucho se conoce del origen y diversificación del género. Especialmente en las últimas dos décadas, las tecnologías moleculares modernas se han aplicado en las preguntas clásicas como el origen de la poliploidía de las especies, las relaciones entre especies y entre grupos de especies, y los orígenes de las plantas domesticadas a partir de sus progenitores silvestres.

Quizás el aspecto más llamativo de su historia es que está tan ampliamente distribuido, involucrando antiguas culturas humanas en distintos continentes y un proceso de domesticación convergente o paralelo a partir de ancestros silvestres divergentes y geográficamente aislados. Esta domesticación paralela involucra a cuatros especies, dos americanas, *G. hirsutum* y *G. barbadense*, y dos africanas y asiáticas, *G. arboreum* y *G. herbaceum*. En cada uno de estos cuatro casos, nativos descubrieron miles de años atrás que las propiedades únicas de las fibras del algodón las hacían útiles

para la elaboración de cuerdas, textiles y otras aplicaciones. Cada una de estas especies domesticadas posee su historia única de domesticación, diversificación y utilización, como se detalla en muchos artículos que describen varias etapas en el proceso de domesticación, el origen de los patrones actuales de diversidad genética, la forma y la severidad de los cuellos de botella genéticos que acompañaron el desarrollo de cultivos, y la influencia de la historia humana reciente en los patrones geográficos de cultivo.

Esta rica historia involucra modelaje humano de la diversidad natural originada a partir del proceso evolutivo de diversificación a lo largo de millones de años, un legado que hoy en día continuamos explotando a través de introgresión deliberada de germoplasma ajeno de diversas pools genéticos silvestres. Debido a las amenazas actuales que afectan a los ecosistemas del mundo, nunca ha sido más crítico reconocer este legado de especiación y diversificación.

### **Origen del género *Gossypium***

El género del algodón pertenece a una pequeña tribu taxonómica, *Gossypieae*, que incluye solamente 8 géneros. Cuatro de estos son pequeños con distribuciones geográficas restringidas, incluyendo *Lebronnecia* (Islas Marquesas), *Cephalohibiscus* (Nueva Guinea, Islas Salomón), *Gossypioides* (este de África, Madagascar) y *Kokia* (Hawaii). La tribu también incluye cuatro géneros de tamaño moderado con un intervalo geográfico mayor: *Hampea*, con 21 especies neotropicales; *Cienfuegosia*, un género diverso con 25 especies de los neotrópicos y parte de África; *Thespesia*, con 17 especies tropicales; y por último *Gossypium*, el género más numeroso y ampliamente distribuido en la tribu con más de 50 especies.

Análisis filogenéticos moleculares han aclarado diversos aspectos de la historia evolutiva de la tribu. Más importante ha sido la demostración de que el grupo de especies reconocidas como pertenecientes a *Gossypium* verdaderamente constituyen un único linaje natural, a pesar de su amplia distribución mundial y extraordinaria diversidad morfológica y citogenética. Un segundo descubrimiento ha sido la identificación de los parientes más cercanos a *Gossypium*, es decir, el género malgache-africano *Gossypioides* y el género hawaiano endémico *Kokia*. Estos últimos géneros pueden entonces ser empleados como grupos externos para estudiar patrones evolutivos y procesos dentro de *Gossypium*. Una tercera idea concierne al componente temporal de la genealogía, el cual es evidente en datos de divergencia de secuencias que sirven como

medida de tiempo. Usando dicho “reloj molecular”, Seelanan, Schnabel y Wendel (1997) sugirieron que *Gossypium* se separó de *Kokia* y *Gossypoides* hace aproximadamente 12.5 millones de años, lo cual está de acuerdo con un estudio realizado más tarde con un set de datos más extenso basado en 10 diferentes genes nucleares. Así, *Gossypium* parece haber divergido de sus parientes más cercanos durante el Mioceno, posiblemente 10 a 15 millones de años atrás, subsecuentemente expandiéndose alrededor del mundo por medio de dispersión transoceánica para adquirir su distribución geográfica actual.

### **Diversificación y especiación de las especies diploides de algodón**

Desde su origen hace millones de años, *Gossypium* experimentó especiación y diversificación, adquiriendo una distribución casi mundial con varios centros primarios de diversidad genética en los trópicos áridos o áridos estacionalmente y los subtrópicos. Regiones ricas en número de especies incluyen Australia, especialmente la región de Kimberley al noroeste de ésta, el Cuerno de África (Somalia, Yibuti, Eritrea y Etiopía), el sur de la península Arábiga, y la parte occidental del centro y sur de México. El reconocimiento de estos grupos de especies relacionadas y de sus atributos individuales refleja un conocimiento científico acumulado que emergió de la exploración básica de las plantas y del estudio taxonómico y evolutivo.

La taxonomía del género ha sido bien estudiada. Las especies están agrupadas en 4 subgéneros y 8 secciones. Este sistema de clasificación está basado primordialmente en evidencia morfológica y geográfica, aunque la mayoría de los alineamientos infragenéricos son congruentes con los datos citogenéticos y moleculares.

Actualmente, *Gossypium* incluye aproximadamente 50 especies, pero notablemente, nuevas especies continúan siendo descubiertas. El género es por tanto extraordinariamente diverso; la morfología de las especies oscila entre adaptaciones al fuego, herbáceas perennes en el noroeste de Australia a árboles al suroeste de México los cuales escapan a la temporada de secas dejando caer sus hojas. Los colores de la corola abarcan un arco iris que va del azul al púrpura (*G. triphyllum*), malvas y rosas (*G. sturtianum*, el emblema oficial del Territorio Norte de Australia), blancos y amarillos pálidos (noroeste de Australia, México y África-Arabia) e inclusive un profundo amarillos azufre (*G. tomentosum* de Hawaii). Las cubiertas de las semillas van de casi glabro (*G. klotzschianum* y *G. davidsonii*), a presentar cerdas café, densas y firmes que ayudan en la dispersión por viento, hasta finas hebras blancas que

caracterizan a formas altamente mejoradas de las cuatro especies cultivadas. Existen inclusive semillas que producen depósitos de grasa para facilitar la dispersión por hormigas.

