

# Diversidad genética en las pináceas de Norteamérica: una revisión actual

Alfredo Ortiz-Martínez<sup>1,2</sup> , Alejandra Moreno-Letelier<sup>2</sup> , Patricia Delgado-Valerio<sup>3</sup> , Daniel Piñero<sup>4</sup> , Carlos Ortiz-Martínez<sup>5</sup> , Alejandra Vázquez-Lobo<sup>6,\*</sup> 

- (1) Posgrado en Ciencias Biológicas, Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04369, Ciudad de México, México.
- (2) Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04369, Ciudad de México, México.
- (3) Facultad de Agrobiología "Presidente Juárez", Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, 60170, Michoacán, México.
- (4) Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04369, Ciudad de México, México.
- (5) Hospital General Regional con Medicina Familiar No. 1, Instituto Mexicano del Seguro Social, Morelos, 62431, Cuernavaca, México.
- (6) Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, 62209, Cuernavaca, México.

\* Autora de correspondencia / Corresponding author: A. Vázquez-Lobo [[alejandra.vazquez@uaem.mx](mailto:alejandra.vazquez@uaem.mx)]

> Recibido / Received: 25/04/2024 – Aceptado / Accepted: 17/08/2024

**Cómo citar / How to cite:** Ortiz-Martínez, A., Moreno-Letelier, A., Delgado-Valerio, P., Piñero, D., Ortiz-Martínez, C., Vázquez-Lobo, A. 2024. Diversidad genética en las pináceas de Norteamérica: una revisión actual. *Ecosistemas* 33(3): 2725. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2725>

## Diversidad genética en las pináceas de Norteamérica: una revisión actual

**Resumen:** En Norteamérica la diversidad genética de *Abies*, *Picea*, *Pinus* y *Pseudotsuga* ha sido analizada con marcadores moleculares de naturaleza codominante y dominante, usando para ello la información de los genomas nucleares, mitocondriales y de cloroplasto. El objetivo de este trabajo fue hacer una revisión de las investigaciones recientes que evalúan la diversidad genética de Pinaceae de Norteamérica (1997-2022), así como analizar los procesos evolutivos que explican esta diversidad genética. Los estudios revisados sugieren que la diversidad genética es mayor dentro de las poblaciones y menor entre poblaciones. Los procesos microevolutivos como la deriva génica o el flujo génico son centrales para mantener o no cohesivas a las especies. La deriva génica y la endogamia juegan un papel importante en las poblaciones que tienen una distribución fragmentada o restringida, donde el flujo génico entre poblaciones es limitado incrementando su diferenciación genética. Por ello, estos parámetros genéticos deben considerarse para priorizar estrategias de conservación *in situ*. Monitorear el tamaño efectivo de las poblaciones, cuantificar la diversidad y estructura genética y estudiar los procesos microevolutivos neutrales y adaptativos son relevantes para la conservación de la familia Pinaceae de Norteamérica.

**Palabras clave:** *Abies*; Heterocigosis; *Picea*; *Pinus*; *Pseudotsuga*; variación genética

## Genetic diversity in North America Pinaceae: a current review

**Abstract:** In North America, the genetic diversity of *Abies*, *Picea*, *Pinus*, and *Pseudotsuga* has been analyzed with molecular markers of codominant and dominant nature, using information from mitochondrial, chloroplast, and nuclear genomes. The objective of this study was to review the recent research assessing the genetic diversity of Pinaceae in North America (1997-2022) and to analyze the evolutionary processes that explain this genetic diversity. Most studied species have greater genetic diversity within populations and a lesser amount between populations. Microevolutionary mechanisms like genetic drift and gene flow are pivotal in determining whether species are cohesive. Genetic drift and inbreeding emerge as significant factors, particularly in populations with fragmented or restricted distributions, where gene flow between populations is restricted, increasing genetic differentiation. Consequently, these genetic processes must be carefully considered for prioritizing *in situ* conservation strategies. Monitoring effective population size, quantifying genetic diversity and structure, and scrutinizing both neutral and adaptive microevolutionary processes are relevant to the conservation of the North American Pinaceae family.

**Keywords:** *Abies*; genetic variation; Heterozygosity; *Picea*; *Pinus*; *Pseudotsuga*

## Introducción

Los géneros de la familia Pinaceae son árboles siempre verdes que constituyen un componente dominante de los bosques de alta montaña en el hemisferio Norte (Fig. 1; Farjon y Filer 2013). En Norteamérica se distribuyen un total de seis géneros (*Abies* Miller, *Larix* Miller, *Picea* A. Dietr., *Pinus* L., *Pseudotsuga* Carrière y *Tsuga* (Endlicher) Carrière)); sin embargo, en esta revisión se consideraron sólo los cuatro géneros con una distribución latitudinal más amplia, estos son: *Abies*, *Picea*, *Pinus* y *Pseudotsuga*. Los estudios en Pinaceae indican que sus especies poseen altos niveles de diversidad genética (DG) (Ivetić y Devetaković 2017). La evolución de una especie o de las poblaciones depende enormemente del nivel de polimorfismo genético y de los patrones de distribución de la DG (Haselhorst et al. 2019), cuantificables dentro y entre poblaciones (Ivetić y Devetaković 2017).

# Diversidad genética en las pináceas de Norteamérica: una revisión actual

Alfredo Ortiz-Martínez<sup>1,2</sup> , Alejandra Moreno-Letelier<sup>2</sup> , Patricia Delgado-Valerio<sup>3</sup> , Daniel Piñero<sup>4</sup> , Carlos Ortiz-Martínez<sup>5</sup> , Alejandra Vázquez-Lobo<sup>6,\*</sup> 

- (1) Posgrado en Ciencias Biológicas, Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04369, Ciudad de México, México.
- (2) Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04369, Ciudad de México, México.
- (3) Facultad de Agrobiología "Presidente Juárez", Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, 60170, Michoacán, México.
- (4) Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04369, Ciudad de México, México.
- (5) Hospital General Regional con Medicina Familiar No. 1, Instituto Mexicano del Seguro Social, Morelos, 62431, Cuernavaca, México.
- (6) Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, 62209, Cuernavaca, México.

\* Autora de correspondencia / Corresponding author: A. Vázquez-Lobo [[alejandra.vazquez@uaem.mx](mailto:alejandra.vazquez@uaem.mx)]

> Recibido / Received: 25/04/2024 – Aceptado / Accepted: 17/08/2024

**Cómo citar / How to cite:** Ortiz-Martínez, A., Moreno-Letelier, A., Delgado-Valerio, P., Piñero, D., Ortiz-Martínez, C., Vázquez-Lobo, A. 2024. Diversidad genética en las pináceas de Norteamérica: una revisión actual. *Ecosistemas* 33(3): 2725. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2725>

## Diversidad genética en las pináceas de Norteamérica: una revisión actual

**Resumen:** En Norteamérica la diversidad genética de *Abies*, *Picea*, *Pinus* y *Pseudotsuga* ha sido analizada con marcadores moleculares de naturaleza codominante y dominante, usando para ello la información de los genomas nucleares, mitocondriales y de cloroplasto. El objetivo de este trabajo fue hacer una revisión de las investigaciones recientes que evalúan la diversidad genética de Pinaceae de Norteamérica (1997-2022), así como analizar los procesos evolutivos que explican esta diversidad genética. Los estudios revisados sugieren que la diversidad genética es mayor dentro de las poblaciones y menor entre poblaciones. Los procesos microevolutivos como la deriva génica o el flujo génico son centrales para mantener o no cohesivas a las especies. La deriva génica y la endogamia juegan un papel importante en las poblaciones que tienen una distribución fragmentada o restringida, donde el flujo génico entre poblaciones es limitado incrementando su diferenciación genética. Por ello, estos parámetros genéticos deben considerarse para priorizar estrategias de conservación *in situ*. Monitorear el tamaño efectivo de las poblaciones, cuantificar la diversidad y estructura genética y estudiar los procesos microevolutivos neutrales y adaptativos son relevantes para la conservación de la familia Pinaceae de Norteamérica.

**Palabras clave:** *Abies*; Heterocigosis; *Picea*; *Pinus*; *Pseudotsuga*; variación genética

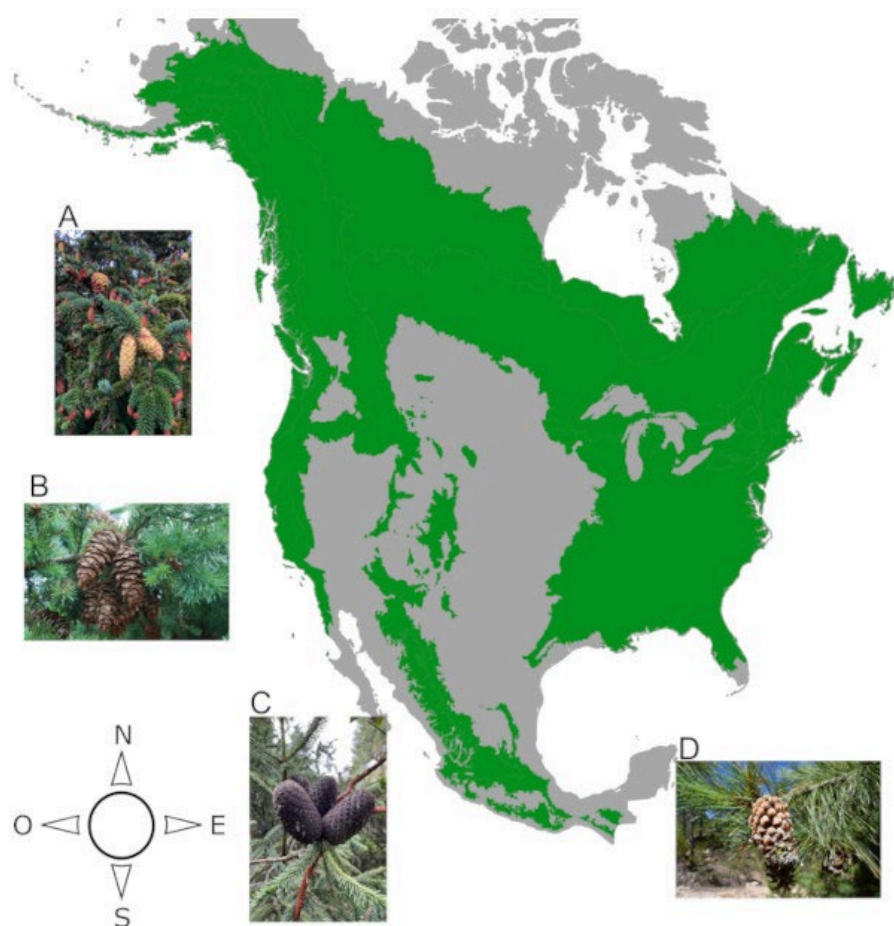
## Genetic diversity in North America Pinaceae: a current review

**Abstract:** In North America, the genetic diversity of *Abies*, *Picea*, *Pinus*, and *Pseudotsuga* has been analyzed with molecular markers of codominant and dominant nature, using information from mitochondrial, chloroplast, and nuclear genomes. The objective of this study was to review the recent research assessing the genetic diversity of Pinaceae in North America (1997-2022) and to analyze the evolutionary processes that explain this genetic diversity. Most studied species have greater genetic diversity within populations and a lesser amount between populations. Microevolutionary mechanisms like genetic drift and gene flow are pivotal in determining whether species are cohesive. Genetic drift and inbreeding emerge as significant factors, particularly in populations with fragmented or restricted distributions, where gene flow between populations is restricted, increasing genetic differentiation. Consequently, these genetic processes must be carefully considered for prioritizing *in situ* conservation strategies. Monitoring effective population size, quantifying genetic diversity and structure, and scrutinizing both neutral and adaptive microevolutionary processes are relevant to the conservation of the North American Pinaceae family.

**Keywords:** *Abies*; genetic variation; Heterozygosity; *Picea*; *Pinus*; *Pseudotsuga*

## Introducción

Los géneros de la familia Pinaceae son árboles siempre verdes que constituyen un componente dominante de los bosques de alta montaña en el hemisferio Norte (Fig. 1; Farjon y Filer 2013). En Norteamérica se distribuyen un total de seis géneros (*Abies* Miller, *Larix* Miller, *Picea* A. Dietr., *Pinus* L., *Pseudotsuga* Carrière y *Tsuga* (Endlicher) Carrière)); sin embargo, en esta revisión se consideraron sólo los cuatro géneros con una distribución latitudinal más amplia, estos son: *Abies*, *Picea*, *Pinus* y *Pseudotsuga*. Los estudios en Pinaceae indican que sus especies poseen altos niveles de diversidad genética (DG) (Ivetić y Devetaković 2017). La evolución de una especie o de las poblaciones depende enormemente del nivel de polimorfismo genético y de los patrones de distribución de la DG (Haselhorst et al. 2019), cuantificables dentro y entre poblaciones (Ivetić y Devetaković 2017).



**Figura 1.** Distribución de los bosques de la familia Pinaceae en Norteamérica. Nombre y localización de las fotos de algunas de las especies de los cuatro géneros estudiados: **A)** *Picea sitchensis* (Oregon); **B)** *Pseudotsuga menziesii* (Oregon); **C)** *Abies religiosa* (Hidalgo); **D)** *Pinus strobiformis* (Chihuahua). Fotografías por David S. Gernandt.

**Figure 1.** Distribution of Pinaceae forests in North America. Name and photos location of some of the species of the four genera studied: **A)** *Picea sitchensis* (Oregon); **B)** *Pseudotsuga menziesii* (Oregon); **C)** *Abies religiosa* (Hidalgo); **D)** *Pinus strobiformis* (Chihuahua). Pictures by David S. Gernandt.

La DG puede ser influenciada también por la hibridación, ya que es un proceso que puede introducir nuevo material genético a las poblaciones y resultar en especiación (Mallet 2008). Este proceso se ha detectado en especies estrechamente relacionadas y con mecanismos de aislamiento reproductivo débiles (Delgado et al. 2007; Soltis y Soltis 2009). Las estimaciones de DG en Pinaceae se han realizado en base a diversos marcadores moleculares. Los marcadores citoplasmáticos como la mitocondria y el cloroplasto son de herencia uniparental. En este caso, la mitocondria se hereda vía materna y el cloroplasto vía paterna, mientras que los marcadores nucleares son de herencia biparental y están sujetos a la recombinación (Tsutsui et al. 2009). En la mitocondria se han detectado bajas tasas de sustitución molecular y secuencias repetitivas complejas dispersas en distintas regiones y estructuras quiméricas que posiblemente fueron generadas por múltiples recombinaciones intergenómicas (Smith 2016). El cloroplasto también evoluciona lentamente y exhibe baja variación a nivel de especie y poco o nada de recombinación (Olmstead y Palmer 1994). En el genoma del cloroplasto hay regiones no codificantes que contienen marcadores variables, como los microsatélites (SSRs; por sus siglas en inglés), los cuales son ampliamente usados por su alto polimorfismo (Vendramin et al. 1996). Por lo tanto, el uso de los distintos marcadores moleculares puede reflejar la DG de diferentes regiones del genoma (Xu et al. 2008), de gran importancia para complementar la historia evolutiva de las especies.

Consideramos que para lograr un mejor entendimiento de los procesos microevolutivos asociados a los niveles de DG presentes en este grupo de árboles, es importante contar con un análisis comparativo de las investigaciones que se han realizado con el uso de diferentes marcadores moleculares. En este trabajo de revisión bibliográfica se describen los niveles de DG con distintos marcadores moleculares para cuatro géneros de Norteamérica (*Abies*, *Picea*, *Pinus* y *Pseudotsuga*), así como los procesos microevolutivos que explican esta DG a la luz de los conocimientos actuales. Los objetivos de este trabajo fueron: 1) realizar una síntesis sobre los trabajos realizados de la diversidad genética en cuatro géneros de la familia Pinaceae en Norteamérica, con el fin de documentar los patrones y procesos microevolutivos que expliquen la diversidad genética, 2) utilizar la información de DG y de la estructura genética de las especies para determinar si estas se encuentran correlacionadas significativamente, con lo cual esperaríamos que en especies con mayor estructuración genética se encuentren menores valores de DG y, 3) evaluar a través de los modelos lineales generalizados (GLM; por sus siglas en inglés) si las variables especie y marcador molecular explican la DG en las especies.

