



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN
PARA EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
UNIDAD-OAXACA**

MAESTRIA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y
APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES
(BIODIVERSIDAD DEL NEOTRÓPICO)

**“VARIABILIDAD GENÉTICA EN POBLACIONES DE
Amelanchier denticulata EN OAXACA, MÉXICO”**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

M A E S T R O E N C I E N C I A S

PRESENTA:

IGNACIO JOSUÉ RAMÍREZ LUIS

DIRECTORES DE TESIS:

DR. RAFAEL FELIPE DEL CASTILLO SÁNCHEZ

DR. EFRAÍN CRUZ CRUZ



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO

ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:00 horas del día 04 del mes de diciembre del 2009 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA)** para examinar la tesis de grado titulada: **“Variabilidad genética en poblaciones de *Amelanchier denticulata* en Oaxaca, México”**

Presentada por el alumno:

Ramírez Apellido paterno	Luis materno	Ignacio Josué nombre(s)
		Con registro: A 0 7 0 1 9 4

aspirante al grado de: **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

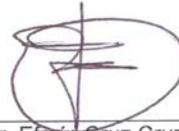
LA COMISION REVISORA
Directores de tesis:



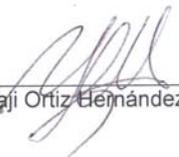
Dr. Rafael Felipe Del Castillo Sánchez



Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro



Dr. Efraim Cruz Cruz

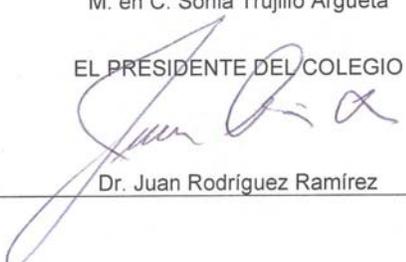


Dra. Yolanda Donaji Ortiz Hernández



M. en C. Sonia Trujillo Argueta

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO



Dr. Juan Rodríguez Ramírez





INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día 04 del mes Diciembre del año 2009, el (la) que suscribe **Ramírez Luis Ignacio Josué** alumno (a) del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro **A070194**, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez y el Dr. Efraín Cruz Cruz y cede los derechos del trabajo titulado **“Variabilidad genética en poblaciones de *Amelanchier denticulata* en Oaxaca, México”**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección **Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**, e-mail: posgradoax@ipn.mx ó josueramirez81@yahoo.com.mx Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Ramírez Luis Ignacio Josué



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACION PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
I.P.N.

RESÚMEN

Amelanchier denticulata es un arbusto forrajero de la familia de las Rosáceas que tiene la capacidad de crecer en varios ambientes, incluidos áreas muy degradadas por erosión y presenta variaciones morfológicas muy acentuadas entre poblaciones. Con objeto de determinar la naturaleza de esta variación se hizo un estudio de jardín común en condiciones de invernadero de cuatro poblaciones provenientes de comunidades vegetales contrastantes en el estado de Oaxaca, México: selva baja caducifolia, bosque de encino, chaparral y áreas muy erosionadas con cárcavas. Se evaluaron el crecimiento en área foliar, el área foliar y la dentición de las hojas. Se hizo un diseño completamente al azar de medios hermanos, para dividir la varianza fenotípica total en sus componentes. La mayor variabilidad se encontró en área foliar y en dentición; mientras que la tasa de crecimiento mostró muy poca o no detectable variación genética. Se calcularon las heredabilidades en sentido estricto. Se encontraron dos poblaciones con baja o no detectable variación genética y otras dos con una gran variación para los atributos estudiados. En particular la población de San Pablo Huitzo resultó notable por su elevada variación genética y por lo tanto se recomienda se priorice su conservación y se estudie la posibilidad de usarla para programas de mejoramiento genético. Finalmente se detectó una gran diferenciación genética entre las cuatro poblaciones estudiadas, particularmente para área foliar, seguida de dentición, lo que sugiere especialización de hábitat por efecto de selección diferencial particularmente para la primer variable. No se detectó variación genética entre poblaciones en la tasa relativa de crecimiento lo que sugiere que la selección natural actúa similarmente en los cuatro sitios estudiados.

ABSTRACT

Amelanchier denticulata is a common shrub in the Rosaceae, which can grow in a large variety of habitats, included severely degraded and eroded areas, is a valuable plant as fodder for goats and sheep, and displays a large phenotypic variation among populations. We study the nature of such variations by means of a common garden experiment in four populations using a half-sib in order to partition the total phenotypic variance in its components of three characters: leaf, indentation and relative growth rate in total leaf area per plant. Leaf area was the most variable character and had the highest genetic variance, followed by leaf indentation. The relative growth rate displayed little or non-detectable genetic variance in the studied populations. Narrow sense heritabilities were also calculated. We found two population with little or undetectable genetic variation and two genetically variable populations, in particular the San Pablo Huitzo population, which can be a good candidate for breeding and conservation programs. Finally we detected evidence of genetic differentiation among the four studied populations, in particular for leaf area and leaf indentation but not for relative growth rate. Different habitat selection regimes may be more intense in leaf area and indentation whereas natural selection may be more intense and common in all the studied habitats for relative growth rate.