Conforme el género se diversificó y se expandió, experimentó una extensa evolución cromosómica. Aunque todas las especies diploides comparten el mismo número de cromosomas ( $n = 13$ ), existe más del triple de variación en el contenido de DNA por genoma. La morfología de los cromosomas es similar entre especies cercanamente emparentadas, y esto está reflejado en la habilidad de las especies para formar híbridos que muestran emparejamiento de cromosomas normal durante la meiosis y en ocasiones una alta fertilidad en  $F_1$ . En contraste, cruza entre parientes más distantes puede resultar difícil de efectuar y aquellas que son exitosas suelen presentar anormalidades durante la meiosis. Las observaciones colectivas del comportamiento de emparejamiento, el tamaño de los cromosomas y la relativa fertilidad en híbridos interespecíficos condujo a la designación de cada genoma con símbolos de una sola letra para definir los grupos de especies. Actualmente se reconocen 8 grupos de genomas diploides (A al G, más el K). Esta partición citogenética del género es ampliamente congruente con las divisiones taxonómicas y filogenéticas.

### **Las especies australianas**

Los algodones australianos (subgénero *Sturtia*) comprenden 16 especies descritas y un número de nuevas especies cuya descripción está por publicarse. Colectivamente, estos taxa incluyen los grupos genómicos C, D y K, con 2, 3 y 12 especies, respectivamente. Estos tres grupos de especies, de acuerdo a sus secuencias de DNA, son un linaje natural, lo cual es consistente con alineamientos anteriores definiendo las secciones *Sturtia* (genoma C), *Hibiscoidea* (genoma G) y *Grandicalyx* (genoma K). No obstante, las relaciones entre los tres grupos son aún confusas. Algunos datos colocan a *G. robinsonii* como la base de las especies australianas, sugiriendo que la radiación de *Gossypium* sucedió de oeste a este, partiendo de la región más occidental del continente. Se mantiene como una pregunta abierta si la posición basal de *G. robinsonii* se mantendrá tras la revisión de nuevos datos, ya que por ahora los resultados se mantienen inequívocos a este respecto.

En relación a la taxonomía dentro de los tres grupos de genomas australianos, existe muy poca incertidumbre sobre los genomas C y G ya que éstos están muy bien representados en colecciones y han sido estudiados a detalle. La taxonomía de las

especies genoma K, las cuales se colocan en la sección *Grandicalyx*, se mantiene como una interrogante. Colectas realizadas en el área de Kimberley han aumentado nuestro conocimiento de la diversidad dentro del grupo y ha resultado en el descubrimiento de la menos 7 nuevas especies. Estas especies inusuales poseen una geografía, morfología y ecología distintivas, y exhiben un síndrome de características propias de las adaptaciones al fuego. En particular, son plantas herbáceas perennes con un patrón de crecimiento bi-temporal donde el crecimiento vegetativo muere durante la temporada seca mientras crecen rizomas subterráneos los cuales comenzarán un nuevo ciclo de crecimiento con el inicio de una nueva temporada de lluvias o después de un fuego. La especies de la sección *Grandicalyx* poseen flores que se encuentran erectas cuando abren pero que tras la polinización se convierten en pendientes para que en la madurez las cápsulas liberen semillas que presentan escasas cerdas y cuerpos de grasa que atraen a las hormigas y éstas por tanto favorecen la dispersión. Muchas de estas especies están poco representadas en colecciones y su taxonomía aún no está bien entendida. Los análisis de filogenia molecular revelan resultados conflictivos respecto a las relaciones interespecíficas de este grupo.

### **Especies Afro-Asiáticas**

Catorce especies africanas y árabes se reconocen en el tratado taxonómico de Fryxell (1992), que es el más reciente del género. Ellas se agrupan en el subgénero *Gossypium*. La sección taxonómica *Gossypium* contiene cuatro subsecciones mientras que la sección *Serrata* contiene únicamente a *G. trifurcatum* encontrado en el área desértica del este de Somalia. La presencia de hojas dentadas eleva la posibilidad de que éste no pertenezca a *Gossypium*, pero trabajos moleculares recientes han establecido claramente esta entidad pobremente conocida como una especie inusual de algodón. Este último ejemplo enfatiza la naturaleza provisional de mucha de la taxonomía de las especies africanas y árabes de *Gossypium* las cuales están sumamente necesitadas de exploración básica y estudios sistemáticos. Dentro de la sección *Pseudopambak*, el reconocimiento y definición de especies está en algunos casos basada en limitado material de herbario (por ejemplo *G. benadirensis*, *G. bricchettii*, *G. vollesenii*) y sus semillas no han sido colectadas. Consecuentemente, no se han realizado análisis sobre características citogenéticas ni afinidades filogenéticas moleculares.

Desde un punto de vista citogenético, las especies de África y Arabia exhiben una diversidad considerable, comprendiendo cuatro de los ocho grupos genómicos (A,

B, E y F). El genoma A incluye dos algodones cultivados de la subsección *Gossypium*, *G. arboreum* y *G. herbaceum*. Tres especies africanas de la subsección *Anomala* (*G. anomalum*, *G. captis-viridis* y *G. triphyllum*) comprenden el genoma B. *Gossypium trifurcatum* podría también pertenecer al genoma B pero esto no ha sido establecido. La única especie del genoma F, *G. longicalyx*, es citogenéticamente distinta, aislada morfológicamente y quizás adaptada a ambientes con una humedad moderada en comparación con otras especies diploides de *Gossypium*.