## Patrones de diversidad genética en el género *Abies*

En Norteamérica se reconocen 18 especies, de las cuales al menos en 12 especies se han realizado estudios de genética de poblaciones, representando el 66.6% del género *Abies* (Flora of North America, [utilizado el 10 de Julio, 2024]; Gernandt y Pérez de la Rosa 2014). Diversas investigaciones sugieren que las especies del género *Abies* contienen mayor DG dentro de las poblaciones y una menor variación inter-poblacional. Por ejemplo, para *Abies balsamea* (L.) Mill, a través de un análisis de isoenzimas, se obtuvieron 96.3% y 3.7% de DG dentro y entre poblaciones respectivamente (Shea y Furnier 2002). Similarmente en *A. procera* Rehder, con polimorfismos de nucleótido único (SNPs; por sus siglas en inglés) del genoma nuclear, 96% de DG dentro de las poblaciones y 4% entre las poblaciones (Hansen et al. 2020).

En el género *Abies* los niveles de DG reportados varían dependiendo del marcador utilizado (Anexo, Tabla A1). Sin embargo, comparaciones con los mismos marcadores nos permiten identificar aquellas especies con mayor diversidad intrapoblacional. Por ejemplo, en un complejo de especies de abetos mexicanos, la DG obtenida con isoenzimas en la especie *Abies flinckii* Rushforth (Heterocigosis esperada,  $H_e = 0.113$ ), cuenta con la mayor DG, en comparación con, *A. guatemalensis* Rehder ( $H_e = 0.069$ ), *A. hickelii* Flous & Gaussen ( $H_e = 0.100$ ) y *A. religiosa* A.E. Murray ( $H_e = 0.108$ ) (Aguirre-Planter et al. 2000). Mientras que las especies de Estados Unidos, mostraron valores similares (*A. grandis* (Douglas ex D. Don) Lindl., isoenzimas,  $H_e = 0.13$ , Konnert y Ruetz 1997; *A. balsamea*, isoenzimas,  $H_e = 0.018$ , Shea y Furnier 2002).

De los abetos norteamericanos, resalta *A. religiosa* como la especie más estudiada, debido a su fácil reconocimiento en el campo y su amplia distribución geográfica. La DG obtenida con marcadores de mitocondria, secuencias de cloroplasto y núcleo, y microsatélites de cloroplasto, fue variable, en rangos de 0.29 a 0.86 (Arzate-Fernández et al. 2016; Cruz-Nicolás et al. 2019). Esta alta diversidad se ha encontrado con información de SSRs en *A. lasiocarpa* (Hook.) Nutt.,  $H_e = 0.642$  y sus variedades, *A. lasiocarpa* var. *bifolia* (A. Murray) Silba,  $H_e = 0.683$  y *A. lasiocarpa* var. *arizonica* (Merriam) Lemmon,  $H_e = 0.697$  (Ritland et al. 2022).

El porcentaje de polimorfismo ( $P$ ) con marcadores isoenzimas varió del 13 al 43%, lo cual es menor a lo reportado en otras especies de Pinaceae (Ledig et al. 1999; Viveros-Viveros et al. 2010). No obstante, las estimas más bajas de porcentaje de polimorfismo corresponden a especies con una distribución geográfica reducida (por ejemplo, *A. bracteata* (D. Don) Poiteau ( $P = 13.3\%$ , Ledig et al. 2006), *A. procera* ( $P = 40\%$ , Yeh y Hu 2005), *A. guatemalensis* ( $P = 20\%$ ) o *A. hickelii* ( $P = 28.2\%$ , Aguirre-Planter et al. 2000). Contrario a *A. religiosa*, una especie de amplia distribución geográfica, donde se encuentran altos niveles de polimorfismo con distintos marcadores moleculares (isoenzimas,  $P = 90\%$ ; secuencias de cloroplasto,  $P = 95\%$ , de mitocondria,  $P = 100\%$  y nucleares,  $P = 100\%$ ; Arzate-Fernández et al. 2016).

Los estudios con isoenzimas y secuencias del genoma mitocondrial sugieren que los abetos mexicanos (*A. flinckii*, *A. guatemalensis*, *A. hickelii* y *A. religiosa*) han pasado por cuellos de botella (Jaramillo-Correa et al. 2008; Arzate-Fernández et al. 2016). También, se han reportado resultados similares en abetos de Estados Unidos, por ejemplo, en *A. lasiocarpa* ( $H_e = 0.111$ ), *A. balsamea* ( $H_e = 0.018$ ) y *A. procera* ( $H_e = 0.22$ ) (Ettl y Peterson 2001; Hansen et al. 2020), donde los bajos niveles de DG pueden ser el resultado de una contracción y subsecuente expansión del tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ) a partir de un refugio glacial durante el Último Máximo Glacial (LGM, por sus siglas en inglés).

En este género se han reportado casos de poblaciones híbridas con mayor DG con respecto a sus parentales. Por ejemplo, en zonas alopatricas de *A. balsamea*, la DG del ADN mitocondrial (ADNmt) dentro de las poblaciones es nula, ( $H_s = 0$ ), al igual que en *A. lasiocarpa* (ADNmt = zona alopatrica;  $H_s = 0$ ), mientras que en la zona de contacto de ambas especies la DG es mayor ( $H_s = 0.25$ ) (Cinget et al. 2015). Los niveles de DG detectados en mitocondria son contrastantes con los obtenidos analizando el cloroplasto (*A. balsamea*, ADNcp = zona alopatrica ( $H_s = 0.74$ ); *A. lasiocarpa*, ADNcp = zona alopatrica ( $H_s = 0.97$ ); zona de contacto ( $H_s = 0.88$ ) (Cinget et al. 2015). Estas tendencias han sido similares a otras investigaciones que abordan esta temática con otras especies de pináceas (por ejemplo, Marquardt et al. 2007; Godbout et al. 2012; Cruz-Nicolás et al. 2019).

## Patrones de diversidad genética en el género *Picea*

Este género alberga en Norteamérica 10 especies, de las cuales en 7 especies se han documentado estudios de genética de poblaciones, representando el 70% del total de especies incluidas en esta sección (Flora of North America, [utilizado el 10 de Julio, 2024]; Gernandt y Pérez de la Rosa 2014). En el género *Picea* se observan patrones de DG similares a otras pináceas. Las especies de este género contienen la mayor DG dentro de sus poblaciones y poca diferenciación entre poblaciones. Este patrón se observa incluso en especies con poblaciones fragmentadas, como *P. breweriana* S. Watson, con base en isoenzimas, con un 84.8% dentro y 15.2% de variación entre poblaciones (Ledig et al. 2006), *P. chihuahuana* Martínez, con secuencias de cloroplasto y mitocondria, con 70% dentro y 30% entre las poblaciones (Jaramillo-Correa et al. 2006), *P. martinezii* Patterson, con base en isoenzimas, con 90% dentro y 10% entre las poblaciones (Ledig et al. 2002). En especies con menor fragmentación la variación entre poblaciones puede ser incluso menor, como es el caso de *P. sitchensis* (Bongard) Carrière, con SNPs, 97.1% dentro y 2.9% entre poblaciones (Byrne et al. 2022). En la Tabla A2 del anexo se encuentran reportados las cuantificaciones de la diversidad genética de las especies del género *Picea* revisadas en esta sección.

La cuantificación de la DG de marcadores mitocondriales difiere con otros marcadores, porque la variación mitocondrial refleja el flujo mediado por el movimiento de semillas, mientras que el cloroplasto está mediado por el movimiento a larga distancia del polen. Por ejemplo, Jaramillo-Correa et al. (2006) encontraron ausencia de variación mitocondrial en *P. chihuahuana* ( $H_e = 0$ ), mientras que con marcadores de cloroplasto los niveles de DG fueron diferentes para la distribución norte ( $H_e = 0.548$ ), centro ( $H_e = 0.300$ ) y sur ( $H_e = 0.167$ ). Las especies *P. martinezii* (isoenzimas,  $H_e = 0.08$ ; Ledig et al. 2002) y *P. mexicana* Martínez (SNPs,  $H_e = 0.2$ ; Mendoza-Maya et al. 2015) muestran valores de DG comparables con *P. chihuahuana*. La baja DG detectada



con isoenzimas sugiere que las especies tienen una deficiencia de heterocigotos. Este patrón es observado también en especies de Estados Unidos, con isoenzimas en *P. glauca* (Moench) Voss (Tremblay y Simon 1989) y microsatélites nucleares (SSRn; por sus siglas en inglés) (Heterocigosis observada,  $H_o = 0.49$  y  $H_e = 0.637$ ) (Fageria y Rajora 2013). Las posibles causas a esta deficiencia de heterocigotos han sido varias: 1) la selección en contra de los heterocigotos, 2) adaptación a nivel local de las poblaciones, 3) endogamia y, 4) el efecto Wahlund (Ledig et al. 2002; Rajora et al. 2005).

El porcentaje del polimorfismo obtenido con isoenzimas en poblaciones de distribución geográfica reducida osciló entre 35.2% (*P. breweriana*, Ledig et al. 2005) y 44.2% (*P. mexicana*, Ledig et al. 2002), los cuales fueron menores en especies de píceas con mayor distribución geográfica como *P. mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb. ( $P = 66.8\%$ ; Rajora y Pluhar 2003) o *P. chihuahuana* con el uso de polimorfismos en la longitud de fragmentos amplificados (AFLPs; por sus siglas en inglés) ( $P = 80\%$ ) que presentan poblaciones fragmentadas (Quiñones-Pérez et al. 2017). El bajo polimorfismo encontrado se puede atribuir a procesos como contracciones poblacionales causadas por cambios ambientales, o debido al incremento de la endogamia, sobre todo en especies con distribución fragmentada.

Los análisis filogeográficos sugieren que las poblaciones de *P. mexicana* expandieron su distribución durante períodos fríos. No obstante, con la entrada del clima cálido posterior al último máximo glacial (LGM) las poblaciones tuvieron un declive y se fragmentaron (Ledig et al. 2002). De hecho, se encontró una baja DG ( $H_e = 0.125$ ) en ellas, lo cual fue asociado a eventos de cuellos de botella. La alta estructura genética y la baja DG a consecuencia de la presencia de cuellos de botella, ha sido reportada para otras píceas como *P. breweriana* (Ledig et al. 2005), *P. rubens* Sarg., *P. engelmannii* Engelm. y *P. pungens* Engelm. con isoenzimas (Ledig et al. 2006) o con secuencias de cloroplasto en *P. chihuahuana* (Jaramillo-Correa et al. 2006). Por otra parte, en el género *Picea* también se han documentado casos de hibridación. En estudios de *P. glauca* y *P. engelmannii*, se encontró una amplia zona híbrida, con niveles moderados de DG formada por la introgresión asimétrica y barreras reproductivas débiles entre las especies parentales (isoenzimas,  $H_e = 0.184$ , Rajora y Dancik 2000;  $H_e = 0.255$ , Ledig et al. 2006; SSRn,  $H_e = 0.53$ ; SNPs,  $H_e = 0.25$ ; De la Torre et al. 2015). Una tendencia más clara la presentaron las poblaciones híbridas de *Picea sitchensis* x *P. glauca* estudiadas con SSRn, que mostraron niveles de DG más altos ( $H_e = 0.575$ ), con respecto a las poblaciones puras de *P. sitchensis* ( $H_e = 0.505$ ) y *P. glauca* ( $H_e = 0.567$ ) (Hamilton y Aitken 2013), aunque la cuantificación de la DG del grupo híbrido es comparable con *P. glauca*, esto podría sugerir introgresión mayor de esta especie en la zona híbrida.

## Patrones de diversidad genética en el género *Pinus*

El género *Pinus* es el más rico en la diversidad de especies con respecto a los otros tres géneros que abordamos en esta revisión. México representa uno de sus centros secundarios de diversificación al albergar 49 especies, más las 33 especies que se distribuyen en Estados Unidos de América y Canadá, enlistadas en Flora of North America [utilizado el 10 de Julio, 2024]. No obstante, el número reconocido para las especies de pinos en México podría incrementarse si consideramos las variedades que reportan (Gernandt y Pérez de la Rosa 2014). En esta sección se han documentado 29 estudios de genética de poblaciones, lo que representa el 35.36% de las 82 especies reportadas para Norte América, aunque este porcentaje puede ser mayor si se consideran los estudios de las variedades que incluyen algunas especies. Los estudios de DG realizados con diferentes tipos de marcadores moleculares en este género sugieren también un patrón de mayor DG dentro que entre las poblaciones, lo que puede ser consecuencia de los sistemas de apareamiento cruzado y el modo de dispersión del polen a través del viento. Por ejemplo, con la amplificación aleatoria de ADN polimórfico (RAPDs; por sus siglas en inglés) *Pinus cembroides* Gordon y *P. chiapensis* (Martínez) Andresen, presentaron niveles de DG de 85% y 77.4% dentro de las poblaciones y 15% y 22.6% entre poblaciones, respectivamente (Newton et al. 2002; Aguirre-Limón et al. 2017), en *P. longaeva* D.K. Bailey y *P. rzedowskii* (Madrigal & Caballero) (con isoenzimas, de 98.9% y 82.5% dentro de las poblaciones y 0.011 y 17.5% entre poblaciones (Delgado et al. 1999; Lee et al. 2002) o con SSRn, 91% dentro y 9% entre poblaciones de *P. albicaulis* Engelm (Lea et al. 2018). La Tabla A3 del anexo muestra las diferentes investigaciones que han cuantificado la diversidad genética para el género *Pinus*.

*Pinus* es el género con más especies en comparación con los géneros *Abies*, *Picea* y *Pseudotsuga* y cuya distribución geográfica puede ser amplia, restringida y/o fragmentada. Aunque se espera que los niveles de DG sean bajos en las poblaciones fragmentadas (Niebling y Conkle 1990), especies mexicanas con distribución fragmentada, tienen altos niveles de DG. Tal es el caso de *P. rzedowski*, que, con el uso de isoenzimas, presentó una DG de  $H_e = 0.219$  (Delgado et al. 1999), *P. cembroides*, con las Inter Secuencias Simples Repetidas (ISSR; por sus siglas en inglés) con  $H_e = 0.22$  (Fuentes-Amaro et al. 2019). Así como en especies de Estados Unidos, como *P. balfouriana* Balf., con  $H_e = 0.219$ , determinada con isoenzimas (Hamrick et al. 1994), *P. longaeva*,  $H_e = 0.33$ , con SSRn (Decker 2022). Estos valores son comparables con especies de pinos con amplia distribución geográfica como *P. monticola* Douglas ex D. Don, estudiadas con AFLPs ( $H_e = 0.235$ ; Kim et al. 2010), *P. monticola*,  $H_e = 0.269$ , obtenido con SNPs (Nadeau et al. 2015) y *P. engelmannii* Carr.,  $H_e = 0.23$ , con AFLPs (Morales-Nieto et al. 2021).

Los estudios revisados muestran diferentes niveles de polimorfismo en los marcadores empleados. En *P. maximartinezii* Rzed., con isoenzimas los niveles del polimorfismo fueron de  $P = 30.3$ -33.3% (Ledig et al. 1997; Ledig et al. 1999), en *P. echinata* Mill., de  $P = 87.2\%$  (Raja 1997), *P. clausa* (Chapm. ex Engelm) Sarg.,  $P = 77.1\%$ , *P. clausa* var. *immuginata* D.B. Ward,  $P = 85.6\%$  (Parker et al. 2001), en *P. oocarpa* Schiede ex Schltdl.,  $P = 91.2\%$  (Sáenz-Romero y Tapia-Olivares 2003) y, en *P. strobus*,  $P = 23.3\%$  (Myers et al. 2007). En *P. chiapensis* con RAPDs, el polimorfismo fue de  $P = 30.3\%$  (Newton et al. 2002) y en *P. longaeva*,  $P = 63\%$  (Lee et al. 2002). El bajo polimorfismo encontrado en algunos estudios podría atribuirse a procesos estocásticos como cuellos de botella o de efecto fundador, aunque esto tendría que ser probado a la luz de los datos genómicos, que pueden ser obtenidos a través de las nuevas plataformas de secuenciación masiva.