ÍNDICE

	Pág.
RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
ÍNDICE DE TABLAS	v
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
I Introducción	1
II Justificación	6
III Objetivos e hipótesis	7
3.1 OBJETIVO GENERAL	7
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	7
3.3 HIPÓTESIS.....	7
IV Revisión de literatura	8
4.1 FAMILIA ROSACEAE	8
4.2 GÉNERO AMELANCHIER	9
4.3 ESPECIE A. DENTICULATA (KUNTH) KOCH	10
4.4 TÉCNICAS PARA ESTUDIAR LA VARIABILIDAD GENÉTICA	11
4.4.1 <i>Genética cuantitativa</i>	12
4.4.2 <i>Varianza</i>	13
4.4.3 <i>Componentes de la varianza</i>	13
4.4.4 <i>Heredabilidad</i>	16
4.4.5 <i>Parecido entre parientes</i>	17
4.4.6 <i>Medios hermanos</i>	18
4.4.7 <i>Estimación de la heredabilidad</i>	19
4.4.8 <i>Grado de diferenciación genotípica: Q_{ST}</i>	19
4.4.9 <i>Diseño experimental</i>	20
4.4.10 <i>Escala</i>	21
V Método	22
5.1 SISTEMA DE ESTUDIO.....	22
5.2 TRABAJO DE CAMPO	22
5.2.1 <i>Colecta de frutos y extracción de semillas</i>	23
5.3 ACTIVIDADES DENTRO DEL INVERNADERO	23
5.3.1 <i>Preparación de sustrato y siembra</i>	23
5.3.2 <i>Riegos y germinación</i>	24
5.3 MATERIAL GENÉTICO	24
5.4. DISEÑO EXPERIMENTAL.....	26
5.5 TOMA DE DATOS Y SOFTWARE UTILIZADO	27
5.5.1 <i>Área foliar</i>	28
5.5.2 <i>Tasa Relativa de Crecimiento</i>	28

5.5.3 Dentición	29
5.6 NORMALIZACIÓN DE DATOS	29
5.7 ANÁLISIS DE DATOS	30
5.7.1 Análisis de varianza y componentes de varianza	31
5.8 CÁLCULO DE HEREDABILIDAD	31
5.9 CÁLCULO DEL GRADO DE DIFERENCIACIÓN GENÉTICA	32
VI Resultados.....	33
6.1 ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA DE LAS POBLACIONES	35
6.2 COMPARACIÓN DE MEDIAS	36
6.2.1 Prueba de Tukey	38
6.3 VARIABILIDAD GENÉTICA	40
6.3.1 Heredabilidad.....	40
6.3.1.1 ÁREA FOLIAR	40
6.3.1.2 TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO	41
6.3.1.3 DENTICIÓN	41
6.3.2 Grado de diferenciación genética: Q_{ST}	43
VII. Discusión.....	44
VIII Conclusión	46
IX Recomendaciones	47
Literatura citada	48

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA	Pág.
1	Comparación de técnicas moleculares y con caracteres cuantitativos para medir la variación genética en estudios de conservación..... 12
2	Poblaciones de <i>A. denticulata</i> colectadas en el estado de Oaxaca..... 24
3	Número de familias e individuos por familia obtenido por población de <i>A. denticulata</i> en Oaxaca, México..... 27
4	Atributos estadísticos de la distribución de datos originales del área foliar de plantas de <i>Amelanchier denticulata</i> en cuatro poblaciones del estado de Oaxaca bajo condiciones de invernadero..... 35
5	Valores estadísticos encontrados para tres variables morfométricas de hojas en cuatro poblaciones de <i>A. denticulata</i> del estado de Oaxaca..... 36
6	Medias obtenidas con PROC GLM para la variable log área foliar para cuatro poblaciones de <i>A. denticulata</i> en Oaxaca..... 37
7	Medias obtenidas con PROC GLM para la variable TRC para cuatro poblaciones de <i>A. denticulata</i> en Oaxaca..... 37
8	Medias obtenidas con PROC GLM para la variable dentición para cuatro poblaciones de <i>A. denticulata</i> en Oaxaca..... 37
9	Prueba de Tukey para la variable área foliar, el método muestra con *** las diferencias significativas entre los pares de poblaciones comparadas, con un grado de confianza del 95%. 38
10	Prueba de Tukey para la variable dentición, el método muestra con *** las diferencias significativas entre los pares de poblaciones comparadas, con un grado de confianza del 95%..... 39
11	Valores de heredabilidad en sentido estrecho para la variable área foliar en cuatro poblaciones de <i>A. denticulata</i> en Oaxaca..... 40
12	Valores de heredabilidad en sentido estrecho para la variable TRC en cuatro poblaciones de <i>A. denticulata</i> en Oaxaca..... 41