### **Relaciones filogenéticas en el género**

Múltiples trabajos filogenéticos muestran que los linajes genealógicos de las especies son consistentes con la designación de los genomas y las distribuciones geográficas. Estudios citogenéticos sostienen esta conclusión. Por consiguiente, cada grupo genómico corresponde a un único linaje natural, y en la mayoría de los casos, estos linajes son también geográficamente cohesivos.

Varios aspectos de la historia filogenética de *Gossypium* merecen ser resaltados. Primero, existen cuatro linajes principales de especies diploides correspondientes a tres continentes: Australia (genomas C, G y K), América (genoma D) y África-Arabia (dos linajes: uno incluyendo el genoma A, B y F y otro que contiene el genoma E). Segundo, el evento de divergencia más temprano en el género separa el genoma D del Nuevo Mundo de su ancestro en todos los otros taxa del Viejo Mundo. Así, los algodones diploides del Viejo Mundo y del Nuevo Mundo son, filogenéticamente, grupos hermanos. Siguiendo esta división, la más basal del género, los algodones que comprenden el linaje del Viejo Mundo se dividen en tres grupos, los algodones australianos (especies con los genomas C, G y K), los africanos-árabes (especies con el genoma E) y los africanos (especies con los genomas A, B y F). Tercero, el clado africano del genoma F que consiste en una sola especie *G. longicalyx*, es definitivamente diagnosticado como hermano de las especies del genoma A. Esto identifica a las formas silvestres más cercanamente emparentadas a aquellas especies domesticadas del genoma A, *G. arboreum* y *G. herbaceum*. A causa de esta relación, prospectos han surgido para en última instancia entender la base genética del origen de las largas y útiles fibras de algodón. Cuarto, los principales linajes de *Gossypium* se establecieron en una relativamente rápida sucesión poco tiempo después de que el género se originó y divergió del clado *Kokia-Gossypiodes*. El cuadro evolutivo que

entonces se infiere es que hubo una rápida radiación global temprano en la historia del género, con eventos de divergencia temporalmente cercanos.

Los algodones aloploidos, incluyendo dos especies de gran importancia comercial (*G. hirsutum* y *G. barbadense*), están implicados en la formación derivada de la reunión biológica de dos genomas (A y D) que surgen de la división más temprana del género. Los dos genomas que constituyen a los algodones aloploidos evolucionaron primero en hemisferios diferentes y divergieron por millones de años, aislados uno del otro. Los algodones aloploidos entonces contienen copias de duplicadas y ligeramente divergentes de la mayoría de sus genes. En promedio la divergencia de las secuencias entre copias de estos genes es de entre 3% a 4%, aunque existe una varianza importante en esta media.

Al considerar la filogenia en un contexto temporal y a la luz de la historia de las placas tectónicas se infieren múltiples dispersiones intercontinentales y otros episodios de trayectoria trans-oceánica durante la historia evolutiva de *Gossypium*. Estas incluyen al menos una dispersión entre Australia y África, otra hacia América (probablemente México) conduciendo a la evolución de los diploides del genoma D, y una segunda, muy posterior, colonización del Nuevo Mundo por un ancestro del genoma A que dio lugar a los aloploidos con genoma AD. La dispersión a larga distancia jugó un papel muy importante, no solo en la diversificación de las principales líneas evolutivas sino también en la especiación dentro de los grupos genómicos de *Gossypium*. Ejemplos incluyen las dispersiones del sur de México a Perú (*G. raimondii*), del norte de México a las Islas Galápagos (*G. klotzschianum*), de América del Sur a las Islas Galápagos (*G. darwinii*), de África a las Islas de Cabo Verde (*G. capitata-viridis*), y de los geotrópicos a las Islas Hawaianas (*G. tomentosum*).

*Revisión de la información relevante sobre el origen del genoma D y las especies del  
mismo, que habitan en México*

A continuación se menciona en contenido de algunos trabajos relevantes que fueron revisados para el primer documento

Evolución del intrón 5' UTR de la desaturasa de ácidos grasos *FAD2-1* y la sistemática molecular de *Gossypium* (Malvaceae).

El gene microsomal  $\omega$ -6 de la desaturasa *FAD2-1* contiene un intrón de gran tamaño (~1133 pb) en la región no traducida del extremo 5', que probablemente participe en la regulación génica y que, en *Gossypium*, evoluciona a una tasa muy útil para dilucidar linajes de divergencia reciente. *FAD2-1* tiene una sola copia en las especies diploides de *Gossypium* y en especies alotetraploides se presentan dos ortólogos. Entre las especies diploides, las de genoma-D, han acumulado sustituciones entre 1.4 y 1.8 veces más rápido que las de genoma-A. Entre las especies tetraploides, esta diferencia es aun mayor. La tasa de sustitución del diploide genoma-D *G. gossypoides* se aproxima más cercanamente a la de genoma-A, a comparación con otras especies genoma-D, resaltando su peculiar historia evolutiva. Por otro lado, el análisis filogenético revela que *G. raymondi* es el pariente más cercano al donador del subgenoma-D. Las especies australianas de genoma-K divergieron hace 8-16 millones de años en dos clados; uno de estos, incluye especies de distribución restringida y costeras, el otro clado incluye otras de amplia distribución continental. Una comparación entre la topología de los árboles genéticos del intrón de *FAD2-1*, sugiere que *G. bickii* se originó en un evento temprano de divergencia, pero su rDNA, parecido al de *G. australe* fue adquirido por un evento previo de hibridación.

Referencia:

Liu et al. 2001. Evolution of the *FAD2-1* fatty acid desaturase 5' UTR intron and the molecular systematics of *Gossypium* (Malvaceae). American Journal of Botany 88(1): 92–102.

Filogenia, duplicación y variación intraespecífica de las secuencias *Adh* en los algodones diploides del Nuevo Mundo (*Gossypium* L. Malvaceae).