En contraparte, en otras especies como *P. caribaea* var. *hondurensis* (Sénécl.) W.H. Barrett & Golfari (SSRn,  $H_o = 0.422$  y  $0.421$ ,  $H_e = 0.465$  y  $0.488$ ) (Delgado et al. 2011; Rebolledo et al. 2018), se han detectado declives en el  $N_e$  y como consecuencia, altos niveles de endogamia, como es el caso de la localidad, Pioneros, Campeche, México,  $F_{IS} = 0.163$ ,  $P < 0.05$  (Delgado et al. 2011). No obstante, en la población Caobas, Quintana Roo, México, no se encontraron niveles altos de endogamia, con  $F_{IS} = 0.057$ ,  $P < 0.05$  (Rebolledo et al. 2018). Esto último puede ser debido a que la deficiencia de individuos heterocigotos es poco común, dado que los pinos presentan polinización cruzada. Según Delgado et al. (2011) el hecho de que exista un patrón de baja DG y altos índices de endogamia en *P. caribaea* var. *hondurensis* ( $F_{IS} = 0.163$ ) sugieren y apoyan la hipótesis de la dinámica de metapoblación como lo han propuesto previamente Jardón-Barbolla et al. (2011), es decir que las poblaciones de esta especie están sujetas a factores de perturbación como el fuego y tienen un alto recambio. Además, las poblaciones retienen variantes alélicas ancestrales, probablemente por procesos de expansión, mientras que otras poblaciones no los han retenido (contracción o extinción) (Jardón-Barbolla et al. 2011; Potter et al. 2015). El análisis de cuellos de botella basado en modelos como el de exceso de heterocigosidad demuestran que a pesar de usar marcadores altamente polimórficos como los SSRs, los niveles de DG son bajos en *P. caribaea* var. *hondurensis* ( $H_e = 0.464$ ) con respecto a lo esperado para el equilibrio de deriva-mutación ( $H_{eq} = 0.547$ ) (Delgado et al. 2011), o *P. taeda* L. ( $H_e = 0.64$ ,  $H_{eq} = 0.67$ ) (Al-Rabab'ah y Williams 2004). Por tanto, esto sugeriría que la pérdida de DG se debe a la fragmentación de las poblaciones y a la disminución del  $N_e$ . Si este último factor fuera el determinante en las estimaciones de la baja DG, sería interesante cuantificar en qué punto del tiempo se observaron tales contracciones del  $N_e$  (por ejemplo, Pleistoceno u Holoceno), dado que la DG en Norteamérica ha sido moldeada en parte por las re-colonizaciones en épocas glaciales. Otras hipótesis que se han planteado para explicar la baja DG son los cuellos de botella durante las distintas etapas glaciales (Acosta et al. 2019) acompañadas de expansiones rápidas (Marshall et al. 2002; Zinck y Rajora 2016). Por ejemplo, *P. maximartinezii* con isoenzimas, presentó una DG baja ( $H_e = 0.122$ ) e índice de fijación relativamente alto ( $F_{ST} = 0.081$ ), lo cual indica deficiencia de heterocigotos (Ledig et al. 1999). Algunas especies endémicas de México han demostrado declives demográficos, como *P. remota* (Little) D.K. Bailey & Hawksw, donde se encontraron tres poblaciones con déficit de DG (SSRn,  $H_e = 0.015$ - $0.031$ ) con base en el modelo de exceso de heterocigosidad, lo cual sugiere eventos de cuellos de botella que pudieron haber estado asociados al impacto del clima durante el Pleistoceno (González et al. 2021).

Un proceso que incrementa la DG en las pináceas es la hibridación, por ejemplo, en especies de Estados Unidos con marcadores RFLPs, los índices de DG fueron mayores en las poblaciones híbridas ( $H_e = 0.67$ ), con respecto a sus parentales, *P. echinata* ( $H_e = 0.554$ ) y *P. taeda* ( $H_e = 0.56$ ) (Chen et al. 2004). También en especies de México, donde las poblaciones híbridas de *P. montezumae* Lamb. x *P. pseudostrobus* Lindl., distribuidas en la Faja Volcánica Trans Mexicana (FVTM), mostraron mayores niveles de DG ( $H_e = 0.519$ ) con respecto a sus parentales (*P. montezumae*,  $H_e = 0.409$  y *P. pseudostrobus*,  $H_e = 0.416$ ). Además, se encontró una tasa de introgresión mayor de las poblaciones de *P. montezumae* a las poblaciones híbridas (Delgado et al. 2007). Otros estudios abordan este tema, como la hibridación introgresiva de *P. luzmariae* Pérez de la Rosa y *P. herrerae* Martínez (con marcadores moleculares AFLPs, Wehenkel et al. 2020) o *P. monophylla* Torr. & Frém. y *P. californiarum* D.K. Bailey (con SNPs, Buck et al. 2020), así como eventos continuos de introgresión en la zona híbrida de *P. contorta* Dougl. ex Loud var. *latifolia* x *P. banksiana* Lamb (Burns et al. 2019).

## Patrones de la diversidad genética en *Pseudotsuga*

Dentro de las especies reconocidas para este género de Norteamérica (dos especies, Flora of North America, [utilizado el 10 de Julio, 2024], la especie *Pseudotsuga menziessi* (Mirb.) Franco ha sido la que mayormente se ha estudiado (Anexo, Tabla A4). No encontramos información de estudios genéticos para *P. macrocarpa* (Vasey) Mayr. Por tanto, sólo se ha documentado el 50% de la información de la genética de poblaciones para este género. En México, las poblaciones del género *Pseudotsuga*, presentan mayor DG dentro de las poblaciones (SSRcp, 72.2%) que entre poblaciones (27.8%; Montiel et al. 2019), tendencia que fue similar entre las variedades de *P. menziesii* con isoenzimas, con 51% de la DG entre las variedades y 49% entre los subgrupos de esta especie (Li y Adams 1989).

La especie *P. menziesii* tiene una distribución desde Canadá a Estados Unidos (*P. menziesii*) y parte del norte de México (*P. menziesii* var. *glauca* (Mayr) Franco), siendo México su distribución más sureña. En este caso, Cruz-Nicolas et al. (2011) encontraron la DG más baja en las poblaciones mexicanas (isoenzimas,  $H_e = 0.021$ ), mientras que en EU la DG fue más alta (isoenzimas,  $H_e = 0.178$ , Merkle y Adams 1987;  $H_e = 0.137$ , Li y Adams 1989). La información ha sido consistente con otros estudios donde las poblaciones del norte de Estados Unidos mostraron la mayor DG en la región costera, tanto con isoenzimas (Heterocigosis total ( $H_T$ ) = 0.177), como con secuencias de cloroplasto ( $H_e = 0.85$ - $0.95$ , Nelson et al. 2003), mientras que las poblaciones del sur (México) tuvieron niveles ligeramente más bajos ( $H_T = 0.15$ ) y una estructura genética moderada ( $G_{ST} = 0.122$ ) (Li y Adams 1989; Wei et al. 2011). Las diferencias de la DG entre las poblaciones de Estados Unidos y México, podría ser el resultado de la fragmentación de las poblaciones y, por tanto, de la reducción del flujo génico.

El porcentaje del polimorfismo cuantificado en las investigaciones fue variable en intervalos de 22.1% a 71.7%. Los bajos niveles del polimorfismo resaltan en *P. menziesii* var. *glauca* con distribución sureña ( $P = 22.1$ - $28.3\%$ , Li y Adams 1989; Cruz-Nicolás et al. 2011), mientras que el porcentaje del polimorfismo en la var. *menziesii* distribuida al Norte de los Estados Unidos fue mayor ( $P = 45.2$ - $71.7\%$ , Li y Adams 1989; Merkle y Adams 1987; Schnabel et al. 1993). Estas diferencias podrían ser resultado de la fragmentación de las poblaciones, promoviendo la pérdida de variantes alélicas por deriva génica. De las dos variedades, la var. *menziesii* tienen una distribución geográfica más amplia, por lo que es de esperarse que contengan niveles del polimorfismo mayores con respecto a especies con una distribución geográfica restringida (Haig 1998).

Los estudios filogeográficos indican que los altos niveles de DG en *P. menziesii* se deben a que las zonas donde actualmente se distribuye fueron recolonizadas a partir de uno o incluso más refugios glaciales después del retroceso glacial (Pleistoceno) (Li y Adams 1989). Este patrón es consistente con lo observado a través de marcadores del cloroplasto, donde incluso los grupos

distribuidos al norte son los que albergan la mayor DG y de acuerdo con ello, se sugieren seis grupos genéticos: tres de ellos de mayor DG, el *P. menziesii* costero del norte ( $H_s = 0.741$ ), el del Sur ( $H_s = 0.735$ ) y el norte de las montañas Rocallosas ( $H_s = 0.75$ ). El grupo de transición de las montañas Rocallosas con valor intermedio de DG ( $H_s = 0.676$ ) y finalmente el grupo mexicano (*P. menziesii* var. *glauca*), el cual tuvo la más baja DG ( $H_s = 0.408$ ) (Wei et al. 2011).

Así mismo, y al igual que otros géneros de pináceas, *P. menziesii* está representada por variedades que hibridan en las zonas de contacto, y varios estudios realizados con cloroplasto (Gugger et al. 2010, 2011), muestran información que sugiere la existencia del intercambio e introgresión entre las poblaciones. En un estudio de poblaciones de Estados Unidos y Canadá, se encontraron al menos ocho grupos genéticos que corroboran estos eventos de introgresión (Van et al. 2015), que concurren en tres posibles zonas híbridas con valores similares de DG obtenidos con SSRn: el grupo I+III+IV+V,  $H_e = 0.88$ , el grupo I+II,  $H_e = 0.86$  y el grupo VI + VII,  $H_e = 0.87$ . Estas estimaciones resultaron en valores de DG intermedios con los grupos donde no se encuentran las mezclas anteriores (agrupamiento I ( $H_e = 0.92$ ), II ( $H_e = 0.82$ ), III ( $H_e = 0.82$ ), IV ( $H_e = 0.85$ ), V ( $H_e = 0.9$ ), VI ( $H_e = 0.9$ ), VII ( $H_e = 0.8$ ) y VIII ( $H_e = 0.8$ ). De hecho, el estudio previo de Gugger et al. (2010) encontró la diversidad haplotípica más grande en Canadá ( $H_d = 0.592$ ) con respecto a las áreas geográficas no híbridas, distribuidas en la costa ( $H_d = 0.193$ ), en las Rocallosas del norte ( $H_d = 0.413$ ) y del sur ( $H_d = 0.520$ ).

**Análisis general de la diversidad genética ( $H_e$ ) vs. estructura genética ( $F_{ST}$ )**

Dentro de los géneros incluidos en esta revisión, encontramos una alta diversidad dentro de las poblaciones y baja estructura genética. Esta última es mayor en las especies que tienen poblaciones pequeñas, aisladas o fragmentadas. Por tanto, se esperaría encontrar una asociación negativa entre la estructura genética y la DG (Delgado y Piñero 2008); es decir, que en especies con mayor estructuración se encontrarán menores valores de DG. Sin embargo, este patrón solo se observa con el uso de los marcadores SSRs de núcleo ( $r = -0.06$ ) y SNPs ( $r = -0.70$ ) en especies de pinos (Fig. 2, G, I), aunque las correlaciones no fueron estadísticamente significativas (Tabla 1). Los resultados de tales asociaciones se explicarían en parte por las características biológicas de las especies, que poseen tamaños efectivos poblacionales grandes y son de amplia distribución o localmente abundantes, con mecanismos eficientes de dispersión del polen por el viento y su fecundación cruzada. Las demás correlaciones ( $r$  de Pearson) de los otros géneros resultaron positivas y sin significancia estadística, a excepción de los datos de *Abies* y *Picea* con isoenzimas, que fueron estadísticamente significativos (Fig. 2). La información de las especies de los géneros de Pinaceae evaluadas en las correlaciones de Pearson se encuentra en la Tabla 5 del Anexo.

Adicionalmente, en esta investigación analizamos la relación entre el estimador ( $H_e$ ) de la diversidad genética, como variable de respuesta, y las variables especie y marcador como variables fijas, usando modelos lineales generalizados (GLM, por sus siglas en inglés) con función de enlace logit y distribución de errores binomial. Los resultados sugieren que no hay diferencias estadísticamente significativas (Tabla 2). Asimismo, el análisis de varianza (ANOVA) a partir de los resultados obtenidos del GLM sugiere que no hay una relación de las variables fijas y la variable de respuesta (Tabla 3). Finalmente, calculamos la proporción de la relación entre la desviación explicada por el modelo y la desviación total, utilizando los componentes de la desviación nula y la del modelo GLM, con el fin de calcular la  $R^2$  (coeficiente de determinación) del modelo GLM obtenido, el cual fue de 0.89, lo que confirma la ausencia de relación de las variables y, por tanto, de que la especie o el marcador expliquen la diversidad genética.

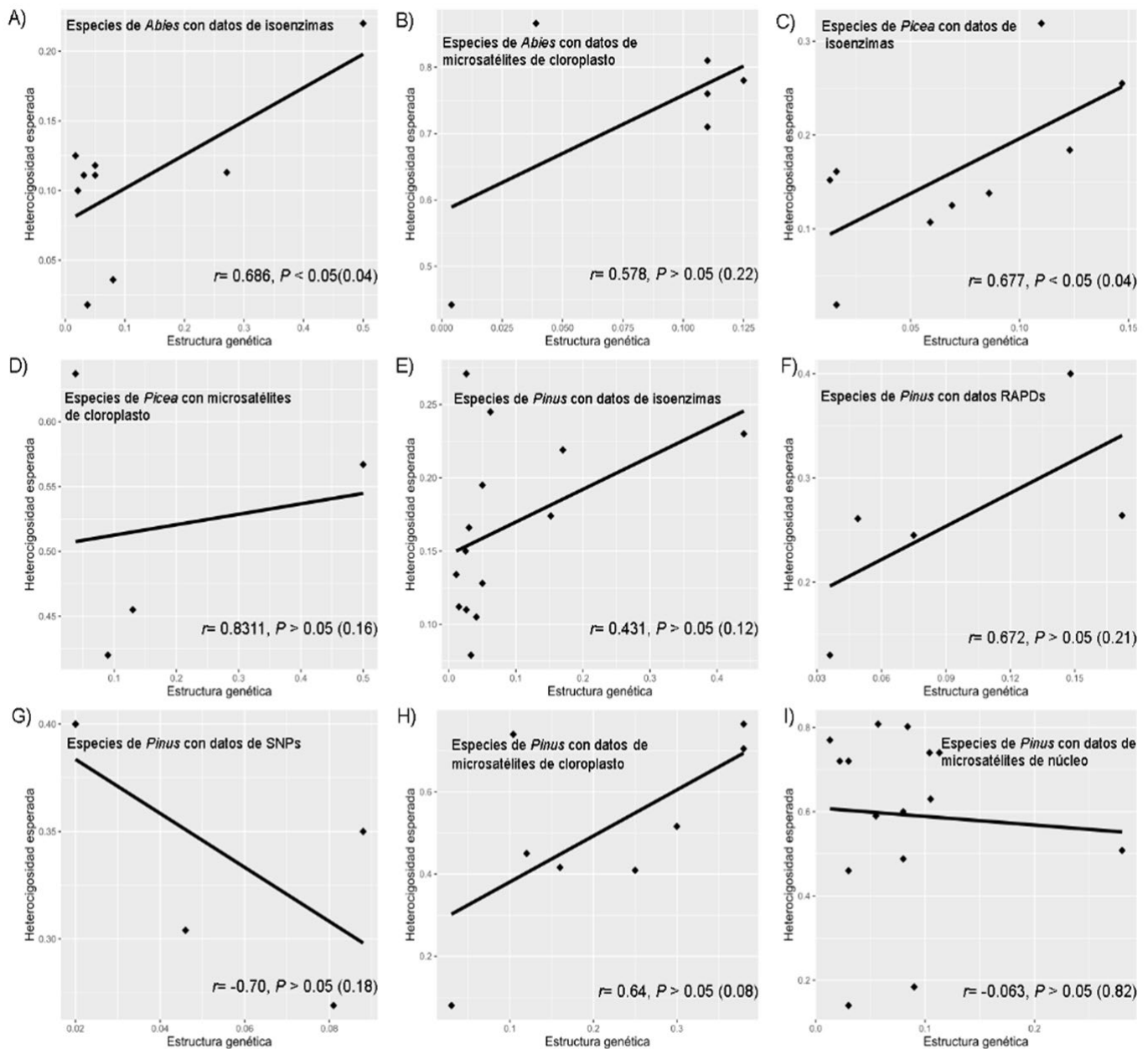
**Tabla 1.** Resultados de las correlaciones de Pearson ( $r$ ) para los distintos géneros de Pinaceae revisados en este estudio.