13	Valores de heredabilidad en sentido estrecho para la variable dentición en cuatro poblaciones de <i>A. denticulata</i> en Oaxaca.....	42
14	Valores de heredabilidad en sentido estrecho para las variables área foliar, <i>TRC</i> y dentición en cuatro poblaciones de <i>A. denticulata</i> en Oaxaca, México.....	42
15	Valores de Q_{ST} para las variables área foliar, <i>TRC</i> y dentición en cuatro poblaciones de <i>A. denticulata</i> en Oaxaca, México.....	43

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA	Pág.
1 <i>Amelanchier denticulata</i> (H.B.K.) Koch. A. rama con hojas e inflorescencias; B. flor en vista externa; C. la misma, desprovista de pétalos; D. pétalo; E. ramilla con frutos. Ilustrado por P.J.F. Turpin y reproducido con algunas modificaciones de A. Humboldt, A. Bonpland y C.S. Kunth, Nova genera et species plantarum, Paris, lám. 556. 1815-1825, excepto el dibujo E que fue realizado por Rogelio Cárdenas (Tomado de Rzedowski y Calderón, 2005).....	11
2 Número de denticiones del cuarto superior derecho de la hoja.....	29
3 Distribución de datos originales de área foliar de <i>Amelanchier denticulata</i> en cuatro poblaciones del estado de Oaxaca.....	33
4 Distribución de de datos originales de la tasa relativa de crecimiento (TRC) en área foliar de <i>Amelanchier denticulata</i> en cuatro poblaciones del estado de Oaxaca.....	34
5 Distribución de datos originales del número de denticiones en un cuarto derecho superior de hojas de <i>Amelanchier denticulata</i> en cuatro poblaciones del estado de Oaxaca.....	34

I Introducción

Los medios naturales nunca son uniformes; en el seno de un mismo biotipo, un bosque por ejemplo, la temperatura, la humedad y la luz varían del suelo a la copa de los árboles y de una cara a otra de las hojas y las ramas. En consecuencia, los organismos están sometidos a acciones selectivas que difieren de un punto a otro de un hábitat, para el cual deben adaptarse y por ello se presentan diferencias fenotípicas entre los individuos (Franco *et al.*, 1998).

La adaptación es la adecuación de las especies al medio; es decir, una respuesta a las variables ambientales presentes, como disposición de nutrientes, agua, luz, entre otros (en el caso de plantas). De acuerdo con la clásica visión neodarwiniana, la adaptación a la variabilidad ambiental se da principalmente por medio del mecanismo de selección natural, generándose, un ajuste entre los genotipos (y sus fenotipos expresados) y el ambiente (Gianoli, 2004).

Los caracteres fenotípicos, que son los más fáciles de observar, son también los más variables, esto se puede observar fácilmente en las plantas en la forma, tamaño, volumen tanto de la planta en sí como en sus hojas (Curtis y Barnes, 1993). Es posible que estos rasgos fenotípicos sean la respuesta adaptativa de las plantas a las condiciones que imperan en el ambiente en que se desarrollan, razón por la cual diferentes especies vegetales en un mismo ambiente pueden presentar hojas morfológicamente similares (Crawley, 1997 en Farji-Brener, 2002).

La diversidad fenotípica de una especie depende de los aspectos de su biología que en parte está influida por cambios en sus genes y por otra, por las condiciones ambientales. El ambiente puede ejercer presiones selectivas diferentes entre los genotipos presentes en la población, provocando cambios evolutivos. Se puede

esperar que poblaciones o especies que ocupan hábitats muy diversos, o un medio heterogéneo y fluctuante, sean más polimorfas que aquellas que viven en medios uniformes, o que están especialmente adaptadas a condiciones ecológicas difíciles. El polimorfismo entonces, puede ser la respuesta adaptativa a la diversidad de las condiciones ambientales (Franco *et al.*, 1998).