Las trece especies de algodón de genoma-D conforman un ensamble monofilético de diploides con variación morfológica. Estos habitan en las zonas áridas y semiáridas de México, con una especie disyunta en Perú y otra en las Islas Galápagos, además de una especie cuya distribución se extiende hasta Arizona. Aunque estas especies carecen de valor comercial, son importantes por que representan uno de los genomas parentales de los algodones tetraploides que son cultivados. Para evaluar las relaciones filogenéticas entre estas especies, secuenciamos y analizamos una región de codificación nuclear del gene de la alcohol deshidrogenasa (*AdhA*). Como resultado de el análisis filogenético se obtuvo una topología muy consistente con la alineación taxonómica actual de estas especies, sin embargo la filogenia basada en las secuencias de *AdhA* difieren de aquellas inferidas a partir de DNA de cloroplasto y de ITS, especialmente en cuanto a algunas especies anómalas como *Gossypium gossypoides*. En un linaje se encontró duplicación de gene y secuencias polimórficas; aunque las secuencias de este grupo forman un clado monofilético, ningún taxón contiene una colección monofilética de secuencias.

Referencia:

Small & Wendell. 2000. Phylogeny, Duplication, and Intraspecific Variation of *Adh* Sequences in New World Diploid Cottons (*Gossypium* L., Malvaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 16: 73–84.

Filogenia de los algodones diploides del Nuevo Mundo (*Gossypium* L., Malvaceae) basado en secuencias de tres genes nucleares de pocas copias.

Los algodones diploides americanos (*Gossypium* L., subgénero *Houzingenia* Fryxell), forman un grupo monofilético de trece especies distribuidas principalmente en México occidental, extendiéndose hasta Arizona, Baja California y una especie disyunta en Perú y otra en las Galápagos. Algunos estudios filogenéticos previos basados en la alcohol deshidrogenasa (*AdhA*) y en DNA nucleo-ribosoma, evidencian la necesidad de obtener datos adicionales de otros marcadores moleculares para resolver las relaciones filogenéticas dentro del subgénero. Con esta finalidad, se secuenciaron tres genes nucleares: el locus anónimo *A1341*, el gen de la alcohol deshidrogenasa (*AdhC*) y el gen de la celulosa sintasa (*CesA1b*). Algunos análisis previos, independientes y combinados, resolvieron clados congruentes con taxonomía actual y las filogenias previas. Este análisis permitió diagnosticar al menos dos eventos de dispersión a gran distancia, de México central hacia Baja California, seguidos de una radiación rápida de los linajes primarios, al inicio de la diversificación del subgénero. Por otro lado, los datos moleculares apoyan la propuesta de reconocimiento de una nueva especie cercanamente relacionada con *Gossypium laxum*, que fue colectada recientemente en México.

Referencia:

Álvarez, et al. 2005. Phylogeny of the New World diploid cottons (*Gossypium* L., Malvaceae) based on sequences of three low-copy nuclear genes. *Pl. Syst. Evol.* 252: 199–214.

Recombinación genómica críptica repetida, durante la especiación de *Gossypium gossypoides*.

El algodón mexicano *Gossypium gossypoides* es una entidad intrigante, cuyas evidencias morfológicas, citogenéticas y moleculares se contraponen acerca de su afinidad filogenética con otros algodones americanos. Se evaluó la historia evolutiva de la especie utilizando una secuencia de DNA de 16.4 Kb. El análisis filogenético muestra resultados contrastantes a partir de secuencias de DNA de cloroplasto (7.3 kb), de ITS núcleo-ribosoma (0.69 kb) y de genes nucleares únicos (8.4 kb). Por un lado, el análisis de ocho genes nucleares de pocas copias, ubica a *G. gossypoides* como el más basal de los algodones diploides americanos, el análisis de las secuencias de DNA de cloroplasto, ubica a la especie profundamente anidada dentro del clado diploide americano, como hermana de la peruana *G. raimondii*, y finalmente, sus ITS, la ubican como una especie del clado Africano. Estos datos, junto con algunas evidencias previas de fracciones repetidas del genoma, muestran la compleja historia de *G. gossypoides*, que posiblemente incluye algunos eventos separados de introgresión de algodones divergentes, restringidos hoy a distintos hemisferios. A partir de DNA nuclear repetitivo, parece que esta especie sufrió una introgresión nuclear de una especie africana, poco tiempo después de la divergencia con el resto del grupo de algodones americanos. Recientemente, parece que, a partir de la hibridación con una especie mexicana, sufrió una introgresión en DNA de cloroplasto y, posiblemente, otra introgresión nuclear críptica. La especie *Gossypium gossypoides*, brinda un ejemplo de la naturaleza quimérica de los genomas de algunas plantas y de las complicaciones filogenéticas que ésta produce.

Referencia:

Cronn, et al. 2003. Cryptic Repeated Genomic Recombination during Speciation in *Gossypium gossypoides*. *Evolution*, Vol. 57, No. 11. (Nov., 2003), pp. 2475-2489.

Relaciones genéticas de las especies de genoma-D, basados en dos tipos de marcadores EST-SSR, derivados de *G. aroreum* y *G. raimonodii*, del género *Gossypium*.