**Table 1.** Results of Pearson correlations ( $r$ ) for the different Pinaceae genera reviewed in this study.

| Género de Pinaceae | Marcador molecular evaluado   | t       | df | r       | Significancia estadística (valor de p) |
|--------------------|-------------------------------|---------|----|---------|----------------------------------------|
| <i>Abies</i>       | Isoenzimas                    | 2.5002  | 7  | 0.686   | 0.04                                   |
|                    | Microsatélites de cloroplasto | 1.4198  | 4  | 0.578   | 0.22                                   |
| <i>Picea</i>       | Isoenzimas                    | 2.4372  | 7  | 0.677   | 0.04                                   |
|                    | Microsatélites de cloroplasto | 0.24241 | 2  | 0.8311  | 0.16                                   |
| <i>Pinus</i>       | Isoenzimas                    | 1.6549  | 12 | 0.431   | 0.12                                   |
|                    | RAPDs                         | 1.5751  | 3  | 0.672   | 0.21                                   |
|                    | SNPs                          | -1.705  | 3  | -0.7017 | 0.18                                   |
|                    | Microsatélites de cloroplasto | 2.082   | 6  | 0.647   | 0.08                                   |
|                    | Microsatélites de núcleo      | -0.231  | 13 | -0.063  | 0.82                                   |

t es el valor estadístico de la prueba t, df son los grados de libertad; r es la estimación del coeficiente de correlación de Pearson; y el valor p es el nivel de significancia de la prueba t (95%).

t is the statistical value of the t-test; df are the degrees of freedom; r is the estimate of the Pearson correlation coefficient; and p-value is the significance level of the t-test (95%).



**Figura 2.** Correlaciones de Pearson entre la diversidad genética (heterocigosis esperada,  $H_e$ ) y la estructura genética ( $F_{ST}$ ). Datos obtenidos con isoenzimas (A) y SSRcp (B) en especies de *Abies*; con isoenzimas (C) y SSRcp (D) en especies de *Picea*; y en *Pinus* con isoenzimas (E), RAPDs (F), SNPs (G), SSRcp (H) y SSRn (I). Las correlaciones fueron estimadas con los datos obtenidos de diversas fuentes que han estimado la diversidad genética en la familia Pinaceae. La información sobre las especies evaluadas se encuentra en la [Tabla 5 del Anexo](#).

**Figure 2.** Pearson correlations between genetic diversity (expected heterozygosity,  $H_e$ ) and genetic structure ( $F_{ST}$ ). Data obtained with isoenzymes (A) and SSRcp (B) in *Abies* species; with isoenzymes (C) and SSRcp (D) in *Picea* species; and in *Pinus* with isoenzymes (E), RAPDs (F), SNPs (G), SSRcp (H) and SSRn (I). Correlations were estimated with data obtained from various sources that have estimated genetic diversity in the Pinaceae family. Information on the species assessed is given in [Table 5 of the Appendix](#).



**Tabla 2.** Resultados de los estimadores del coeficiente beta y sus niveles de significancia del modelo lineal generalizado (GLM, por sus siglas en inglés), para las variables fijas especie y marcador molecular, tomando como variable de respuesta la diversidad genética medida como heterocigosidad esperada (He).

**Table 2.** Results of the beta coefficient estimators and their significance levels of the generalized linear model (GLM), using species and molecular marker as fixed variables, and as response variable to genetic diversity measured as expected heterozygosity (He).

|                                                  | Estimado  | Error estándar | Valor z | Pr (> z ) |
|--------------------------------------------------|-----------|----------------|---------|-----------|
| <b>Intercepto</b>                                | -2.01E+03 | 3.10E+03       | -0.649  | 0.5164    |
| <b>Especie</b>                                   |           |                |         |           |
| <i>Abies balsamea</i>                            | -1.99E+03 | 8.14E+03       | -0.244  | 0.8070    |
| <i>Abies bracteata</i>                           | -1.28E+03 | 6.20E+03       | -0.206  | 0.8369    |
| <i>Abies flinckii</i>                            | 7.28E+02  | 3.54E+03       | 0.205   | 0.8372    |
| <i>Abies fraseri</i>                             | -2.17E+02 | 3.47E+03       | -0.063  | 0.9501    |
| <i>Abies guatemalensis</i>                       | -1.86E+02 | 4.55E+03       | -0.041  | 0.9675    |
| <i>Abies hickelii</i>                            | 6.56E+01  | 4.33E+03       | 0.015   | 0.9879    |
| <i>Abies lasiocarpa</i>                          | -6.91E+01 | 4.44E+03       | -0.016  | 0.9876    |
| <i>Abies procera</i>                             | 7.46E+02  | 3.93E+03       | 0.190   | 0.8494    |
| <i>Abies religiosa</i>                           | 1.86E+03  | 4.41E+03       | 0.422   | 0.6732    |
| <i>Picea engelmannii</i>                         | 2.60E+02  | 3.45E+03       | 0.075   | 0.9400    |
| <i>Picea glauca</i>                              | 3.70E+02  | 3.35E+03       | 0.110   | 0.9122    |
| <i>Picea mariana</i>                             | 5.03E+01  | 3.56E+03       | 0.014   | 0.9887    |
| <i>Picea sitchensis</i>                          | 5.22E+02  | 4.03E+03       | 0.129   | 0.8970    |
| <i>Pinus albicaulis</i>                          | 7.02E+01  | 3.37E+03       | 0.021   | 0.9834    |
| <i>Pinus ayacahuite</i>                          | 7.73E+02  | 3.62E+03       | 0.214   | 0.8307    |
| <i>Pinus banksiana</i>                           | -5.90E+01 | 4.43E+03       | -0.013  | 0.9894    |
| <i>Pinus caribaea</i> var. <i>hondurensis</i>    | -1.91E+05 | 3.67E+03       | -0.005  | 0.9959    |
| <i>Pinus contorta</i>                            | 1.29E+03  | 4.14E+03       | 0.313   | 0.7547    |
| <i>Pinus echinata</i>                            | 4.49E+02  | 3.46E+03       | 0.130   | 0.8968    |
| <i>Pinus flexilis</i>                            | 3.97E+02  | 4.10E+03       | 0.097   | 0.9229    |
| <i>Pinus hartwegii</i>                           | 8.03E+02  | 3.91E+03       | 0.206   | 0.8371    |
| <i>Pinus johannis</i>                            | 7.33E+02  | 3.60E+03       | 0.204   | 0.8387    |
| <i>Pinus longaeva</i>                            | 1.46E+02  | 4.27E+03       | 0.034   | 0.9728    |
| <i>Pinus montezumae</i>                          | -3.76E+02 | 3.87E+03       | -0.097  | 0.9226    |
| <i>Pinus monticola</i>                           | 9.30E+02  | 3.72E+03       | 0.250   | 0.8026    |
| <i>Pinus oocarpa</i>                             | 6.17E+02  | 3.97E+03       | 0.155   | 0.8765    |
| <i>Pinus palustris</i>                           | -1.31E+02 | 4.50E+03       | -0.029  | 0.9767    |
| <i>Pinus patula</i>                              | -1.73E+03 | 4.45E+03       | -0.389  | 0.6973    |
| <i>Pinus patula</i> var. <i>longipedunculata</i> | 4.91E+02  | 3.96E+03       | 0.124   | 0.9013    |
| <i>Pinus pinceana</i>                            | 9.50E+02  | 3.56E+03       | 0.266   | 0.7899    |
| <i>Pinus pseudostrobus</i>                       | -3.47E+02 | 3.86E+03       | -0.090  | 0.9285    |
| <i>Pinus resinosa</i>                            | 1.17E+02  | 3.94E+03       | 0.030   | 0.9763    |
| <i>Pinus rzedowski</i>                           | 7.40E+02  | 3.93E+03       | 0.188   | 0.8507    |
| <i>Pinus strobiformis</i>                        | 6.92E+02  | 4.13E+03       | 0.168   | 0.8668    |
| <i>Pinus strobus</i>                             | 7.71E+02  | 3.363+00       | 0.229   | 0.9163    |
| <i>Pinus taeda</i>                               | 1.03E+03  | 4.06E+03       | 0.254   | 0.7996    |
| <i>Pinus virginiana</i>                          | 9.28E+01  | 4.31E+03       | 0.022   | 0.9828    |
| <i>Pseudotsuga menziessii</i>                    | -1.94E+03 | 4.45E+03       | -0.435  | 0.6639    |
| <i>Pseudotsuga menziessii</i> var. <i>glauca</i> | 1.10E+02  | 3.78E+03       | 0.029   | 0.9767    |
| <b>Marcador molecular</b>                        |           |                |         |           |
| Microsatélites de cloroplasto                    | 2.02E+03  | 1.10E+03       | 1.843   | 0.0653    |
| Microsatélites de núcleo                         | 1.93E+03  | 1.37E+03       | 1.408   | 0.1592    |
| RAPDs                                            | 2.95E+02  | 1.50E+03       | 0.196   | 0.8447    |
| secuencias de cloroplasto                        | 2.68E+03  | 3.04E+03       | 0.882   | 0.3778    |
| de mitocondria                                   | -1.94E+04 | 1.08E+07       | -0.002  | 0.9986    |
| SNPs                                             | 5.82E+02  | 1.80E+03       | 0.323   | 0.7464    |

**Tabla 3.** Anova del modelo lineal generalizado (GLM) presentado en la [Tabla 2](#).

**Table 3.** Anova of the generalized linear model (GLM) used in [Table 2](#).

|                             | Df | Residuos de desviación | Df | Residuos de desviación | F      | Pr (>F) |
|-----------------------------|----|------------------------|----|------------------------|--------|---------|
| Nulo                        |    |                        | 73 | 21.0370                |        |         |
| Especie                     | 41 | 11.1284                | 32 | 9.9086                 | 0.2714 | 1.0000  |
| Marcador molecular          | 6  | 7.7293                 | 26 | 2.1792                 | 1.2882 | 0.2586  |
| Especie: Marcador molecular | 13 | 1.5734                 | 13 | 0.6059                 | 0.1210 | 0.9999  |

**Conclusiones**

La revisión de estudios genéticos en la familia Pinaceae de Norteamérica muestra diferencias en las estimaciones de la DG con diferentes marcadores moleculares; sin embargo, hay congruencia en las inferencias de la historia evolutiva de las diferentes especies. Encontramos que la mayor DG se encuentra dentro de las poblaciones y es más baja entre las poblaciones, independientemente del tipo de marcador molecular utilizado (dominante o codominante). Es decir, que el sistema de cruce de las especies estudiadas permite el mantenimiento de altos niveles de diversidad y poca diferenciación poblacional. No obstante, los SSRs mostraron mayores niveles de DG, lo cual se atribuye a las altas tasas de mutación de estas regiones. La DG encontrada en las poblaciones de cada una de las especies es explicada por diversos procesos evolutivos históricos y contemporáneos, como la deriva génica, endogamia, recolonizaciones post-glaciales y flujo génico. Los modelos GLM indican que las variables especie o marcador molecular tomados como factores fijos en el análisis, no tienen ninguna relación con la DG (variable tomada como factor de respuesta) para las especies revisadas en este estudio. Los estudios revisados también demuestran que la hibridación es un proceso evolutivo de importancia en estos grupos de árboles, dado que poblaciones híbridas presentan niveles más altos de DG, lo cual puede servir de materia prima para la evolución y origen de nuevas especies. Los resultados de esta revisión muestran que el conocimiento sobre la diversidad genética en las Pináceas de Norte América avanza, aunque es necesario realizar más estudios de genética de poblaciones para los cuatro géneros, con mayor énfasis en *Pinus*. Consideramos que es prioritario conservar “*in situ*” aquellas poblaciones que son relictas de las glaciaciones, de distribución restringida o endémicas, ante la devastación antrópica y el cambio climático. Finalmente, los nuevos métodos de secuenciación masiva que permiten obtener una enorme cantidad de datos genómicos para detectar variantes genómicas (por ejemplo, SNPs) deberían permitirnos tener cuantificaciones más finas sobre los parámetros de la genética de poblaciones, resultados más claros sobre la estructura de las poblaciones y la propuesta de nuevas hipótesis que nos permitan entender la historia evolutiva de las especies de Norte América.

**Disponibilidad de los datos**

Este artículo no utiliza conjuntos de datos.

**Contribución de los autores**

Alfredo Ortiz-Martínez: Conceptualización, Investigación, Redacción - borrador original, Redacción – revisión y edición, Análisis formal, Metodología, Curaduría de datos, Visualización y Supervisión. Alejandra Moreno-Letelier: Conceptualización, Redacción - revisión y edición, Visualización y Supervisión. Patricia Delgado Valerio: Conceptualización, Metodología, Redacción -borrador original, Redacción – revisión y edición, Visualización y Supervisión; Daniel Piñero: Redacción – borrador original, Visualización, Investigación. Carlos Ortiz-Martínez: Investigación, Redacción -revisión y edición, Metodología, Curaduría de datos, Análisis formal. Alejandra Vázquez Lobo: Conceptualización, Redacción – revisión y edición, Análisis formal, Metodología, Visualización y Supervisión.

**Conflictos de interés**

Los autores declaran no tener ningún conflicto de interés, financiero o personal, en la información, presentación de los datos y los resultados de este artículo.

**Agradecimientos**

Al programa del Doctorado del Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. A CONAHCyT por el apoyo de la beca doctoral (CVU: 706348). Al Dr. David S. Gernandt por proporcionar las imágenes de las especies incluidas en el mapa de distribución de las Pináceas de Norteamérica. Finalmente, a cada uno de los autores que se encuentran citados en este artículo de revisión, ya que, sin sus investigaciones, esto no sería posible.