La forma de las hojas suele ser diferente en distintos ambientes, por ejemplo, frente a una condición de humedad y temperatura favorable las plantas no tienen limitantes en estos factores importantes de crecimiento, por lo que las hojas pueden ser delgadas y amplias, pues no existen problemas a la transpiración, el agua se recupera rápidamente por el proceso de absorción (Castillo, 2003). En ambientes áridos, un gran número de especies presenta hojas pequeñas y coriáceas, características que reducen la evapotranspiración (Farji-Brener, 2002). Las hojas tienden a ser pequeñas y gruesas en áreas soleadas o secas y grandes y delgadas en áreas sombreadas o húmedas (Schimper, 1898 en Givnish, 1979). La intensidad de luz influye en la forma de la hoja, en condiciones de sombra aumenta la superficie de captación de radiación (Gianoli, 2004). Por otra parte, el aumento del área relativa de la hoja y de la asignación de biomasa aérea a bajas intensidades de luz incrementa la captura de fotones al maximizar la superficie fotosintéticamente activa (Crawley, 1997 en Gianoli, 2004). Hojas con márgenes irregulares (no enteros) son frecuentes en zonas templadas (en zonas con mayor influencia neártica). Pero son ampliamente reemplazadas por hojas con márgenes enteros en los trópicos y en el ártico (Bailey y Sinnott, 1916 en Givnish, 1979).

Según Givnish (1979) el tamaño y forma de la hoja pueden afectar las tasas con que intercambian calor, captan dióxido de carbono y pierden vapor de agua. Las adaptaciones de la forma de las hojas involucran varios aspectos en la forma y función de las plantas, con implicaciones en la termorregulación (Gates *et al.*, 1968 en Givnish, 1979), eficiencia en el uso del agua (Parkhurst y Loucks, 1972 en Givnish, 1979), potencial fotosintético (Cunningham y Vermeij, 1976 en Givnish,

1979), estrategias de ramificación y enraizamiento (Givnish y Vermeij, 1976 en Givnish 1979), productividad (Tsunoda, 1972 en Givnish, 1979), y, presumiblemente, habilidad competitiva (Givnish, 1979).

La habilidad de las especies para poder adaptarse a los cambios del ambiente a lo largo del tiempo depende del nivel de variabilidad genética que contenga, es decir, que cuanto más diferencias existan entre los individuos, la población en su conjunto tendrá más oportunidades de sobrevivir a los constantes cambios que ocurren en la naturaleza (Marcucci, s/f). Es por eso que la pérdida de la variabilidad genética en las especies es una de las preocupaciones más grandes para los biólogos de la conservación. La declinación de la variación genética puede disminuir la habilidad de una especie para responder a la selección natural y por consiguiente limitar su potencial evolutivo (Storfer, 1996).

La sobrevivencia de las plantas a los cambios ambientales depende, como ya se ha expuesto, de su capacidad de respuesta a estos cambios y esto a su vez depende de su plasticidad fenotípica y/o su variabilidad genética. Diversos estudios se han hecho sobre la variabilidad genética en diversos organismos, sobre todo evaluándola en términos de heredabilidad, debido a la importancia que esta tiene en el mejoramiento genético animal.

Uno de los trabajos en donde se puede apreciar la importancia de los estudios sobre variabilidad genética es el de Etterson (2004). Dicho investigador realizó un estudio sobre el potencial evolutivo de *Chamaecrista fasciculata* en relación al cambio climático, utilizando las herramientas de genética cuantitativa para obtener valores de varianza genética aditiva, varianza ambiental y varianza debido a la dominancia y efecto materno. Con estos datos obtuvo valores de heredabilidad en sentido estrecho, que determina el grado en el cual los fenotipos son determinados por los genes transmitidos por los progenitores. Los valores encontrados sugirieron la posibilidad de cambio evolutivo para la mayoría de los

rasgos estudiados. Sin embargo, concluye diciendo que la población más meridional se enfrentará a un grave desafío evolutivo en el futuro debido a los bajos valores de heredabilidad.

Es claro que las poblaciones vegetales se enfrentan a un importante desafío por la alteración del ambiente. Entre los agentes causales de dicha alteración son los provocados por el humano. Diversos autores han mencionado algunos datos sobre la alteración del ambiente por el hombre entre los que se pueden citar: Challenger (1998) menciona que, según Cook y Borah (1980) la introducción de nuevos cultivos y ganado a México por los españoles, modificaron drásticamente los ecosistemas de México durante el siglo XVI. Oyama (1986) menciona la herbivoría como un factor importante que alteró el ambiente. Para los años cuarenta, según Rzedowski (1978) la destrucción y perturbación de la vegetación natural en México alcanzó intensidad y rapidez inusitada. Ya en 1978 el mismo autor menciona que, en el caso de Oaxaca, los suelos en muchos parajes en pendientes pronunciadas ya eran sujetos de intensa erosión.

Dos de los factores que impulsaron la erosión del suelo en Oaxaca fue la ampliación de terrenos de cultivo y la introducción de nuevas especies, tanto animales como vegetales. Rzedowski (1978) menciona que según Silva Riquer (1990) y Cook y Borah (1980) en las zonas más áridas como el Valle de Nochixtlán, en la Mixteca Alta de Oaxaca, los campesinos indígenas aceptaron muy pronto el trigo. La introducción de ganado (especialmente caprino, por su resistencia a la sequía) ayudó a impulsar el monocultivo del trigo mediante su aporte de estiércol, cuando después de la cosecha se permitía que los rebaños entraran a los campos para alimentarse del rastrojo. Esto maximizó la erosión de grandes extensiones de suelo.