Las especies de algodón tetraploides, que incluyen algunos de importancia económica como *Gossypium hirsutum* L. y *Gossypium barbadense*, están compuestas por dos genomas, A y D. Existen dos especies de algodón genoma-A y 13 del genoma-D. Las del tipo A se distribuyen en Asia y África, mientras que las tipo D se encuentran principalmente en México, aunque encontramos algunas en Perú, las Galápagos y Arizona. Entre las dos especies de genoma-A, existe una clara relación genética, pero entre las especies de genoma-D, existe un panorama poco claro a este respecto. En este estudio, elegimos al azar 324 secuencias de EST-SSR, para analizar las relaciones genéticas entre las especies de genoma-D de algodón de *Gossypium* L., usando una especie de genoma-A como grupo externo. Los EST-SSR se desarrollan a partir de secuencias de *G. arboreum* y *G. raimondii*, de genoma A y D respectivamente. Los análisis independientes y combinados de los dos tipos de EST-SSR, resolvieron que las especies de genoma A y D pueden ser agrupadas fácilmente, ya que cada tipo de EST-SSR, permite distinguir entre las especies de cada grupo. Los análisis combinados permitieron agrupar a las especies de genoma-D en seis grupos, que van de acuerdo con la taxonomía actual del subgrupo. Sin embargo, existe una relación de intersección entre las especies de genoma-D a nivel de sección, por lo que las especies pertenecientes a distintas secciones tienen una gran afinidad genética y por lo tanto, no se pueden establecer límites claros entre ambas secciones. Basada en una muestra más grande de marcadores EST-SSR, se prueba que hay poca afinidad genética entre *G. raimondii*, perteneciente a la subsección austroamericana y *G. gossypoides*, perteneciente a la subsección Selera (Ulbrich) Fryxell.

Referencia:

W.Z. Guo et al. 2007. Genetic relationships of D-genome species based on two types of EST-SSR markers derived from *G. arboreum* and *G. raimondii* in *Gossypium*. *Plant Science* 172: 808–814.

Diversificación rápida del género del algodón (*Gossypium*: Malvaceae) revelada por el análisis de 16 genes nucleares y del cloroplasto.

Los estudios previos sobre de filogenia molecular no han logrado resolver el orden filogenético del mayor de los linajes del algodón (*Gossypium*), y no es claro si esto se debe a una historia de radiación rápida o bien, refleja las propiedades de la muestra de los genes evaluados. En este artículo, reconsideramos las relaciones filogenéticas de los grupos de algodón con genoma diploide, usando secuencias de DNA a partir de 11 loci nucleares de copia sencilla (10293 pb), DNA nucleo-ribosomal (695 pb) y cuatro loci de cloroplasto (7370 pb). Los resultados a partir de loci individuales y e las particiones de combinaciones de DNA de núcleo y de cloroplasto revelan que el genoma de los grupos de algodón radiaron en una sucesión rápida que ocurrió dentro de un intervalo de tiempo equivalente a 17% del tiempo transcurrido desde la separación de *Gossypium* de su pariente más cercano existente en el género *Kokia* y *Gossypoides*. Las filogenias resultantes de las secuencias de núcleo y de cloroplasto difieren significativamente con respecto a la resolución de la divergencia basal del género y con respecto a las relaciones entre los algodones africanos. Esta incongruencia se debe a la limitada evolución de caracteres en el DNA de cloroplasto y una hibridación previamente insospechada o bien, a una baja confiabilidad filogenética de los caracteres de DNA de cloroplasto. Este estudio destaca la necesidad de utilizar datos múltiples e independientes para resolver las relaciones filogenéticas de los linajes de rápida divergencia.

Referencia:

Cronn et al. 2002. Rapid diversification of the cotton genus (*GOSSYPIMUM*: MALVACEAE) revealed by analysis of sixteen nuclear and chloroplast genes. American Journal of Botany 89(4): 707–725.

*Revisión de la información relevante sobre el origen de los Gossypium tetraploides y de Gossypium hirsutum.*

### **Origen y diversificación de los genomas poliploides**

Investigaciones citogenéticas básicas demuestran que las especies tetraploides americanas son alopoliploides que contienen dos genomas residentes, un genoma A procedente de África o Asia y otro D similar al encontrado en los algodones diploides americanos. Soporte adicional a la hipótesis de un origen alopoliploide de los algodones tetraploides emergió en las subsecuentes décadas a partir de numerosas fuentes de evidencia, incluyendo la síntesis de alotetraploides experimentales adicionales.

¿Cuándo se generó por primera vez la alopoliploidía de los algodones y cómo ocurrió, dado a que los dos genomas diploides involucrados (A y D) actualmente existen en especies que se encuentran en dos continentes diferentes? Esta pregunta fue un misterio clásico de la botánica durante medio siglo, pero parcialmente se ha podido responder gracias a la creciente tecnología molecular. Con respecto a cuándo se generó la alopoliploidía, datos de secuencias genéticas demuestran convincentemente que la alopoliploidía de *Gossypium* se originó antes de la evolución de los humanos modernos, lo cual en términos geológicos es relativamente reciente, quizás hace 1 a 2 millones de años o en el Pleistoceno medio. En relación a la segunda parte de la pregunta la cual atañe al origen de la poliploidía, es ahora claro que ambas especies existentes del genoma A (*G. arboreum* y *G. herbaceum*) son igualmente divergentes del genoma A de las especies alopoliploides y que el pariente vivo más cercano del donador del genoma D progenitor es *G. raimondii*. Un aspecto de la historia de los algodones poliploides que se ha aclarado es que todos contienen un citoplasma del genoma A y muy probablemente de una única fuente. Estudios empleando genes nucleares (heredados biparentalmente) conducen a la misma conclusión. Así, la evidencia indica que los algodones alopoliploides silvestres se originaron de un solo linaje.