## Referencias

- Aagaard, J.E., Krutovskii, K.V., Strauss, S.H. 1998. RAPDs and allozymes exhibit similar levels of diversity and differentiation among populations and races of Douglas-fir. *Heredity* 81, 69-78.
- Acosta, J., Fahrenkrog, A.M., Neves, L.G., Resende, F.R., Dervinis, C., Davis, J.M., Holliday, J.A. et al. 2019. Exome resequencing reveals evolutionary history, genomic diversity, and targets of selection in the conifers *Pinus taeda* and *Pinus elliotii*. *Genome Biology and Evolution* 11(2), 508-520.
- Aguirre-Limón, V., Alanís-Flores, G., González-Rojas, J.I., Flores-Suárez, A., Favela-Lara, S. 2017. Variación genética de *Pinus pinceana* Gordon evidencia de conectividad en poblaciones fragmentadas. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 8(43), 39-63.
- Aguirre-Planter, E., Furnier, G.R., Eguiarte, L.E. 2000. Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany* 87(3), 362-371.
- Al-Rabab'ah, M.A., Williams, C.G. 2004. An ancient bottleneck in the Lost pines of central Texas. *Molecular Ecology* 13(5), 1075-1084.
- Arzate-Fernández, F., Gutiérrez-González, G., Heredia-Bobadilla, R.L. 2016. *Diversidad genética de dos especies de coníferas en el Nevado de Toluca: una alternativa de conservación*. 136 p., Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca, México.
- Bashalhanov, S., Johnson, J.S., Rajora, O.P. 2023. Postglacial phylogeography, admixture, and evolution of red spruce (*Picea rubens* Sarg.) in Eastern North America. *Frontiers in Plant Science* 14, 1272362.
- Boys, J., Cherry, M., Dayanandan, S. 2005. Microsatellite analysis reveals genetically distinct populations of red pine (*Pinus resinosa*, Pinaceae). *American Journal of Botany* 92, 833-841.
- Bruederle, L.P., Tomback, D.F., Kelly, K.K., Hardwick, R.C. 1998. Population genetic structure in a bird-dispersed pine, *Pinus albicaulis* (Pinaceae). *Canadian Journal of Botany* 76, 83-90.
- Buck, R., Hyasat, S., Hossfeld, A., Flores-Rentería, L. 2020. Patterns of hybridization and cryptic introgression among one- and four-needled pinyon pines. *Annals of Botany* 126(3), 401-411.
- Burns, I., James, P.M.A., Coltman, D.W., Cullingham, C.I. 2019. Spatial and genetic structure of the lodgepole x jack pine hybrid zone. *Canadian Journal of Forest Research* 49, 844-853.
- Byrne, T., Farrelly, N., Kelleher, C., Hodkinson, T.R., Byrne, S.L., Barth, S. 2022. Genetic diversity and structure of a diverse population of *Picea sitchensis* using Genotyping-by-Sequencing. *Forests* 13(9), 1511.
- Castro-Félix, P., Pérez de la Rosa, J.A., Vargas, A.G., Velásquez, M.S., Santerre, A., López-Dellamary, T.F., Villalobos-Arámbula, A.R. 2008. Genetic relationships among Mexican white pines (*Pinus*, Pinaceae) based on RAPD markers. *Biochemical Systematics and Ecology* 36(7), 523-530.
- Chen, J., Tauer, C.G., Bai, G., Huang, Y., Payton, M.E., Holley, A.G. 2004. Bidirectional introgression between *Pinus taeda* and *Pinus echinata*: Evidence from morphological and molecular data. *Canadian Journal of Forest Research* 34(12), 2508-2516.
- Cinget, B., Gérardi, S., Beaulieu, J., Bousquet, J. 2015. Less pollen mediated gene flow for more signatures of glacial lineages: congruent evidence from balsam fir cpDNA and mtDNA for multiple refugia in eastern and central North America. *PLoS ONE* 10(4), e0122815.
- Clark, C.M., Wentworth, T.R., O'Malley, D.M. 2000. Genetic discontinuity revealed by chloroplast microsatellites in eastern North American *Abies* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 87(6), 774-782.
- Cruz-Nicolás, J., Vargas-Hernández, J.J., Ramírez-Vallejo, P., López-Upton, J. 2011. Genetic diversity and differentiation of *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco populations in México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 34(4), 233-240.
- Cruz-Nicolás, J., Giles-Pérez, G., González-Linares, E., Múgica-Gallart, J., Lira-Noriega, A., Gernandt, D.S., Eguiarte, E.L., et al. 2019. Contrasting evolutionary processes drive morphological and genetic differentiation in a subtropical fir (*Abies*, Pinaceae) species complex. *Botanical Journal of the Linnean Society* 192(2), 401-420.
- Davidson, R., El-Kassaby, Y.A. 1997. Genetic diversity and gene conservation of Pacific Silver fir (*Abies amabilis*) on Vancouver Island, British Columbia. *Forest Genetics* 4(2), 85-98.
- De La Torre, A.R., Lin, Y-C., de Peer, Y.V., Ingvarsson, P.K. 2015. Genome-wide analysis reveals diverged patterns of codon bias, gene expression, and rates of sequence evolution in *Picea* gene families. *Genome Biology and Evolution* 7(4), 1002-1015.
- Decker, S.A. 2022. *Families in the Sky: investigating the population structure of Pinus longaeva*. MasterThesis. Brigham Young University, USA.
- Delgado, P., Piñero, D. 2008. Marcadores moleculares, variación genética y filogeografía en árboles forestales. En: Sánchez, V. (Ed.), *Ecología, Manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*, pp. 1-19. Editorial MundiPrensa México, S. A. de C.V. México, D.F. México.
- Delgado, P., Piñero, D., Chaos, A., Pérez-Nasser, N., Álvarez-Buylla, E.R. 1999. High population differentiation and genetic variation in the endangered Mexican pine *Pinus rzedowskii* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 86(5), 669-676.
- Delgado, P., Salas-Lizana, R., Vázquez-Lobo, A., Wegier, A., Anzidei, M., Álvarez-Buylla, E.R., Vendramin, G.G., et. al. 2007. Introgressive hybridization in *Pinus montezumae* Lamb. and *P. pseudostrobus* Lindl. (Pinaceae): morphological and molecular (cpSSR) evidence. *International Journal of Plant Sciences* 168(6), 861-875.
- Delgado, P., Piñero, D., Rebolledo, V., Jardón, L., Chi, F. 2011. Genetic variation and demographic contraction of the remnant populations of Mexican Caribbean pine (*Pinus caribaea* var. *hondurensis*: Pinaceae). *Annals of Forest Science* 68, 121-128.
- Dvorak, W.S., Potter, K.M., Hipkins, V.D., Hodge, G.R. 2009. Genetic diversity and gene Exchange in *Pinus oocarpa*, a mesoamerican pine with resistance to the pitch canker fungus (*Fusarium circinatum*). *International Journal of Plant Sciences* 170(5), 609-626.
- Echt, C.S., DeVerno, L.L., Anzidei, M., Vendramin, G.G. 1998. Chloroplast microsatellites reveal population genetic diversity in red pine, *Pinus resinosa* Ait. *Molecular Ecology* 7, 307-316.
- Eckert, A.J., Eckert, M.L., Hall, B.D. 2010. Effects of historical demography and ecological context on spatial patterns of genetic diversity within foxtail pine (*Pinus balfouriana*; Pinaceae) stands located in the Klamath Mountains, California. *American Journal of Botany* 97(4), 650-659.
- Edwards, M.A., Hamrick, J.L. 1995. Genetic variation in shortleaf pine, *Pinus echinata* Mill. (Pinaceae). *Forest Genetics* 2(1), 21-28.
- El-Kassaby, Y.A., Rittland, K. 1996. Genetic variation in low elevation Douglas-fir of Columbia Britanica and its relevance to gene conservation. *Biodiversity and Conservation* 5, 779-794.
- Epperson, B.K., Telewski, F.W., Willyard, A. 2009. Chloroplast diversity in a putative hybrid swarm of Ponderosae (Pinaceae). *American Journal of Botany* 96(3), 707-712.
- Ettl, B.J., Peterson, D.J. 2001. Genetic variation of subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) in the Olympic Mountains, Wa, USA. *Silvae Genetica* 50(3), 145-153.
- Fageria, M.S., Rajora, O.P. 2013. Effects of harvesting of increasing intensities on genetic diversity and population structure of white spruce. *Evolutionary Applications* 6(5), 778-794.

- Farjon, A., Filer, D. 2013. Atlas of the World's Conifers: an analysis of their distribution, biogeography, diversity and conservation status. Brill (Ed.), Boston, USA.
- Favela, L.S. 2010. Population variation in the endemic *Pinus culminicola* detected by RAPD. *Polibotanica* 30, 55-67.
- Flora of North America. 1993. Pinaceae. [utilizado el 10/06/2024]. Disponible en: [http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora\\_id=1&taxon\\_id=10691](http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=10691)
- Fuentes-Amaro, S.L., Legaria-Solano, J.P., Ramirez-Herrera, C. 2019. Estructura genética de poblaciones de *Pinus cembroides* de la región central de México. *Revista Fitotecnica Mexicana* 42(1), 57-65.
- Gamache, I., Jaramillo-Correa, J.P., Payette, S., Bousquet, J. 2003. Diverging patterns of mitochondrial and nuclear DNA diversity in subarctic black spruce: imprint of a founder effect associated with postglacial colonization. *Molecular Ecology* 12(4), 891-901-
- Gapare, W. J., Aitken, S.N., Ritland, C.E. 2005. Genetic diversity of core and peripheral Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr) populations: implications for conservation of widespread species. *Biological Conservation* 123(1), 123-123.
- García-Gómez, G.M.R., Floran, V., Östlund, L., Mullin, T.J.T., Andersson, G.B. 2015. Genetic diversity and inbreeding in natural and managed populations of scots pine. *Tree Genetics & Genomes* 11, 28.
- Godbout, J., Beaulieu, J., Bousquet, J. 2011. Phylogeographic structure of Jack pine (*Pinus banksiana*: Pinaceae) supports the existence of a coastal glacial refugium in Northeastern North America. *American Journal of Botany* 97(11), 1903-1912.
- Godbout, J., Yeh, F.C., Bousquet, J. 2012. Large-scale asymmetric introgression of cytoplasmic DNA reveals Holocene range displacement in a North American boreal pine complex. *Ecology and Evolution* 2(8), 1853-1866.
- Gernandt, D.S., Pérez-de la Rosa, J.A. 2014. Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85, 126-133.
- Godt, M.J.W., Hamrick, J.L., Edwards-Burke, M.A., Williams, J.H. 2001. Comparisons of genetic diversity in white spruce (*Picea glauca*) and Jack pine (*Pinus banksiana*) seed orchards with natural populations. *Canadian Journal of Forest Research* 31(6):943-949
- González, J.A., Delgado, P., Molina, A., Flores, C., Vargas, J.P., García, J.J. 2021. Diversidad genética en poblaciones de *Pinus remota* (Pinaceae) del noroeste de México: evidencias de declinamiento demográfico histórico. *Acta Botánica Mexicana* 128, e1890.
- Gugger, P.F., Sugita, S., Cavender-Bares, J. 2010. Phylogeography of Douglas-fir based on mitochondrial and chloroplast DNA sequences: testing hypotheses from the fossil record. *Molecular Ecology* 19(9), 1877-1897.
- Gugger, P.F., Gonzalez-Rodríguez, A., Rodríguez-Correa, H., Sugita, S., Cavender-Bares, J. 2011. Southward Pleistocene migration of Douglas-fir into Mexico: phylogeography, ecological niche modeling, and conservation of 'rear edge' populations. *New Phytologist* 189(4), 1185-1199.
- Haig, S.M. 1998. Molecular contributions to conservation. *Ecology* 79, 413-425.
- Hamilton, J.A., Aitken, S.N. 2013. Genetic and morphological structure of a spruce hybrid (*Picea sitchensis* x *P. glauca*) zone along climatic gradient. *American Journal of Botany* 100(8), 1651-1662.
- Hamrick, J.L., Schnabel, A.F., Wells, P.V. 1994. Distribution of genetic diversity within and among populations of Great Basin conifers. En: Harper, K.T., St. Clair, L.L., Thorne, K.H., Hess, W.W. (eds.), *Natural history of the Colorado Plateau and Great Basin*. pp. 31-61. University Press of Colorado, Niwot, Colorado, USA.
- Hansen, O.K., Lamour, K., Whetten, R., Xu, J., Cuenca, A., Islam, Md.S., Nielsen, U.B. 2020. Ad hoc breeding of a genetically depauperate landrace of noble fir (*Abies procera* Rehder) using SNP genotyping via high-throughput targeted sequencing. *Tree Genetic & Genomes* 16(5), 63.
- Haselhorst, M., Buerkle, C.A. 2013. Population genetic structure of *Picea engelmannii*, *P. glauca* and their previously unrecognized hybrids in the central Rocky Mountains. *Tree Genetics & Genomes* 9:669-681.
- Haselhorst, M.S.H., Parchman, T.L., Buerkle, C.A. 2019. Genetic evidence for species cohesion, substructure and hybrids in spruce. *Molecular Ecology* 28(8), 2029-2045.
- Hendrickson, B., Anderson, M.R., Nelson, C.D., Jossernd, S., Echt, C., Berkman, L.K., Koppelman, J.B. 2018. Genetic diversity and population structure of shortleaf pine (*Pinus echinata*) in the Missouri Ozarks. *The American Midland Naturalist Journal* 180, 37-51.
- Ivetic, V., Devetakovic, J. 2017. Concerns and evidence on genetic diversity in planted forests. *Reforestas* 3, 196-207.
- Jaramillo-Correa, J.P., Beaulieu, J., Ledig, F.T., Bousquet, J. 2006. Decoupled mitochondrial and chloroplast DNA population structure reveals Holocene collapse and population isolation in a threatened Mexican-endemic conifer. *Molecular Ecology* 15(10), 2787-2800.
- Jaramillo-Correa, J.P., Aguirre-Planter, E., Khasa, D.P., Eguiarte, L.E., Piñero, D., Fournier, G.R., Bousquet, J. 2008. Ancestry and divergence of subtropical montane forest isolates: molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern México and Guatemala. *Molecular Ecology* 17(10), 2476-2490
- Jardón-Barbolla, L., Delgado-Valerio, P., Gada-López, G., Vázquez-Lobo, A., Piñero, D. 2011. Phylogeography of *Pinus* subsection *Austres* in the Caribbean Basin. *Annals of Botany* 107(2), 229-241.
- Jorgensen, S., Hamrick, J.L., Wells, P.V. 2002. Regional patterns of genetic diversity in *Pinus flexilis* (Pinaceae) reveal complex species history. *American Journal of Botany* 89(5), 792-800.
- Kim, M-S., Richardson, B.A., McDonald, G.I., Klopstein, N.B. 2010. Genetic diversity and structure of western white pine (*Pinus monticola*) in North America: a baseline study for conservation, restoration, and addressing impacts of climate change. *Tree Genetics & Genomes* 7(1), 11-21.
- Konnert, M., Ruetz, W.F. 1997. Genetic variation among provenances of *Abies grandis* from the Pacific Northwest. *Forest Genetics* 4(2), 77-84.
- Krutovsky, K.V., St. Clair, J.B., Saich, R., Hipkins, V.D., Neale, D.B. 2009. Estimation of population structure in coastal Douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco var. *menziesii*] using allozyme and microsatellite markers. *Tree Genetics and Genomes* 5, 641-658.
- Lea, M.V., Syring, J., Jennings, T., Cronn, R., Bruederle, L.P., Neale, J.R., Tomback, D.F. 2018. Development of nuclear microsatellite loci for *Pinus albicaulis* Engelm. (Pinaceae), a conifer of conservation concern. *PLoS ONE* 13(10), e0205423.
- Ledig, F.T., Jacob-Cervantes, V., Hodgskiss, P.D., Eguiluz-Piedra, T. 1997. Recent evolution and divergence among populations of a rare Mexican endemic, Chihuahuan spruce, following Holocene climatic warming. *Evolution* 51(6), 1815-1827.
- Ledig, F.T., Conkle, M.T., Bermejo-Velázquez, B., Eguiluz-Piedra, T., Hodgskiss, P.D., Johnson, D.R., Dvorak, W.S. 1999. Evidence for an extreme bottleneck in a rare Mexican pinyon: genetic diversity, disequilibrium, and the mating system in *Pinus maximartinezii*. *Evolution* 53(1), 91-99.
- Ledig, F.T., Capó, M.A., Hodgskiss, P.D., Sbay, H., Flores, L.C., Thompson, C.M., Bermejo, V.B. 2001. Genetic diversity and the mating system of a rare Mexican piñon, *Pinus pinceana*, and a comparison with *Pinus maximartinezii* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 88, 1977-1987.
- Ledig, F.T., Hodgskiss, P.D., Jacob-Cervantes, V. 2002. Genetic diversity, mating system, and conservation of a Mexican subalpine relict, *Picea mexicana* Martínez. *Conservation Genetics* 3(2), 113-122.
- Ledig, F.T., Hodgskiss, P.D., Johnson, D.R. 2005. Genetic diversity, genetic structure, and mating system of Brewer spruce (Pinaceae), a relict of the Arcto-Tertiary forest. *American Journal of Botany* 92(12), 1975-1986.