Uno de los efectos de la destrucción total o parcial de la vegetación, originada directamente por el humano o sus animales domésticos, es la generación de

vegetación secundaria. Una comunidad secundaria, por lo común tiende a desaparecer y no persiste durante un periodo largo, sino que da lugar a otra y ésta, a su vez, a otra. Sin embargo, una comunidad secundaria también puede mantenerse indefinidamente como tal, si persiste el disturbio que la ocasionó, o bien, si el hombre impide su ulterior transformación. Tal efecto se logra frecuentemente con el pastoreo, con el fuego o con ambos factores combinados, prácticas que aún son comunes en México (Rzedowski, 1978). La situación en la Mixteca Alta no es distinta, pues estas dos prácticas aún se siguen realizando, sobre todo, el pastoreo, ya que las tierras son poco aptas para el cultivo y se encuentran erosionadas.

De acuerdo con todo lo expuesto anteriormente, es claro que la variabilidad genética en las especies es de suma importancia para responder a los cambios del ambiente, y las más capaces serán aquellas que sean más variables genéticamente.

Según observaciones de campo realizadas por Cruz-Cruz (2005), poblaciones de *Amelanchier denticulata*, una Rosácea que se distribuye en distintos sitios del estado de Oaxaca con ambientes que difieren en altitud, temperatura, precipitación, tipos de vegetación, presentan diferencias morfológicas en diferentes sitios, las cuales se pueden observar en el tamaño y forma de las hojas, lo que ha llevado a suponer que la especie es sumamente variable; sin embargo, se desconoce la naturaleza de esta variación. Una posibilidad es que se trate de una respuesta plástica de las poblaciones a la variación del medio en que se desarrollan; por otro lado, también existe la posibilidad que se haya llevado a cabo un proceso de adaptación y las poblaciones sean genéticamente distintas entre sí.

En el presente estudio se evaluó la variabilidad genética de cuatro poblaciones de *A. denticulata* del estado de Oaxaca por medio de la estimación de heredabilidad en sentido estrecho (h^2) y grado de diferenciación genética (Q_{ST}). Se compararon

estas poblaciones para analizar las diferencias morfométricas existentes entre ellas. El estudio se basó en la medición de tres rasgos morfométricos de las hojas (área foliar, tasa relativa de crecimiento y dentición), dada la importancia que estas tienen para la planta.

II Justificación

De acuerdo con Ettore (2004) la variabilidad genética refleja el potencial evolutivo de las especies, lo que quiere decir, que entre más variable genéticamente una especie, mayores posibilidades tiene de adaptarse a los cambios en el ambiente. *Amelanchier denticulata* es una especie con diferencias morfológicas foliares marcadas con propiedades genéticas importantes en su expresión fenotípica, motivo principal de este estudio.

Amelanchier denticulata es una especie utilizada de diversas formas, como forraje, para elaborar escobas, entre otros. Cruz-Cruz (2005) propone la especie para reforestación, basándose en que se desarrolla en ambientes perturbados, con altas tasas de erosión y baja cobertura vegetal.

De acuerdo con los datos obtenidos en este trabajo se obtienen los componentes de la varianza para evaluar los valores de variabilidad genética de cuatro poblaciones en términos de heredabilidad en sentido estrecho y el grado de diferenciación genética. Con esta investigación se cimentan las bases para sugerir la conservación de las poblaciones y/o establecer programas de mejoramiento genético.

III Objetivos e hipótesis

3.1 Objetivo general

Evaluar y comparar la variabilidad genética mediante técnicas de genética cuantitativa basada en tres variables morfométricas de hojas (Área foliar, Tasa Relativa de Crecimiento -TRC- y dentición) en cuatro poblaciones de *Amelanchier denticulata* provenientes de cuatro sitios del estado de Oaxaca.

3.2 Objetivos específicos

- Estimar la varianza entre familias dentro de poblaciones de *Amelanchier denticulata* para calcular la varianza genética aditiva.
- Estimar los valores de heredabilidad en sentido estrecho para cuatro poblaciones de *Amelanchier denticulata*.
- Estimar los valores de varianza entre poblaciones y la varianza genética aditiva dentro de poblaciones para determinar el grado de diferenciación genética para las tres variables estudiadas.

3.3 Hipótesis

Las poblaciones de *A. denticulata* poseen un alto grado de variabilidad genética.

Existen diferencias significativas entre las poblaciones para las variables Área foliar, Tasa Relativa de Crecimiento -TRC- y dentición.

Las diferencias morfológicas observadas poseen un alto grado de determinación genética, reflejada en altos valores de heredabilidad en sentido estrecho.