Considerando un origen pleistocénico de las especies de algodones alopoliploides se podría inferir que su diversificación morfológica y su expansión debieron de haber seguido rápidamente a la poliploidización. Actualmente 5 especies alopoliploides son reconocidas: *G. darwinii* es nativa de las Islas Galápagos, donde podría formar poblaciones grandes y continuas en algunas áreas. *Gossypium tomentosum*, de las Islas Hawaianas presenta una estructura poblacional mucho más difusa, encontrándose en su mayoría como individuos dispersos y poblaciones pequeñas

en varias islas. Un tercer aloploiploide, *G. mustelinum*, es una especie poco común restringida a una región relativamente pequeña al norte de Brasil. Además de estas tres especies, hay dos más que son cultivadas, *G. barbadense* y *G. hirsutum*, las cuales poseen una amplia distribución natural, colectivamente abarcando una riqueza morfológica que cubren el continuo de silvestre a domesticado. *G. hirsutum* se distribuye silvestre en las dunas y selvas bajas de México, centro y norte de América del Sur, el Caribe, e inclusive alcanza islas distantes del Pacífico como las Islas Salomón o las Marquesas. Se piensa que *Gossypium hirsutum* presenta una distribución más norteña que *G. barbadense*, con poblaciones silvestres que alcanzan latitudes hasta Tampa Bay (27°38'N), sin embargo, recientemente se ha colectado una población silvestre de *G. hirsutum* en Paraguay (~22°S). *Gossypium barbadense* por su parte presenta una distribución natural más sureña, concentrada en el tercio septentrional de América del Sur pero con una amplia región de superposición con *G. hirsutum* en el Caribe.

La distribución de las especies aloploiploides sugiere que la poliploidía condujo a la invasión de un nuevo nicho ecológico. Fryxell notó que, en contraste con la mayoría de las especies diploides, las especies aloploiploides típicamente ocurren en hábitats costeros, al menos aquellas formas que posiblemente son en verdad silvestres. Dos especies, ambas endémicas de islas (*G. darwinii* y *G. tomentosum*), se encuentran restringidas a zonas cercanas a la línea costera y otras dos especies (*G. barbadense* y *G. hirsutum*) se encuentran en hábitats litorales rodeando el Golfo de México, el noroeste de América del Sur, e inclusive en distantes islas del Pacífico. Fryxell especuló que siguiendo la formación inicial, la adaptación a los ambientes litorales de los nuevos aloploiploides les permitió explotar los fluctuantes niveles oceánicos que caracterizaron el Pleistoceno. Se piensa que esta innovación ecológica facilitó el establecimiento del nuevo linaje poliploide y que además proveyó los medios para la rápida dispersión de las semillas tolerantes al agua salada. El reciente descubrimiento de *G. hirsutum* en Paraguay no niega esta hipótesis ya que la población se encuentra en un área de acumulación de agua estacional que se sospecha salina debido a muchos años de depósito de agua seguidos de evaporación. El tiempo y la fuente de la introducción original del algodón a esta zona son desconocidos, pero pudo involucrar dispersión por aves.

En un estudio previo realizado en colaboración con la CONABIO se realizaron los mapas de distribución potencial de las especies diploides y alotetraploide mexicanas, los

primeros aun necesitan la ratificación con el trabajo de campo, sin embargo, el mapa de la distribución de *G. hirsutum*, fue terminado con éxito después de que a través del mismo se pudieron localizar las poblaciones de Veracruz y Tamaulipas aparentemente extintas desde los ochentas, hecho con el cuál se demostró su fiabilidad (figura 1).

## Distribución potencial de *Gossypium hirsutum*

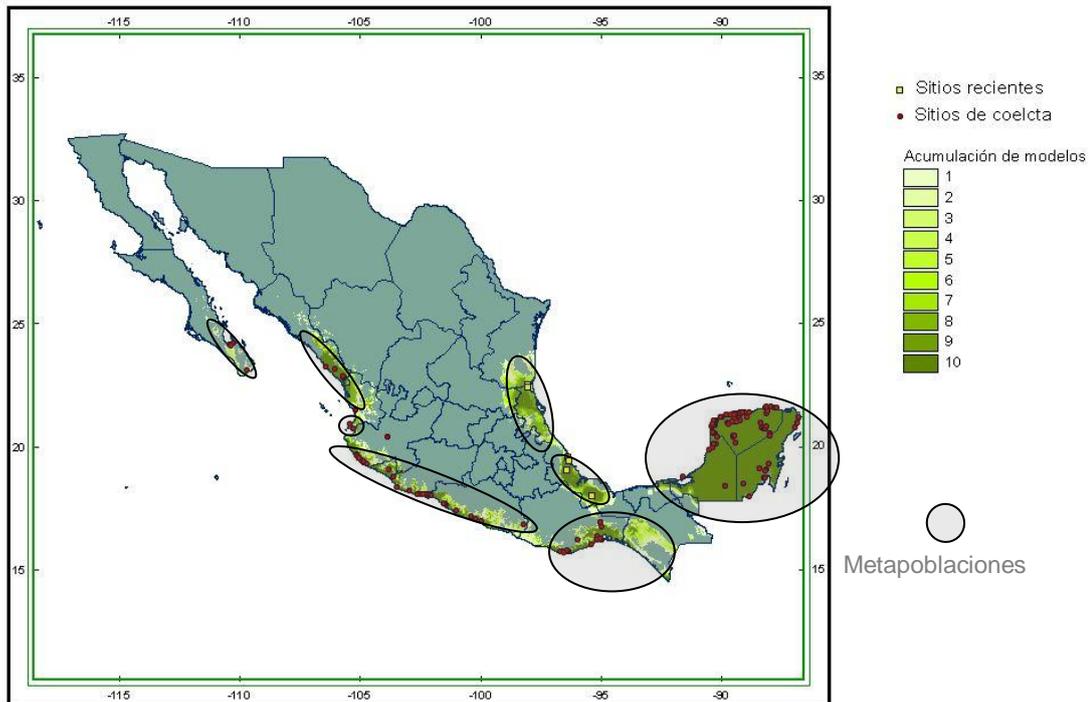


Figura 1. Mapa de la distribución potencial de la especie *G. hirsutum* en la Republica Mexicana, las áreas verdes representan las áreas en las que es probable localizar individuos de la especie. Se visualizan las ocho metapoblaciones que habitan en México, así como los puntos en los cuales recientemente (2002-2009) se han colectado individuos, los amarillos fueron colectados con las predicciones de este mismo mapa.