- Ledig, F.T., Hodgskiss, P.D., Johnson, D.R. 2006. The structure of genetic diversity in Engelmann spruce and a comparison with blue spruce. *Canadian Journal of Botany* 84(12), 1806-1828.
- Lee, S.W., Ledig, F.T., Johnson, D.R. 2002. Genetic variation at allozyme and RAPD markers in *Pinus longaeva* (Pinaceae) of the white mountains, California. *American Journal of Botany* 89(4), 566-577.
- Li, P., Adams, W.T. 1989. Range-wide patterns of allozyme variation in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Canadian Journal of Forest Research* 19, 149-161.
- Liu, J.J., Snieszko, R., Murray, M., Wabg, N., Chen, H., Zamany, A., Sturrock, R. N., Savin, D., Kegley, A. 2016. Genetic diversity and population structure of whitebark pine (*Pinus albicaulis* Engelm.) in Western North America. *PLoS ONE* 11(12), e0167986.
- Mahalovich, M.F., Hipkins, V.D. 2011. Molecular genetic variation in whitebark pine (*Pinus albicaulis* Engelm.) in the Inland West. En: Keane, R.E., Tomback, D.F., Murray, M.P., Smith, C.M. (Eds.), *The future of high-elevation, five-needle white pines in Western North America: Proceedings of the High Five Symposium. 28-30 June 2010; Missoula, MT.* (Proceedings RMRS-P-63). Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, USA. 376 p.
- Mallet, J. 2008. Hybridization, ecological races and the nature of species: empirical evidence for the ease of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363(1506), 2971-2986.
- Marquardt, P.E., Echt, C.S., Epperson, B.K., Pubanz, D.M. 2007. Genetic structure, diversity, and inbreeding of eastern white pine under different management conditions. *Canadian Journal of Forest Research* 37(12), 2652-2662.
- Marshall, H.D., Newton, C., Ritland, K. 2002. Chloroplast phylogeography and evolution of highly polymorphic microsatellites in lodgepole pine (*Pinus contorta*). *Theoretical and Applied Genetics* 104(2-3), 367-378.
- Mehes, M., NKongolo, K.K., Michael, P. 2009. Assessing genetic diversity and structure of fragmented populations of eastern white pine (*Pinus strobus*) and western white pine (*P. monticola*) for conservation management. *Journal of Plant Ecology* 2(3), 143-151.
- Mendoza-Maya, E., Espino-Espino, J., Quiñones-Pérez, C.Z., Flores-López, C., Wehenkel, C., Vargas-Hernández, J.J., Sáenz-Romero, C. 2015. Propuesta de conservación de tres especies mexicanas de *Picea* en peligro de extinción. *Revista Fitotecnia Mexicana* 38(3), 235-247.
- Merkle, S.A., Adams, W.T. 1987. Patterns of allozyme variation within and among Douglas-fir breeding zones in Southwest Oregon. *The Canadian Journal of Forest Research* 17(5), 402-407.
- Montiel, C.P., Cortés-Cruz, M., Mendoza-Carrillo, M.C., Cruz-Izquierdo, S., López-Upton, J., Sandoval, P.I., Guerra, C.V. 2019. Diversity and genetic structure inferred with microsatellites in natural populations of *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Pinaceae) in the central region of Mexico. *Forests* 10(2), 101.
- Morales-Nieto, C.R., Siqueiros-Candia, M., Álvarez-Holguín, A., Corrales-Lerma, R., Alarcón-Bustamante, M., Martínez-Salvador, M. 2021. Estructura y diversidad genética en poblaciones de *Pinus engelmannii* Carr. en Chihuahua, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 43, 2.
- Moran, G.F., Adams, W.T. 1989. Microgeographical patterns of allozyme differentiation in Douglas-Fir from southwest Oregon. *Forest Science* 35(1), 3-15.
- Myers, E.R., Chung, M.Y., Chung, M.G. 2007. Genetic diversity and spatial genetic structure of *Pinus strobus* (Pinaceae) across an island landscape inferred from allozyme and cpDNA markers. *Plant Systematics and Evolution* 264(1-2), 15-30.
- Nadeau, S., Godbout, J., Lamothe, M., Gros-Louis, M.C., Isabel, N., Ritland, K. 2015. Contrasting patterns of genetic diversity across the ranges of *Pinus monticola* and *P. strobus*: a comparison between Eastern and Western North American postglacial colonization histories. *American Journal of Botany* 102(8), 1342-1355.
- Narendrula, R. Nkongolo, K.K. 2012. Genetic variation in *Picea mariana* x *P. rubens* hybrid populations assessed with ISSR and RAPD markers. *American Journal of Plant Sciences* 3, 731-737.
- Nelson, R.J., Stoehr, M., Cooper, G., Smith, C., Mehl, H. 2003. High levels of chloroplast genetic variation differentiate coastal and interior Douglas-Fir (*Pseudotsuga menziesii*) lineages in southern British Columbia. *Forest Genetics* 10(2), 153-157.
- Newton, A.C., Allnut, T.R., Dvorak, W.S., Del Castillo, R.F., Ennos, R.A. 2002. Patterns of genetic variation in *Pinus chiapensis*, a threatened Mexican pine, detected by RAPD and mitochondrial DNA RFLP markers. *Heredity* 89, 191-198.
- Niebling, A.U., Conkle, M.T. 1990. Diversity of washoe pine and comparisons with allozymes of ponderosa pine races. *Canadian Journal of Forest Research* 20(3), 298-308.
- Olmstead, R.G., Palmer, J.D. 1994. Chloroplast DNA systematics: a review of methods and data analysis. *American Journal of Botany* 81(9), 1205-1224.
- Ortiz-Medrano, A., Moreno-Letelier, A., Piñero, D. 2008. Fragmentación y expansión demográfica en las poblaciones mexicanas de *Pinus ayacahuite* var. *ayacahuite*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 83, 25-36.
- Parchman, T.L., Geits, K.S., Grahnen, J.A., Benkman, C.W., Buerkle, C.A. 2011. Transcriptome sequencing in an ecologically important tree species: assembly, annotation, and marker Discovery. *BMC Genomics* 11, 180.
- Parker, K.C., Hamrick, J.L., Parker, A.J., Stacy, E.A. 1997. Allozyme diversity in *Pinus virginiana* (Pinaceae): intraspecific and interspecific comparisons. *American Journal of Botany* 84(10), 1372-1382.
- Parker, K.C., Hamrick, J.L., Parker, A.J., Nason, J.D. 2001. Fine-scale genetic structure in *Pinus clausa* (Pinaceae) populations: effects of disturbance history. *Heredity* 87, 99-113.
- Potter, K.M., Frampton, J., Josserand, S.A., Nelson, D. 2008. Genetic variation and population structure in Fraser Fir (*Abies fraseri*): a microsatellite assessment of young trees. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 2128-2137.
- Potter, K.M., Hipkins, V.D., Mahalovich, M.F., Means, R.E. 2015. Nuclear genetic variation across the range of ponderosa pine (*Pinus ponderosa*): Phylogeographic, taxonomic, and conservation implications. *Tree Genetics & Genomes* 11, 38-60.
- Quiñones-Pérez, C.Z., González-Elizondo, M.S., Wehenkel, C. 2017. Ruling out genetic erosion in *Picea chihuahuana* Martínez. *New Forest* 48(2), 201-215.
- Raja, R.G., Tauer, C., Wittwer, G.R.F., Huang, Y. 1997. Isoenzyme variation and genetic structure in natural populations of shortleaf pine (*Pinus echinata*). *Canadian Journal of Forest Research* 27(5), 740-749.
- Rajora, O.P., Dancik, B.P. 2000. Population genetic variation, structure, and evolution in Engelmann spruce, white spruce, and their natural hybrid complex in Alberta. *Canadian Journal of Botany* 78(6), 768-780.
- Rajora, O.P., Pluhar, S.A. 2003. Genetic diversity impacts of forest fires, forest harvesting, and alternative reforestation practices in black spruce (*Picea mariana*). *Theoretical and Applied Genetics* 106(7), 1203-1212.
- Rajora, O.P., DeVerno, L., Mosseler, A., Innes, D.J. 1998. Genetic diversity and population structure of disjunct Newfoundland and central Ontario populations of eastern white pine (*Pinus strobus*). *Canadian Journal of Botany* 76, 500-508.

- Rajora, O.P., Mann, I. K., Shi, Y.-Z. 2005. Genetic diversity and population structure of boreal white spruce (*Picea glauca*) in pristine conifer-dominated and mixedwood forest stands. *Canadian Journal of Botany* 83(9), 1096-1105.
- Rajora, O.P., Eckert, A.J., Zinck, J.W.R. 2016. Single-locus versus multilocus patterns of local adaptation to climate in eastern white pine (*Pinus strobus*, Pinaceae). *PLoS ONE* 11(7), e0158691.
- Rebolledo, C.V., Jardón, B.L., Ramírez, M.I., Vázquez-Lobo, A., Piñero, D., Delgado, P. 2018. Genetic variation and dispersal patterns in three varieties of *Pinus caribaea* (Pinaceae) in the Caribbean Basin. *Plant Ecology and Evolution* 151(1), 61-76.
- Ritland, K., Miscampbell, A., Cartwright, C., Bohlmann, N., Ritland, C. 2022. Subalpine fir microsatellite variation reveals the complex relationships between var. *lasiocarpa* and var. *bifolia*. *Canadian Journal of Forest Research* 52(6), 901-909.
- Sáenz-Romero, C., Tapia-Olivares, B.L. 2003. *Pinus oocarpa* isoenzymatic variation along an altitudinal gradient in Michoacán, México. *Silvae Genetica* 52(5), 237-240.
- Schnabel, A., Hamrick, J.L., Well, P.V. 1993. Influence of Quaternary history on the population genetic structure of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Great Basin. *Canadian Journal of Forest Research* 23(9), 1900-1906.
- Schmidtling, R.C., Hipkins, V. 1998. Genetic diversity in longleaf pine (*Pinus palustris*): influence of historical and prehistorical events. *Canadian Journal of Forest Research* 28:1135-1145.
- Shea, K.L. 1989. Genetic variation between and within populations of Engelmann spruce and subalpine fir. *Genome* 33(1), 1-8.
- Shea, K.L., Fournier, G.R. 2002. Genetic variation and population structure in central and isolated populations of balsam fir, *Abies balsamea* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 89(5), 783-791.
- Smith, D.R. 2016. The past, present and future of mitochondrial genomics: have we sequenced enough mtDNAs? *Briefings in Functional Genomics* 15(1), 47-54.
- Soltis, P.S., Soltis, D.E. 2009. The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology* 60, 561-581.
- Tremblay, M., Simon, J.P. 1989. Genetic structure of marginal populations of white spruce as its northern limit of distribution in Nouveau-Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 19(11), 1371-1379.
- Tsutsui, K., Suwa, A., Sawada, K., Kato, T., Ohsawa, T.A., Watano, Y. 2009. Incongruence among mitochondrial, chloroplast and nuclear gene trees in *Pinus* subgenus *Strobus* (Pinaceae). *Journal of Plant Research* 122(5), 509-521.
- Van, L.M., Hintsteiner, W., Pötzelsberger, E., Schüller, S., Hasenauer, H. 2015. Intervarietal and intravarietal genetic structure in Douglas-fir: nuclear SSRs bring novel insights into past population demographic processes, phylogeography, and intervariatal hybridization. *Ecology and Evolution* 5(9), 1802-1817.
- Vendramin, G.G., Lelli, L., Rossi, P., Morgante, M. 1996. A set of primers for the amplification of 20 chloroplast microsatellites in Pinaceae. *Molecular Ecology* 5(4), 595-598.
- Viard, F., El-Kassaby, Y.A., Ritland, K. 2001. Diversity and genetic structure in populations of *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae) at chloroplast microsatellite loci. *Genome* 44(3), 336-344.
- Viveros-Viveros, H., Tapia-Olivares, B.L., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J.J., López-Upton, J., Santacruz-Varela, A., Ramírez-Valverde, G. 2010. Variación isoenzimática de *Pinus hartwegii* Lindl. en un gradiente altitudinal en Michoacán, México. *Agrociencia* 44(6), 723-733.
- Wehenkel, C., Mariscal-Lucero, S.R., González-Elizondo, M.S., Aguirre-Galindo, V.A., Fladung, M., López-Sánchez, C.A. 2020. Tall *Pinus luzmariae* trees with genes from *P. herrerae*. *PeerJ* 26(8), e86648.
- Wei, X.-X., Beaulieu, J., Khasa, D.P., Vargas-Hernández, J.V., López-Upton, J., Jaquish, B., Bousquet, J. 2011. Range-wide chloroplast and mitochondrial DNA imprints reveal multiple lineages and complex biogeographic history for Douglas-fir. *Tree Genetics & Genomes* 7, 1025-1040.
- Whitney, T.D., Gandhi, K.J., Hamrick, J.L., Lucardi, R.D. 2019. Extant population genetic variation and structure of eastern white pine (*Pinus strobus* L.) in the Southern Appalachians. *Tree Genetics & Genomes* 15, 74.
- Xu, S., Tauer, C.G., Nelson, C.D. 2008. Genetic diversity within and among populations of shortleaf pine (*Pinus echinata* Mill.) and loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Tree Genetics and Genomes* 4(4), 859-868.
- Yeh, F.C., Hu, X.-S. 2005. Genetic structure and migration from mainland to island populations in *Abies procera* Rehd. *Genome* 48(3), 461-473.
- Yeh, F.C., Khalil, M.A.K., El-Kassaby, Y.A., Trust, D.C. 1986. Allozyme variation in *Picea mariana* from Newfoundland: genetic diversity, population structure, and analysis of differentiation. *The Canadian Journal of Forest Research* 16(4), 713-720.
- Zinck, J.W.R., Rajora, O.P. 2016. Post-glacial phylogeography and evolution of a wide-ranging highly-exploited keystone forest tree, eastern white pine (*Pinus strobus*) in North America: Single refugium, multiple routes. *BMC Evolutionary Biology* 16, 56.

Anexo / Appendix

**Tabla A1.** Valores estimados de diversidad y diferenciación genética entre poblaciones con diferentes marcadores moleculares, para las especies de *Abies* de Norteamérica, referencia bibliográfica de los estudios de los que se deriva la información y su localización geográfica.

**Table A1.** Estimated values of diversity and genetic differentiation among populations with different molecular markers for *Abies* species from North America, bibliographic reference of the studies from which the information is derived and their geographic location.

| Taxon                   | Marcador molecular | N loci | P  | Diversidad genética |             | Diferenciación genética | Localización geográfica                                | Referencia                     |
|-------------------------|--------------------|--------|----|---------------------|-------------|-------------------------|--------------------------------------------------------|--------------------------------|
|                         |                    |        |    | Ho                  | He          |                         |                                                        |                                |
| <i>A. amabilis</i>      | Isoenzimas         | 13     | 7  |                     | He = 0.118  | G <sub>ST</sub> = 0.051 | Vancouver Island, British Columbia, EUA                | Davidson y El-Kassaby (1997)   |
| <i>A. balsamea</i>      | Isoenzimas         | 22     | 9  | Ho = 0.015          | He = 0.018  | F <sub>ST</sub> = 0.037 | Michigan, Iowa y Minnesota, EUA                        | Shea y Furnier (2002)          |
|                         | Cloroplasto        | 3      | 2  |                     | Hs = 0.74   | G <sub>ST</sub> = 0.08  | EUA y Canadá                                           | Cinget et al. (2015)           |
|                         | Mitocondria        | 1      | 7  |                     | Hs = 0.00   | G <sub>ST</sub> = 0.00  | EUA y Canadá                                           | Cinget et al. (2015)           |
| <i>A. bracteata</i>     | Isoenzimas         | 30     | 3  | Ho = 0.034          | He = 0.036  | F <sub>ST</sub> = 0.08  | Santa Lucia, California, EUA                           | Ledig et al. (2006)            |
| <i>A. flinckii</i>      | Isoenzimas         | 13     | 2  |                     | He = 0.113  | F <sub>ST</sub> = 0.271 | México                                                 | Aguirre-Planter et al. (2000)  |
|                         | SSRs ADNcp         | 4      | 14 |                     | He = 0.78   | F <sub>ST</sub> = 0.125 | México                                                 | Cruz-Nicolás et al. (2019)     |
|                         | Cloroplasto        | 3      | 4  |                     | Hcp = 0.802 | F <sub>ST</sub> = 0.695 | México                                                 | Jaramillo-Correa et al. (2008) |
|                         | Mitocondria        | 20     | 4  |                     | Hmt = 0     | G <sub>ST</sub> = 1     | México                                                 | Jaramillo-Correa et al. (2008) |
| <i>A. fraseri</i>       | SSRs ADNn          | 11     | 5  |                     | He = 0.417  | F <sub>ST</sub> = 0.034 | Norte de Carolina, Tennessee y Virginia, EUA           | Potter et al. (2008)           |
|                         | SSRs ADNcp         | 8      | 13 | Ho = 0.341          | He = 0.442  | F <sub>ST</sub> = 0.004 | Norte de Carolina, Tennessee y Virginia, EUA           | Potter et al. (2008)           |
| <i>A. grandis</i>       | Isoenzimas         | 11     | 13 |                     | He = 0.111  |                         | Washington, British Columbia y el Oeste de Oregón, EUA | Konnert y Ruetz (1997)         |
| <i>A. guatemalensis</i> | Cloroplasto        | 3      | 11 |                     | He = 0.074  |                         | México                                                 | Jaramillo-Correa et al. (2008) |
|                         | Mitocondria        | 20     | 2  |                     | He = 0.115  | G <sub>ST</sub> = 0.807 | México                                                 | Jaramillo-Correa et al. (2008) |
| <i>A. hickelii</i>      | Isoenzimas         | 13     | 8  |                     | He = 0.1    | F <sub>ST</sub> = 0.021 | México                                                 | Aguirre-Planter et al. (2000)  |
|                         | Cloroplasto        | 3      | 6  |                     | He = 0.036  |                         | México                                                 | Jaramillo-Correa et al. (2008) |
|                         | Mitocondria        | 20     | 3  |                     | He = 0.125  | G <sub>ST</sub> = 0.778 | México                                                 | Jaramillo-Correa et al. (2008) |
| <i>A. lasiocarpa</i>    | Isoenzimas         | 18     | 22 | Ho = 0.081          | He = 0.125  | F <sub>ST</sub> = 0.017 | Nederland, EUA                                         | Shea (1989)                    |
|                         | Isoenzimas         | 50     | 22 | Ho = 0.118          | He = 0.111  | F <sub>ST</sub> = 0.031 | Washington, EUA                                        | Ettl y Peterson (2001)         |
| <i>A. procera</i>       | Isoenzimas         | 14     | 2  |                     | He = 0.2    | F <sub>ST</sub> = 0.1   | Oregón y Washington, EUA                               | Yeh y Hu (2005)                |
| <i>A. religiosa</i>     | Isoenzimas         | 1      | 18 |                     | He = 0.22   |                         | México                                                 | Arzate-Fernández et al. (2016) |
|                         | Núcleo             | 2      | 12 |                     | He = 0.296  |                         | México                                                 | Arzate-Fernández et al. (2016) |
|                         | SSRs ADNcp         | 4      | 8  |                     | He = 0.866  | F <sub>ST</sub> = 0.039 | México                                                 | Cruz-Nicolás et al. (2019)     |
|                         | Cloroplasto        | 2      | 30 |                     | He = 0.4    |                         | México                                                 | Arzate-Fernández et al. (2016) |
|                         | Mitocondria        | 20     | 4  |                     | He = 0      | F <sub>ST</sub> = 1     | México                                                 | Jaramillo-Correa et al. (2008) |
|                         | Mitocondria        | 2      | 4  |                     | He = 0.298  |                         | México                                                 | Arzate-Fernández et al. (2016) |

P; número de poblaciones, N; número de individuos, SSRs ADNcp; microsatélites de cloroplasto, SSRs ADNn; microsatélites de núcleo, Ho; Heterocigosis observada, He; Heterocigosis esperada.