Existe un alto grado de diferenciación genética entre las cuatro poblaciones de *A. denticulata*.

IV Revisión de literatura

Amelanchier denticulata es una especie que pertenece a la familia Rosaceae. La siguiente es una descripción de la familia según Rzedowski y Rzedowski (1979).

4.1 Familia Rosaceae

Plantas herbáceas o leñosas, espinosas o inermes; hojas alternas, rara vez opuestas, simples o compuestas, generalmente estipuladas, a veces las estipulas caducas o ausentes (como en *Holodiscus*); flores en ocasiones vistosas, solitarias o en inflorescencias, por lo general actinomorfas y hermafroditas; el eje floral a veces agrandado formando un receptáculo o un hipantio llevando en el margen sépalos, pétalos, estambres y con frecuencia acompañado de un disco glanduloso; sépalos 4 ó 5; a veces provistos de un cálculo; pétalos 5 (a veces cuatro o ausentes), con frecuencia caedizos; estambres 1 a muchos, por lo común numerosos, dispuestos en varias series; gineceo súpero o ínfero, a menudo unido al receptáculo, de 1 a muchos carpelos libres o unidos en un ovario de 2 a 5 lóculos, óvulos de 1 a varios en cada carpelo, erectos o péndulos; fruto en forma de folículo, aquenio, drupa, pomo. O bien, a manera de frutos agregados de drupas o de aquenios; semillas generalmente sin endosperma. Se consideran unos 100 géneros y más de 2000 especies (según algunos autores, más de 3000), representadas en todo el mundo, pero más abundantes en el este de Asia, en

Norteamérica y Europa. Esta familia tiene importancia sobre todo por sus especies de frutos comestibles como: *Crataegus mexicana* Moc. & Sessé ex DC. (“tejocote”); *Prunus armeniaca* L., (“chabacano”); *P. domestica* L., (“ciruelo”); *P. persica* (L.) Sieb. & Zucc, (“durazno”); *P. serotina* ssp. *capuli* (Cav) McVaugh (“capulín”); *Pyrus communis* L., (“peral”); *P. malus* L., (“manzano”); o bien, por sus flores ornamentales como *Rosa* spp., (“rosa”). Un arbusto ornamental cultivado con frecuencia en el Valle de México es *Pyracantha koidzumii* Rehd. (“piracanto”).

4.2 Género Amelanchier

Arbustos o pequeños árboles, sin espinas; hojas alternas, pecioladas, simples, enteras o aserradas, persistentes o deciduas; flores de ordinario dispuestas en racimos; hipantio acampanado; sépalos 5, angostos, persistentes y generalmente reflejos; pétalos 5, blancos; estambres 8 a 20, insertos en la garganta del hipantio, filamentos cortos, tubulados, carpelos 2 a 5, unidos, formando un solo ovario ínfero o semi-ínfero con 2 a 5 lóculos a veces divididos, un óvulo en cada lóbulo; fruto en forma de pomo, paredes de los carpelos cartilaginosas o coriáceas, semillas de color café oscuro. Unas 25 especies de zonas templadas del Hemisferio Norte, principalmente de Norteamérica, en donde unas cuantas (3 ó 4) se extienden a México y Centroamérica, mientras que en su mayoría son de Estados Unidos. Varias especies se cultivan por su fruto comestible. Algunos autores prefieren ubicar esta planta en el género *Malacomeles* (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

4.3 Especie *A. denticulata* (Kunth) Koch

Arbusto de 1 a 3 m de alto, densamente blanco-tomentoso a glabro; tallos muy ramificados, rígidos, de color grisáceo o café; peciolos de 2 a 4 mm de largo, láminas elípticas a obovadas u orbiculares, de 0.5 a 2.5 cm de largo por 0.3 a 1.5 de ancho, ápice truncado o redondeado, mucronato, borde entero o denticulado, base cuneada, redondeada o truncada, haz glabrado, envés blanco-tomentoso con el nervio medio prominente; flores por pocas dispuestas en corimbos apretado umbeliformes, hipantio de 3 a 5 mm de largo, densamente blanco-tomentoso; lóbulos del cáliz de alrededor de 1.5 a 2 mm de largo, anchamente deltoides, reflejos, glabros por dentro; pétalos blancos, glabros, suborbiculares a reniformes, venosos, de unos 4 mm de largo; fruto rojo, elipsoide o subgloboso, de alrededor de 1 cm de largo, más o menos tomentoso. “Duraznillo”, “membrillo cimarrón”, “tlaxioqui” (Figura 1). Aunque no muy abundante, esta planta se encuentra bastante bien distribuida en las elevaciones del Valle de México. Alt. 2350-3000 m. Principalmente en pastizales y matorrales. Se distribuye en Texas, México y Guatemala (Rzedowski y Rzedowski, 2001). En el estado de Oaxaca, se distribuye en las regiones Norte, Valles Centrales y Mixteca Oaxaqueña (Cruz-Cruz, 2005).