### **Diversidad de semillas y fibras y Dispersión de las semillas**

Una perspectiva adicional provista por la filogenia del género concierne a la historia evolutiva de las semillas y sus tricomas epidérmicos asociados compuestos de una única célula, también conocidos como fibras. Las semillas y su cubierta son extraordinariamente diversas en *Gossypium*. Tanto los algodones cultivados como los silvestres producen fibras en la cubierta de la semilla, pero existen llamativas

diferencias morfológicas y estructurales entre ellas, la más obvia de éstas es su tamaño. Algunas especies del genoma D (*G. thurberi*, *G. trilobum*, *G. davidsonii* y *G. klotzschianum*) no poseen obvias fibras en la semilla, no obstante sí están presentes aunque como estructuras reprimidas durante el desarrollo y por lo tanto no son visibles a simple vista. De manera similar, tres especies del genoma D de la subsección *Cauducibracteolata* parecen carecer de fibras, pero de hecho poseen de estos filamentos pero están firmemente presionados contra la semilla. Las fibras cultivadas son compuestas por una única célula de casi pura celulosa, la cual se alarga durante el desarrollo hasta alcanzar de dos a seis centímetros, dependiendo de la especie. Las células de las fibras silvestres están compuestas principalmente de celulosa y suberina, y se alarga como máximo menos de un centímetro. Éstas y otras muchas diferencias reflejan tanto el proceso evolutivo natural como la selección humana durante la domesticación. La duración de la fase de elongación y el tiempo de inicio de la síntesis de la pared secundaria parecen ser determinantes en la longitud final de la fibra tanto en las plantas silvestres como en las cultivadas. Análisis filogenéticos de las tasas de crecimiento muestran que la innovación genética de prolongar la elongación surgió en el linaje de los genomas F y A, lo cual pudo haber fomentado la domesticación original de los algodones del genoma A. Este rasgo de elongación prolongada pasó a los algodones aloploidos, lo cual fue un atributo clave para su eventual domesticación. Relativamente poco se sabe sobre las bases genéticas y del desarrollo que dieron lugar a tan diversas morfologías, pero mayor conocimiento en los cambios que ocurrieron durante la evolución y la domesticación del género puede tener implicaciones para el mejoramiento de los cultivos.

En la naturaleza, la dispersión de semillas de *Gossypium* a menudo sigue un modelo “shaker”, donde las cápsulas maduras y erectas abren a lo largo de las suturas y las semillas se distribuyen cerca de la planta parental mientras el viento sacude sus ramas. Éste es posiblemente el método ancestral de dispersión de semillas del género, ya que ocurre en todas las especies de los genomas B, C, E, F y parte del D y en una especie del genoma G (*G. bickii*). Las especies de los genomas A, AD, G, K y algunas del genoma D, han evolucionado otro mecanismo de dispersión de semillas, que es tal vez una de las innovaciones más significativas, los cuerpos de grasa para que las hormigas atraídas por éstos dispersen las semillas. El desarrollo de “spinnable fibers” aparentemente ocurrió una única vez en la historia de *Gossypium*, en el ancestro de las

dos especies del genoma A que se convirtieron en progenitor del subgenoma A de los algodones tetraploides.

El “propósito” evolutivo de las fibras epidérmicas de las semillas, o tricomas, es materia de especulación. Fryxell sugirió que las fibras alargadas fomentaban la dispersión por aves, una hipótesis que gana credibilidad por la observación de un nido de ave al noroeste de Puerto Rico que contenía numerosas semillas de *G. hirsutum* silvestre, así como una colección de *G. darwinii* en un nido de pinzón en las Islas Galápagos. Se puede también especular que las fibras sirven para inhibir la germinación mientras no haya suficiente humedad para saturar las fibras, ya que si la germinación ocurriera después de una lluvia ligera podría no haber suficiente agua para la supervivencia de las plántulas. A este respecto, la cubierta grasosa de las fibras podría repeler el agua en cierta medida y por lo tanto prevenir la germinación prematura. Otra posibilidad relacionada es que las fibras funcionan como “incubadores biológicos” para facilitar la germinación sólo cuando las condiciones ecológicas son adecuadas por medio del reclutamiento de comunidades microbianas bajo regímenes de humedad apropiadas. Finalmente, dos especies del genoma G (*G. australe*, *G. nelsonii*) han evolucionado fibras erectas y rígidas que facilitan la dispersión por el viento ya que la firmeza de los tricomas ayuda a forzar la salida de las semillas de los lóculos de las cápsulas.

*Revisión de la información relevante sobre el origen de los Gossypium tetraploides y  
de Gossypium hirsutum*

Reevaluación del origen del algodón domesticado (*Gossypium hirsutum*, Malvaceae),  
mediante el uso de RFLP's.

El origen e la domesticación de las poblaciones de *Gossypium hirsutum* en Mesoamérica se encuentra oscurecido por varios factores como: la falta de un progenitor claramente identificado, por una estructura genética poblacional compleja y por varios siglos de dispersión y flujo génico mediado por humanos. Se realizaron análisis fenéticos y filogenéticos de variación alélicas en 205 loci de RFLP's, con la finalidad de esclarecer esta historia evolutiva. Estos datos, en conjunto con información previamente publicada en los ámbitos molecular, morfológico y antropológico, sugieren que las poblaciones costeras de Yucatán son realmente silvestres y aquí se ubicaría la región de las primeras fases de domesticación de *G. hirsutum*. A partir de éstas formas originales de algodón, se desarrollaron cultivos en la península de Yucatán y Guatemala, por lo que se reconoce esta última zona como aquel en que ocurrió una diversificación secundaria.

Referencia:

Brubaker & Wendel. 1994. Reevaluating the Origin of Domesticated Cotton (*Gossypium hirsutum*; Malvaceae) Using Nuclear Restriction Fragment Length Polymorphisms (RFLPs). *American Journal of Botany* 81: 1309-1326

La poliploidía y la historia evolutiva del algodón.