P; number of populations, N; number of individuals, SSRs ADNcp; chloroplast microsatellites, SSRs ADN; nuclear microsatellite, Ho; observed heterozygosity, He; expected heterozygosity.

**Tabla A2.** Valores estimados de diversidad y diferenciación genética entre poblaciones con diferentes marcadores moleculares, para las especies de *Picea* de Norteamérica, referencia bibliográfica de los estudios de los que se deriva la información y su localización geográfica.

**Table A2.** Estimated values of diversity and genetic differentiation among populations with different molecular markers for *Picea* species from North America, bibliographic reference of the studies from which the information is derived and their geographic location.

| Taxon                                    | Marcador molecular | N loci | P  | N   | Diversidad genética |            | Diferenciación genética | Localización geográfica                      | Referencia                                   |
|------------------------------------------|--------------------|--------|----|-----|---------------------|------------|-------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------|
|                                          |                    |        |    |     | Ho                  | He         |                         |                                              |                                              |
| <i>P. engelmannii</i>                    | Isoenzimas         | 21     | 2  | 244 | Ho = 0.126          | He = 0.152 | $F_{ST} = 0.013$        | Colorado, EUA                                | <a href="#">Shea (1989)</a>                  |
|                                          | Isoenzimas         | 24     | 16 |     |                     | He = 0.255 | $F_{ST} = 0.147$        | British Columbia, Canadá y Arizona, EUA      | <a href="#">Ledig et al. (2006)</a>          |
|                                          | SSRs ADNcp         | 17     | 2  | 32  |                     | He = 0.455 |                         | Arizona y Wyoming (Montañas Rocallosas), EUA | <a href="#">Haselhorst y Buerkle (2013)</a>  |
| <i>P. glauca</i>                         | Isoenzimas         | 18     | 7  | 40  | Ho = 0.163          | He = 0.161 | $G_{ST} = 0.016$        | Saskatchewan, Canadá                         | <a href="#">Godt et al. (2001)</a>           |
|                                          | Isoenzimas         | 27     | 7  | 210 | Ho = 0.252          | He = 0.319 | $F_{ST} = 0.11$         | Alaska, Ontario y Dakota, EUA                | <a href="#">Haselhorst y Buerkle (2013)</a>  |
|                                          | Isoenzimas         | 27     | 7  | 25  | Ho = 0.324          | He = 0.329 | $F_{ST} = 0.021$        | Nouveau-Québec y Kuujuaaraapik, Canadá       | <a href="#">Tremblay y Simon (1989)</a>      |
|                                          | SSRs ADNn          | 6      | 5  | 780 | Ho = 0.649          | He = 0.851 | $F_{ST} = 0.022$        | Alberta, Canadá                              | <a href="#">Rajora et al. (2005)</a>         |
|                                          | SSRs ADNcp         | 10     | 3  | 52  | Ho = 0.49           | He = 0.637 | $F_{ST} = 0.038$        | British Columbia, Canadá                     | <a href="#">Hamilton y Aitken (2013)</a>     |
|                                          | SSRs ADNcp         | 17     | 3  | 560 |                     | He = 0.42  |                         | Saskatchewan, Canadá                         | <a href="#">Fageria y Rajora (2013)</a>      |
| <i>P. mariana</i>                        | Isoenzimas         | 32     | 16 | 275 | Ho = 0.22           | He = 0.307 |                         | Manitoba, Canadá                             | <a href="#">Rajora y Pluhar (2003)</a>       |
|                                          | Isoenzimas         | 26     | 21 | 218 | Ho = 0.12           | He = 0.107 | $F_{ST} = 0.059$        | Terranova y Labrador, Canadá                 | <a href="#">Yeh et al. (1986)</a>            |
|                                          | Mitocondria        | 3      | 9  | 240 |                     | He = 0.19  |                         | Quebec, Canadá                               | <a href="#">Gamache et al. (2003)</a>        |
|                                          | Núcleo             | 9      | 9  | 240 | Ho = 0.22           | He = 0.21  |                         | Quebec, Canadá                               | <a href="#">Gamache et al. (2003)</a>        |
|                                          | Isoenzimas         | 18     | 3  | 75  | Ho = 0.136          | He = 0.125 | $F_{ST} = 0.069$        | British Columbia, Canadá y Arizona, EUA      | <a href="#">Ledig et al. (2002)</a>          |
| <i>P. mexicana</i>                       | Isoenzimas         | 24     | 4  |     |                     | He = 0.138 | $F_{ST} = 0.086$        | México                                       | <a href="#">Ledig et al. (2006)</a>          |
| <i>P. sitchensis</i>                     | STS                | 8      | 8  | 200 | Ho = 0.51           | He = 0.58  | $F_{ST} = 0.03$         | British Columbia y Alaska, Canadá            | <a href="#">Gapare et al. (2005)</a>         |
|                                          | SSRs ADNcp         | 12     | 2  | 21  | Ho = 0.386          | He = 0.505 | $F_{ST} = 0.05$         | British Columbia, Canadá                     | <a href="#">Hamilton y Aitken (2013)</a>     |
|                                          | Isoenzimas         | 23     | 12 |     | Ho = 0.063          | He = 0.184 | $F_{ST} = 0.123$        | Alberta, Canadá                              | <a href="#">Rajora y Dancik (2000)</a>       |
| <i>P. glauca</i> x <i>P. engelmannii</i> | SSRs ADNn          | 10     | 5  | 176 | Ho = 0.46           | He = 0.53  |                         | EUA y Canadá                                 | <a href="#">De la Torre et al. (2015)</a>    |
|                                          | SNPs               | 84     | 5  | 176 | Ho = 0.256          | He = 0.253 |                         | EUA y Canadá                                 | <a href="#">De la Torre et al. (2015)</a>    |
| <i>P. mariana</i> x <i>P. rubens</i>     | ISSR               | 6      | 14 | 910 |                     | He = 0.17  |                         | Canadá                                       | <a href="#">Narendrula y Nkongolo (2012)</a> |
|                                          | RAPDs              | 4      | 14 | 910 |                     | He = 0.27  |                         | Canadá                                       | <a href="#">Narendrula y Nkongolo (2012)</a> |
| <i>P. sitchensis</i> x <i>P. glauca</i>  | SSRs ADNcp         | 12     | 21 | 356 | Ho = 0.441          | He = 0.575 |                         | British Columbia, Canadá                     | <a href="#">Hamilton y Aitken (2013)</a>     |

P; número de poblaciones, N; número de individuos, SSRs ADNcp; microsatélites de cloroplasto, SSRs ADNn; microsatélites nucleares, STS; Sitio marcado con secuencia; SNPs; Polimorfismos de nucleótido único, Ho; Heterocigosis observada, He; Heterocigosis esperada.

P; number of populations, N; number of individuals, SSRs ADNcp; chloroplast microsatellites, SSRs ADN; nuclear microsatellite, STS; Sequence-Tagged Sites; SNPs; Single Nucleotide Polymorphism, Ho; observed heterozygosity, He; expected heterozygosity.



**Tabla A3.** Valores estimados de diversidad y diferenciación genética entre poblaciones con diferentes marcadores moleculares, para las especies de *Pinus* de Norteamérica, referencia bibliográfica de los estudios de los que se deriva la información y su localización geográfica.

**Table A3.** Estimated values of diversity and genetic differentiation among populations with different molecular markers for *Pinus* species from North America, bibliographic reference of the studies from which the information is derived and their geographic location.

| Taxon                                      | Marcador molecular   | N loci | P   | N    | Diversidad genética |                   | Diferenciación genética       | Localización geográfica                                            | Referencia                  |
|--------------------------------------------|----------------------|--------|-----|------|---------------------|-------------------|-------------------------------|--------------------------------------------------------------------|-----------------------------|
|                                            |                      |        |     |      | <i>Ho</i>           | <i>He</i>         |                               |                                                                    |                             |
| <i>P. albicaulis</i>                       | Isoenzimas           | 7      | 16  | 163  | <i>Ho</i> = 0.264   | <i>He</i> = 0.271 |                               | California, Idaho, Montana, Nevada, Washington y Wyoming, EUA.     | Mahalovich y Hipkins (2011) |
|                                            | Isoenzimas           | 9      | 19  | 582  | <i>Ho</i> = 0.15    | <i>He</i> = 0.15  | <i>F<sub>ST</sub></i> = 0.025 | The Greater, Yellowstone, EUA. British, Columbia y Alberta, Canadá | Bruederle et al. (1998)     |
|                                            | SSRs ADNn            | 2      | 10  | 68   | <i>Ho</i> = 0.184   | <i>He</i> = 0.184 |                               | Handerson Mountain y Mount Washburn, EUA                           | Lea (2018)                  |
|                                            | SSRs ADNcp           | 7      | 3   | 163  |                     | <i>He</i> = 0.516 |                               | California, Idaho, Montana, Nevada, Washington y Wyoming, EUA.     | Mahalovich y Hipkins (2011) |
|                                            | SNPs                 | 3      | 71  | 371  | <i>Ho</i> = 0.32    | <i>He</i> = 0.35  | <i>F<sub>ST</sub></i> = 0.088 | Pacific Forestry Centre, Victoria, British Columbia, Canadá        | Liu et al. (2016)           |
| <i>P. ayacahuite</i>                       | RAPDs                | 2      | 51  | 23   |                     | <i>He</i> = 0.261 | <i>F<sub>ST</sub></i> = 0.049 | México                                                             | Castro-Félix et al. (2008)  |
|                                            | SSRs ADNcp           | 14     | 3   | 198  |                     | <i>He</i> = 0.705 |                               | México                                                             | Ortiz-Medrano et al. (2008) |
| <i>P. balfouriana</i>                      | Cloroplasto          | 4      | 4   | 100  |                     |                   | <i>F<sub>ST</sub></i> = 0.08  | Klamath Mountains, California, EUA                                 | Eckert et al. (2010)        |
|                                            | secuencias de núcleo | 4      | 5   | 100  |                     |                   |                               | Klamath Mountains, California, EUA                                 | Eckert et al. (2010)        |
| <i>P. banksiana</i>                        | Isoenzimas           | 5      | 27  | 31   | <i>Ho</i> = 0.112   | <i>He</i> = 0.112 | <i>G<sub>ST</sub></i> = 0.015 | Saskatchewan, Canadá                                               | Godt et al. (2001)          |
|                                            | Mitocondria          | 13     | 1   | 543  |                     |                   | <i>F<sub>ST</sub></i> = 0.659 | Fredericton, New Brunswick, Canadá                                 | Godbout et al. (2011)       |
|                                            | Cloroplasto          | 13     | 4   | 543  |                     |                   | <i>F<sub>ST</sub></i> = 0.043 | Fredericton, New Brunswick, Canadá                                 | Godbout et al. (2011)       |
| <i>P. caribaea</i> var. <i>hondurensis</i> | SSRs ADNn            | 11     | 7   | 17   | <i>Ho</i> = 0.421   | <i>He</i> = 0.488 |                               | Quintana Roo, México                                               | Rebolledo et al. (2018)     |
|                                            | SSRs ADNn            | 2      | 6   | 69   | <i>Ho</i> = 0.42    | <i>He</i> = 0.46  | <i>R<sub>ST</sub></i> = 0.033 | Quintana Roo y Campeche, México                                    | Delgado et al. (2011)       |
| <i>P. cembroides</i>                       | ISSR                 | 8      | 9   | 160  |                     | <i>He</i> = 0.22  |                               | México                                                             | Fuentes-Amaro et al. (2019) |
| <i>P. clausa</i> var. <i>clausa</i>        | Isoenzimas           | 6      | 12  | 876  | <i>Ho</i> = 0.136   | <i>He</i> = 0.139 |                               | Florida, EUA                                                       | Parker et al. (2001)        |
| <i>P. clausa</i> var. <i>immuginata</i>    | Isoenzimas           | 3      | 12  | 1231 | <i>Ho</i> = 0.116   | <i>He</i> = 0.118 |                               | Florida, EUA                                                       | Parker et al. (2001)        |
| <i>P. contorta</i>                         | AFLPs                | 22     | 235 | 423  |                     | <i>He</i> = 0.28  |                               | Wyoming, EUA                                                       | Parchman et al. (2011)      |
|                                            | SSRs ADNn            | 22     | 9   | 423  | <i>Ho</i> = 0.6     | <i>He</i> = 0.77  |                               | Wyoming, EUA                                                       | Parchman et al. (2011)      |
| <i>P. culminicola</i>                      | RAPDs                | 2      | 5   | 60   |                     |                   |                               | Coahuila y Nuevo León, México                                      | Favela (2010)               |
| <i>P. echinata</i>                         | Isoenzimas           | 18     | 22  | 842  | <i>Ho</i> = 0.107   | <i>He</i> = 0.11  |                               | Virginia y Oklahoma, EUA                                           | Edwards y Hamrick (1995)    |
|                                            | AFLPs                | 12     | 794 | 93   |                     | <i>He</i> = 0.13  |                               | Oklahoma, Arkansas y Mississippi, EUA                              | Xu et al. (2008)            |
|                                            | SSRs ADNcp           | 8      | 12  | 24   | <i>Ho</i> = 0.680   | <i>He</i> = 0.765 | <i>F<sub>ST</sub></i> = 0.38  | EUA                                                                | Hendrickson et al. (2018)   |
| <i>P. flexilis</i>                         | Isoenzimas           | 30     | 21  | 1881 | <i>Ho</i> = 0.151   | <i>He</i> = 0.166 | <i>G<sub>ST</sub></i> = 0.101 | EUA                                                                | Jorgensen et al. (2002)     |
| <i>P. hartwegii</i>                        | Isoenzimas           | 4      | 1   | 183  |                     | <i>He</i> = 0.23  | <i>G<sub>ST</sub></i> = 0.44  | Estado de México, México                                           | Arzate-Fdez. et al. (2016)  |
|                                            | Mitocondria          | 4      | 2   | 183  |                     | <i>He</i> = 0.03  | <i>G<sub>ST</sub></i> = 0.184 | Estado de México, México                                           | Arzate-Fdez. et al. (2016)  |
|                                            | Cloroplasto          | 4      | 2   | 183  |                     | <i>He</i> = 0.076 | <i>G<sub>ST</sub></i> = 0.45  | Estado de México, México                                           | Arzate-Fdez. et al. (2016)  |
|                                            | Núcleo               | 4      | 2   | 183  |                     | <i>He</i> = 0.21  | <i>G<sub>ST</sub></i> = 0.569 | Estado de México, México                                           | Arzate-Fdez. et al. (2016)  |