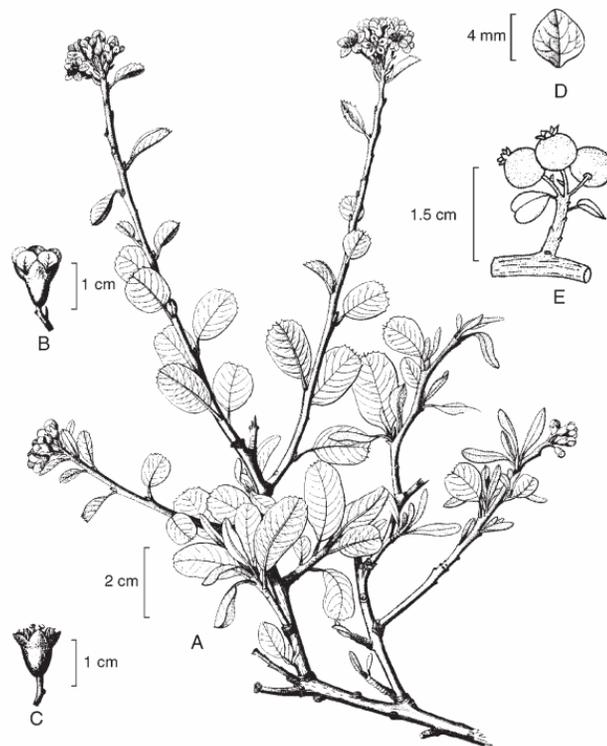


Figura 1. *Amelanchier denticulata* (H.B.K.) Koch. A. rama con hojas e inflorescencias; B. flor en vista externa; C. la misma, desprovista de pétalos; D. pétalo; E. ramilla con frutos. Ilustrado por P.J.F. Turpin y reproducido con algunas modificaciones de A. Humboldt, A. Bonpland y C.S. Kunth, *Nova genera et species plantarum*, Paris, lám. 556. 1815-1825, excepto el dibujo E que fue realizado por Rogelio Cárdenas (Tomado de Rzedowski y Calderón, 2005).

4.4 Técnicas para estudiar la variabilidad genética

Las técnicas actuales usadas para medir la variación genética son: 1) Estudios de aloenzimas de loci proteínicos; 2) Estudios moleculares de ADN; y 3) Análisis de genética cuantitativa de rasgos continuos (Storfer, 1996). En la tabla 1 se muestra una comparación de las tres técnicas utilizadas para medir la variación genética.

Tabla 1. Comparación de técnicas moleculares y con caracteres cuantitativos para medir la variación genética en estudios de conservación.

	Locus único		Locus Múltiple
	Aloenzimas	ADN	Genética cuantitativa
Tamaño de muestra	Pequeña (20-30 individuos)	Pequeña	Grande (>30 individuos por familia)
Material necesario	Tejido/sangre	Tejido/sangre	Muestras del carácter a estudiar
Tiempo	Pocos meses	Pocos meses-años	1-2 generaciones
Información generada			
General	Variación proteínica	Variación en la secuencia de ADN o fragmentos	Variación de rasgos fenotípicos continuos
Probabilidad de variación encontrada	Baja	Depende (Codificado Vs no codificado)	Alta
¿Estructura poblacional?	Si	Si	Sí
¿Rasgos ecológicamente importantes?	Sí	Si, si es codificado	Si
¿Predice la habilidad de supervivencia en cambios ambientales?	No siempre	Depende de que región del genoma se esté analizando	Si (si se usan atributos relacionados con la aptitud)
Estudio de adaptación	Si	Depende de qué región del genoma se esté analizando	Si

Tomado de Storfer (1996)

4.4.1 Genética cuantitativa

La genética cuantitativa tiene por objeto el estudio de la herencia de las diferencias entre los individuos, que son de grado más que de clase, cuantitativas en lugar de cualitativas. El conocimiento de la herencia de estas diferencias es de significación fundamental en el estudio de la evolución y en la aplicación de la genética al mejoramiento de plantas y animales (Falconer, 1996).

El estudio de la genética cuantitativa según Ramírez y Egaña (2003) se basa en:

1. Caracteres de grado (cuantitativos).
2. Variación continua. Las determinaciones fenotípicas muestran un espectro o gama.
3. Control poligénico, los efectos de los genes individuales son difícilmente detectables. Genes menores.
4. Se estudian poblaciones y todos los tipos de cruzamientos.
5. El análisis es de tipo estadístico, proporcionando estimaciones de los parámetros de las poblaciones.