El género del algodón (*Gossypium*), incluye aproximadamente 50 especies distribuidas en regiones áridas y semi-áridas de los trópicos y subtropicos. Dentro de estas se incluyen cuatro especies que han sido domesticadas de manera independiente debido a su fibra, dos en África-Asia y dos en América. Las especies de *Gossypium* presentan una variación morfológica extraordinaria, van desde herbáceas perennes hasta pequeños árboles, con una gran diversidad de características reproductivas y vegetativas. De manera paralela, se originó una diversidad a nivel citogenético y genómico durante la radiación global del género, llevando a la evolución de ocho grupos de especies diploides (genomas A-G y K). La historia evolutiva del género incluye muchos episodios de dispersión trans-oceánica, invasión de nichos ecológicos, y una frecuencia sorprendentemente alta de hibridación entre los linajes. Gracias a investigaciones recientes se ha logrado aclarar algunos aspectos de esta historia, incluyendo las relaciones dentro y entre los ocho grupos genómicos, la historia de domesticación de cada una de las cuatro especies cultivadas y el origen de los algodones alopoliploides. Los datos indican que el origen de *Gossypium* se remonta a hace 5-15 millones de años (mda) y que tuvo una diversificación temprana rápida de la mayoría de los grupos genómicos. Los algodones alopoliploides parecen haberse originado dentro del último millón de años, como consecuencia de la dispersión trans-oceánica de un taxón de genoma-A hacia el Nuevo Mundo, seguido por la hibridación con un diploide del genoma-D. Luego de su formación, los alopoliploides radiaron en tres linajes modernos, incluyendo aquellos que contienen a las especies comercialmente importantes: *G. hirsutum* y *G. barbadense*. La duplicación del genoma ha permitido un arreglo de interacciones genéticas moleculares como: la evolución por inclusión de inter-locus, tasas diferenciales de evolución genómica, transferencias genéticas inter-genómicas, y probablemente alteraciones en la expresión de genes. Esta gran cantidad de mecanismos pueden haber contribuido al éxito ecológico y al potencial agrónomo de este género.

Referencia:

Wendel y Cronn, 2003. Polyploidy and the Evolutionary History of Cotton. *Advances in Agronomy* 78: 139-186.

Tasa de variación de los genes nucleares y la edad de la poliploidía en el género *Gossypium*.

La variación en la tasa de evolución molecular en *Gossypium* (algodón), ha sido caracterizada usando las secuencias de 48 genes nucleares a partir de ambos genomas de algodones alotetraploides, de sus ancestros diploides y de un grupo externo. Las tasas de sustitución varían ampliamente entre los 48 genes, con niveles de sustitución silenciosa que van de 0.018 hasta 0.162 y tasas de sustitución por reemplazo que alcanzan 0.073, en una comparación entre los ortólogos de *Gossypium* y las secuencias del grupo externo. La evidencia a partir de 200 000 nucleótidos (40 000 por gen), sugiere que la poliploidía en *Gossypium* tuvo un efecto muy ligero en la tasa de sustitución de nucleótidos. El análisis filogenético para cada gen, arrojó una topología que corresponde con la esperada según la historia de estos organismos, lo cual indica que no hay conversión o recombinación de genes entre los homólogos subsecuentes a la formación de los alotetraploides. Usando la tasa media de sustitución calculada a partir de los 48 genes, se estimó que la formación de los alotetraploides del algodón fue hace cerca de 1.5 millones de años (mda), luego de la divergencia de los progenitores diploides, que ocurrió hace aproximadamente 6.7 mda.

REFERENCIA:

Senchina et al. 2003. Rate variation Among nuclear genes and Age of polyploidy in *Gossypium*. Mol. Biol. Evol. 20(4):633–643.

## Referencias

- Álvarez, I., R. Cronn y J.F. Wendel. 2005. Phylogeny of the New World diploide cottons (*Gossypium* L., Malvaceae) based on sequences of three low-copy nuclear genes. *Plant Systematics and Evolution* **252**: 199-214.
- Brubaker, C.L. y J.F. Wendel. 1994. Reevaluating the origin of domesticated cotton (*Gossypium hirsutum*, Malvaceae) using nuclear restriction fragment length polymorphisms (RFLPs). *American Journal of Botany* **81**: 1309-1326.
- Liu, Q., C.L. Brubaker, A.G. Green, D.R. Marshall, P.J. Sharp y S.P. Singh. 2001. Evolution of the *FAD2-1* Fatty acid desaturase 5' UTR intron and the molecular systematics of *Gossypium* (Malvaceae) *American Journal of Botany* **88**: 92-102.
- Senchina, D.S., I. Álvarez, R.C. Cronn, B. Liu, J. Rong, R.D. Noyes, A.H. Paterson, R.A. Wing, T.A. Wilkins y J.F. Wendel. 2003. Rate Variation Among Nuclear Genes and the Age of Polyploidy in *Gossypium*. *Molecular Biology and Evolution* **20**: 633–643.
- Small, R.L., J.A. Ryburn, R.C. Cronn, T. Seelanan, J.F. Wendel. 1998. The tortoise and the hare: choosing between noncoding plastome and nuclear ADH sequences for phylogeny reconstruction in a recently diverged plant group. *American Journal of Botany* **85**: 1301–1315.
- Wendel, J.F., A. Schinabel y T. Seelanan. 1995. Bidirectional interlocus concerted evolution following allopolyploid speciation in cotton (*Gossypium*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* **92**: 280-284.
- Wendel, J.F. y R.C. Cronn. 2003. Polyploidy and the Evolutionary History of Cotton. *Advances in Agronomy* **78**: 139-186.
- Westengen, O.T., Z. Huamán y M. Heun. 2005. Genetic Diversity and Geographic pattern in early South American cotton domestication.. *Theoretical and Applied Genetics*. **110**: 392-402.