Continuación **Tabla A3.** / Continuation **Table A3.**

| Taxon                                         | Marcador molecular | N loci | P   | N   | Diversidad genética |            | Diferenciación genética | Localización geográfica                                                                   | Referencia                   |
|-----------------------------------------------|--------------------|--------|-----|-----|---------------------|------------|-------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------|
|                                               |                    |        |     |     | Ho                  | He         |                         |                                                                                           |                              |
| <i>P. johannis</i>                            | Isoenzimas         | 4      | 16  | 130 | Ho = 0.231          | He = 0.245 | $F_{ST} = 0.062$        | México                                                                                    | García-Gómez et al. (2015)   |
| <i>P. longaeva</i>                            | Isoenzimas         | 3      | 21  | 210 | Ho = 0.122          | He = 0.134 | $F_{ST} = 0.011$        | California, EUA                                                                           | Lee et al. (2002)            |
|                                               | RAPDs              | 3      | 15  | 210 |                     | He = 0.13  |                         | California, EUA                                                                           | Lee et al. (2002)            |
| <i>P. montezumae</i>                          | SSRs ADNcp         | 5      | 6   | 106 |                     | He = 0.409 | $R_{ST} = 0.258$        | México                                                                                    | Delgado et al. (2007)        |
| <i>P. monticola</i>                           | SSRs ADNn          | 10     | 15  | 300 | Ho = 0.683          | He = 0.808 | $F_{ST} = 0.057$        | Canadá                                                                                    | Mehes et al. (2009)          |
|                                               | SNPs               | 61     | 158 | 362 | Ho = 0.259          | He = 0.269 | $F_{ST} = 0.081$        | EUA                                                                                       | Nadeau et al. (2015)         |
| <i>P. oocarpa</i>                             | SSRs ADNn          | 51     | 11  | 266 |                     | He = 0.63  | $F_{ST} = 0.105$        | México                                                                                    | Dvorak et al. (2009)         |
| <i>P. palustris</i>                           | Isoenzimas         | 23     | 24  | 618 | Ho = 0.103          | He = 0.105 | $F_{ST} = 0.041$        | EUA                                                                                       | Schmidtling y Hipkins (1998) |
| <i>P. patula</i>                              | SSRs ADNn          | 5      | 11  | 50  |                     | He = 0.14  | $F_{ST} = 0.03$         | México                                                                                    | Dvorak et al. (2009)         |
| <i>P. patula</i> var. <i>longipedunculata</i> | SSRs ADNn          | 1      | 11  | 10  |                     | He = 0.6   | $F_{ST} = 0.08$         | México                                                                                    | Dvorak et al. (2009)         |
| <i>P. pinceana</i>                            | Isoenzimas         | 8      | 27  | --- | Ho = 0.144          | He = 0.174 | $F_{ST} = 0.152$        | México                                                                                    | Ledig et al. (2001)          |
|                                               | RAPDs              | 6      | 76  | 180 |                     |            | $F_{ST} = 0.148$        | México                                                                                    | Aguirre-Limón et al. (2017)  |
| <i>P. ponderosa</i>                           | SSRs ADNcp         | 2      | 4   | 105 |                     | He = 0.42  |                         | Arizona y New México, EUA                                                                 | Epperson et al. (2009)       |
| <i>P. pseudostrobus</i>                       | SSRs ADNcp         | 3      | 6   | 59  |                     | He = 0.416 | $R_{ST} = 0.166$        | México                                                                                    | Delgado et al. (2007)        |
| <i>P. resinosa</i>                            | SSRs ADNcp         | 7      | 9   | 159 |                     |            | $G_{ST} = 0.121$        | EUA                                                                                       | Echt et al. (1998)           |
|                                               | SSRs ADNn          | 17     | 5   | 500 | Ho = 0.185          | He = 0.508 | $F_{ST} = 0.28$         | EUA y Canadá                                                                              | Boys et al. (2005)           |
| <i>P. rzedowski</i>                           | Isoenzimas         | 9      | 14  | 295 | Ho = 0.162          | He = 0.219 | $F_{ST} = 0.17$         | Michoacán, México                                                                         | Delgado et al. (1999)        |
| <i>P. strobiformis</i>                        | RAPDs              | 3      | 51  | 68  |                     | He = 0.264 | $F_{ST} = 0.172$        | México                                                                                    | Castro-Félix et al. (2008)   |
| <i>P. strobus</i>                             | Isoenzimas         | 6      | 20  | --- | Ho = 0.215          | He = 0.195 | $F_{ST} = 0.05$         | Newfoundland y l Ontario, EUA                                                             | Rajora et al. (1998)         |
|                                               | Isoenzimas         | 6      | 13  | 241 | Ho = 0.071          | He = 0.079 | $F_{ST} = 0.033$        | Michigan, EUA                                                                             | Myers et al. (2007)          |
|                                               | SSRs ADNcp         | 6      | 6   | 130 |                     |            |                         | Michigan, EUA                                                                             | Myers et al. (2007)          |
|                                               | SSRs ADNcp         | 6      | 3   | --- |                     | He = 0.45  |                         | Wisconsin, EUA                                                                            | Marquardt et al. (2007)      |
|                                               | SSRs ADNcp         | 33     | 3   | 300 |                     |            | $G_{ST} = 0.035$        | EUA y Canadá                                                                              | Zinc y Rajora (2016)         |
|                                               | SSRs ADNn          | 10     | 15  | 432 | Ho = 0.740          | He = 0.802 | $F_{ST} = 0.084$        | Canadá                                                                                    | Mehes et al. (2009)          |
|                                               | SSRs ADNn          | 6      | 10  | 843 |                     | He = 0.49  |                         | Wisconsin, EUA                                                                            | Marquardt et al. (2007)      |
|                                               | SSRs ADNn          | 33     | 12  | 112 | Ho = 0.68           | He = 0.74  | $F_{ST} = 0.104$        | EUA y Canadá                                                                              | Zinc y Rajora (2016)         |
|                                               | SSRs ADNn          | 23     | 12  | 682 | Ho = 0.477          | He = 0.59  | $F_{ST} = 0.055$        | Georgia, Kentucky, North Carolina, South Carolina, Tennessee, Virginia, and Virginia, EUA | Whitney et al. (2019)        |
|                                               | SNPs               | 133    | 153 | 42  | Ho = 0.291          | He = 0.304 | $F_{ST} = 0.046$        | EUA                                                                                       | Nadeau et al. (2015)         |
| <i>P. taeda</i>                               | AFLPs              | 11     | 794 | 48  |                     | He = 0.1   |                         | Oklahoma, Arkansas y Mississippi, EUA                                                     | Xu et al. (2008)             |
|                                               | SSRs ADNn          | 188    | 23  | 163 |                     | He = 0.72  |                         | EUA                                                                                       | Eckert et al. (2010)         |
| <i>P. veitchii</i>                            | RAPDs              | 1      | 51  | 582 |                     | He = 0.245 | $F_{ST} = 0.075$        | Faja Volcánica Trans Mexicana, México                                                     | Castro-Félix et al. (2008)   |
| <i>P. virginiana</i>                          | Isoenzimas         | 19     | 26  | 68  | Ho = 0.125          | He = 0.128 |                         | Florida y Alabama, EUA                                                                    | Parker et al. (1997)         |

P; número de poblaciones, N; número de individuos, SSRs ADNcp; microsatélites de cloroplasto, SSRs ADNn; microsatélites nucleares, STS; Sitio marcado con secuencia; SNPs; Polimorfismos de nucleótido único, Ho; Heterocigosis observada, He; Heterocigosis esperada.

P; number of populations, N; number of individuals, SSRs ADNcp; chloroplast microsatellites, SSRs ADNn; nuclear microsatellite, STS; Sequence-Tagged Sites; SNPs; Single Nucleotide Polymorphism, Ho; observed heterozygosity, He; expected heterozygosity.

**Tabla A4.** Valores estimados de diversidad y diferenciación genética entre poblaciones con diferentes marcadores moleculares, para las especies de *Pseudotsuga* de Norteamérica, referencia bibliográfica de los estudios de los que se deriva la información y su localización geográfica.

**Table A4.** Estimated values of diversity and genetic differentiation among populations with different molecular markers for *Pseudotsuga* species from North America, bibliographic reference of the studies from which the information is derived and their geographic location.

| Taxon                                     | Marcador molecular | N loci | P   | N    | Diversidad genética |            | Diferenciación genética | Localización geográfica               | Referencia                                  |
|-------------------------------------------|--------------------|--------|-----|------|---------------------|------------|-------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------------|
|                                           |                    |        |     |      | Ho                  | He         |                         |                                       |                                             |
| <i>P. menziessi</i><br>var. <i>glauca</i> | Isoenzimas         | 18     | 11  | 170  | Ho = 0.079          | He = 0.077 | $F_{ST} = 0.298$        | México                                | <a href="#">Cruz-Nicolás et al. (2011)</a>  |
|                                           | Isoenzimas         | 17     | 11  | 323  |                     | He = 0.014 | $F_{ST} = 0.018$        | British Columbia, Canadá              | <a href="#">Viard et al. (2001)</a>         |
|                                           | Isoenzimas         | 20     | 15  | 75   | Ho = 0.094          | He = 0.11  |                         | southern Rocky Mountains of Utah      | <a href="#">Schnabel et al. (1993)</a>      |
|                                           | Isoenzimas         | 20     | 104 |      |                     | He = 0.137 |                         | México, EUA, Canadá                   | <a href="#">Li y Adams (1989)</a>           |
|                                           | Isoenzimas         | 18     | 2   |      | Ho = 0.16           | He = 0.155 |                         | Oregón                                | <a href="#">Moran y Adams (1989)</a>        |
|                                           | Isoenzimas         | 25     | 24  | 1300 | Ho = 0.203          | He = 0.206 | $F_{ST} = 0.003$        | Washington and Oregon                 | <a href="#">Krutovsky et al. (2009)</a>     |
|                                           | Isoenzimas         | 20     | 2   | 373  |                     | He = 0.163 | $F_{ST} = 0.08$         | British Columbia y Washington         | <a href="#">El-Kassaby y Ritland (1996)</a> |
|                                           | Isoenzimas         | 20     | 6   | 52   |                     | He = 0.16  | $G_{ST} = 0.29$         | Arizona, Oregón, Utah y Washington    | <a href="#">Aagaard et al. (1998)</a>       |
|                                           | Mitocondria        | 2      | 16  | 190  | H = 0.74            |            | $G_{ST} = 0.73$         | EUA y Canadá                          | <a href="#">Gugger et al. (2010)</a>        |
|                                           | Cloroplasto        | 2      | 16  | 219  | H = 0.63            |            | $G_{ST} = 0.35$         | EUA y Canadá                          | <a href="#">Gugger et al. (2010)</a>        |
|                                           | RAPDs              | 36     | 6   | 52   |                     | He = 0.22  | $G_{ST} = 0.34$         | Arizona, Oregón, Utah y Washington    | <a href="#">Aagaard et al. (1998)</a>       |
|                                           | SSR ADNcp          | 4      | 11  | 323  |                     | He = 0.127 | $F_{ST} = 0.019$        | British Columbia                      | <a href="#">Viard et al. (2001)</a>         |
| <i>P. menziessi</i>                       | SSR ADNcp          | 12     | 12  | 234  | Ho = 0.229          | He = 0.417 | $F_{ST} = 0.285$        | Faja Volcánica Trans Mexicana, México | <a href="#">Montiel et al. (2019)</a>       |

P; número de poblaciones, N; número de individuos, SSRs ADNcp; microsatélites de cloroplasto, H; diversidad haplotípica, Ho; Heterocigosis observada, He; Heterocigosis esperada.

P; number of populations, N; number of individuals, SSRs ADNcp; chloroplast microsatellites, H; haplotype diversity, Ho; observed heterozygosity, He; expected heterozygosity.

**Tabla A5.** Lista de especies incluidas en las distintas correlaciones de Pearson (r) de la **Figura 2.**

**Table A5.** List of species included in the different Pearson correlations (r) of **Figure 2.**

| Género       | Especie                                        | Marcador molecular            | Heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) | Estructura genética ( $F_{st}$ ) | Referencia                     |
|--------------|------------------------------------------------|-------------------------------|------------------------------------|----------------------------------|--------------------------------|
| <b>Abies</b> | <i>Abies amabilis</i>                          | Isoenzimas                    | 0.118                              | 0.05                             | Davidson y El-Kassaby (1997)   |
|              | <i>Abies balsamea</i>                          |                               | 0.018                              | 0.037                            | Shea y Furnier (2002)          |
|              | <i>Abies bracteata</i>                         |                               | 0.036                              | 0.08                             | Ledig et al. (2006)            |
|              | <i>Abies flinckii</i>                          |                               | 0.113                              | 0.271                            | Aguirre-Planter et al. (2000)  |
|              | <i>Abies fraseri</i>                           |                               | 0.111                              | 0.05                             | Potter et al. (2008)           |
|              | <i>Abies guatemalensis</i>                     |                               | 0.1                                | 0.021                            | Aguirre-Planter et al. (2000)  |
|              | <i>Abies hickelii</i>                          |                               | 0.125                              | 0.017                            | Aguirre-Planter et al. (2000)  |
|              | <i>Abies lasiocarpa</i>                        |                               | 0.111                              | 0.031                            | Ettl y Peterson (2001)         |
|              | <i>Abies procera</i>                           |                               | 0.22                               | 0.5                              | Yeh y Hu (2005)                |
|              | <i>Abies balsamea</i>                          | Microsatélites de cloroplasto | 0.81                               | 0.11                             | Clark et al. (2000)            |
|              | <i>Abies balsamea</i> var. <i>phanerolepis</i> |                               | 0.71                               | 0.11                             | Clark et al. (2000)            |
|              | <i>Abies flinckii</i>                          |                               | 0.78                               | 0.125                            | Cruz-Nicolás et al. (2019)     |
|              | <i>Abies fraseri</i>                           |                               | 0.442                              | 0.004                            | Potter et al. (2008)           |
|              | <i>Abies religiosa</i>                         |                               | 0.866                              | 0.039                            | Cruz-Nicolás et al. (2019)     |
| <b>Picea</b> | <i>Picea engelmannii</i>                       | Isoenzimas                    | 0.152                              | 0.013                            | Shea (1989)                    |
|              |                                                |                               | 0.255                              | 0.147                            | Legid et al. (2006)            |
|              | <i>Picea glauca</i>                            |                               | 0.161                              | 0.016                            | Godt et al. (2001)             |
|              |                                                |                               | 0.319                              | 0.11                             | Haselhorst y Buerkle (2013)    |
|              | <i>Picea mariana</i>                           |                               | 0.107                              | 0.059                            | Yeh et al. (1986)              |
|              | <i>Picea mexicana</i>                          |                               | 0.125                              | 0.069                            | Ledig et al. (2002)            |
|              |                                                |                               | 0.138                              | 0.086                            | Legid et al. (2006)            |
|              | <i>Picea sitchensis</i>                        |                               | 0.184                              | 0.123                            | Rajora y Dancik (2000)         |
|              | <i>Picea engelmannii</i>                       | Microsatélites de cloroplasto | 0.455                              | 0.13                             | Haselhorst y Buerkle (2013)    |
|              | <i>Picea glauca</i>                            |                               | 0.42                               | 0.09                             | Haselhorst y Buerkle (2013)    |
|              |                                                |                               | 0.567                              | 0.5                              | Hamilton y Aitken (2013)       |
|              | <i>Picea rubens</i>                            |                               | 0.637                              | 0.038                            | Bashalkhanov et al. (2023)     |
| <b>Pinus</b> | <i>Pinus albicaulis</i>                        | Isoenzimas                    | 0.271                              | 0.026                            | Mahalovich y Hipkins (2011)    |
|              |                                                |                               | 0.15                               | 0.025                            | Bruederle et al. (1998)        |
|              | <i>Pinus banksiana</i>                         |                               | 0.112                              | 0.015                            | Godt et al. (2001)             |
|              | <i>Pinus echinata</i>                          |                               | 0.166                              | 0.03                             | Edwards y Hamrick (1995)       |
|              | <i>Pinus flexilis</i>                          |                               | 0.11                               | 0.026                            | Jorgensen et al. (2002)        |
|              | <i>Pinus hartwegii</i>                         |                               | 0.23                               | 0.44                             | Arzate-Fernández et al. (2016) |
|              | <i>Pinus johannis</i>                          |                               | 0.245                              | 0.062                            | García-Gómez et al. (2015)     |
|              | <i>Pinus longaeva</i>                          |                               | 0.134                              | 0.011                            | Lee et al. (2002)              |
|              | <i>Pinus palustris</i>                         |                               | 0.105                              | 0.041                            | Schmildtling y Hipkins (1998)  |
|              | <i>Pinus rzedowskii</i>                        |                               | 0.219                              | 0.17                             | Delgado et al. (1999)          |
|              | <i>Pinus strobus</i>                           |                               | 0.195                              | 0.05                             | Rajora et al. (1998)           |
|              |                                                |                               | 0.079                              | 0.033                            | Myers et al. (2007)            |
|              | <i>Pinus virginiana</i>                        |                               | 0.128                              | 0.05                             | Parker et al. (1997)           |
|              | <i>Pinus ayacahuite</i>                        | RAPDs                         | 0.261                              | 0.049                            | Castro-Félix et al. (2008)     |
|              | <i>Pinus longaeva</i>                          |                               | 0.13                               | 0.036                            | Lee et al. (2002)              |
|              | <i>Pinus pinceana</i>                          |                               | 0.4                                | 0.148                            | Aguirre-Limón et al. (2017)    |
|              | <i>Pinus strobiformis</i>                      |                               | 0.264                              | 0.172                            | Castro-Félix et al. (2008)     |
|              | <i>Pinus veitchii</i>                          |                               | 0.245                              | 0.075                            | Castro-Félix et al. (2008)     |
|              | <i>Pinus albicaulis</i>                        | SNPs                          | 0.35                               | 0.088                            | Liu et al. (2016)              |
|              | <i>Pinus elliotii</i>                          |                               | 0.4                                | 0.02                             | Acosta et al. (2019)           |
|              | <i>Pinus monticola</i>                         |                               | 0.269                              | 0.081                            | Nadeau et al. (2015)           |
|              | <i>Pinus strobus</i>                           |                               | 0.304                              | 0.046                            | Nadeau et al. (2015)           |