4.4.2 Varianza

La genética de un carácter métrico gira alrededor del estudio de su variación. La idea básica del estudio de la variación es su partición en componentes atribuibles a diferentes causas. La magnitud relativa de estos componentes determina las propiedades genéticas de la población, en particular el grado de parecido entre parientes. La cantidad de variación se mide y expresa como la varianza: cuando los valores se expresan como desviaciones con respecto a la media de la población, la varianza es simplemente la media de dichos valores al cuadrado (Falconer, 1996).

4.4.3 Componentes de la varianza

La expresión genética es afectada por el ambiente y los genes pueden tener interacciones complejas con otros genes de manera que la mayoría de los atributos de los individuos, como pueden ser su tamaño, color y otros, tienen un componente genético y un componente ambiental. El componente genético, a su

vez, depende del efecto directo de los genes participantes y de la interacción que presenten entre ellos (Trujillo y del Castillo, 2003).

Las propiedades genéticas de las poblaciones se pueden expresar en frecuencias génicas y genotípicas. En el caso de un carácter cuantitativo, el valor observado (cuando se mide el carácter en un individuo) es el valor fenotípico de dicho individuo. Todas las observaciones, ya sean medias, varianzas o covarianzas, deben estar basadas en mediciones de los valores fenotípicos de cada individuo (Ramírez y Egaña, 2003).

Para analizar las propiedades genéticas de una población es necesario descomponer el valor fenotípico en componentes debido a distintas causas. En primer lugar, se puede decir que el valor fenotípico de un individuo depende de dos componentes: el valor genotípico y la desviación ambiental (Ramírez y Egaña, 2003).

$$P = G + E$$

Donde:

P = valor fenotípico

G = valor genotípico

E = efecto ambiental

El genotipo es el conjunto particular de genes que posee el individuo y el ambiente es el conjunto de todas las causas no genéticas que influyen en el valor fenotípico. El genotipo da un cierto valor al individuo, pero este valor se ve afectado por el

ambiente, que produce un incremento positivo o negativo. Por ejemplo, la altura de una planta dependerá en principio de su genotipo, pero según las condiciones de cultivo la planta crecerá más o menos (Ramírez y Egaña, 2003).

Si no existiera influencia del ambiente el valor genotípico sería igual al fenotípico. Cuando medimos el valor fenotípico de un carácter en individuos que han crecido en el mismo ambiente, las diferencias entre unos y otros se deben exclusivamente a causas genéticas. Si no hubiera influencia del genotipo todo el valor fenotípico se debería al efecto ambiental. Cuando medimos el valor fenotípico de un carácter en individuos con el mismo genotipo, las diferencias se deberán a causas ambientales (Ramírez y Egaña, 2003).

En un sentido más amplio, tendríamos que decir que el fenotipo es igual al efecto genotipo más el efecto del ambiente más el efecto de la interacción genotipo-ambiente.

$$P = G + E + IGE$$

Se dice que existe interacción genotipo-ambiente cuando una diferencia específica del ambiente no tiene el mismo efecto sobre diferentes genotipos. Esto significa que el genotipo A puede ser superior al genotipo B en el ambiente X, pero inferior en el ambiente Y (Ramírez y Egaña, 2003).

Desde el punto de vista práctico se considera como válida la partición inicial cuando se comparan diferentes fenotipos en un ambiente común

$$P = G + E$$

La varianza aditiva es la principal determinante de las propiedades genéticas observables de la población y de la respuesta de esta a la selección. Más aún, es el único componente que puede ser estimado directamente a partir de las observaciones hechas en la población. Por consiguiente, en la práctica la partición importante se refiere a la de la varianza genética aditiva *versus* todo el resto; este comprende las varianzas genética no aditiva y a la ambiental. Esta partición da el cociente V_A/V_P , llamado heredabilidad del carácter (Falconer, 1996).

La estimación de la varianza aditiva descansa en la observación del grado de parecido entre parientes (Falconer, 1996). En general, la varianza ambiental es una fuente de variación que reduce la precisión en los estudios genéticos y el propósito del experimentador y del mejorador (Falconer, 1996).

4.4.4 Heredabilidad

La función más importante de la heredabilidad en el estudio genético de los caracteres métricos es su papel predictivo, que expresa la confiabilidad del valor fenotípico como indicación del valor reproductivo, es decir, el grado de correspondencia entre los valores fenotípico y reproductivo. Pueden medirse los valores fenotípicos de los individuos, pero el valor reproductivo es lo que determina su influencia en la siguiente generación (Falconer, 1996).

Es importante darse cuenta que la heredabilidad no es una propiedad del carácter únicamente, sino que también lo es de la población y circunstancias ambientales a las que están sujetos los individuos. Puesto que el valor de la heredabilidad depende de la magnitud de todos los componentes de la varianza, un cambio en cualquiera de estos le afectará (Falconer, 1996).

Se espera que las poblaciones pequeñas mantenidas por un tiempo lo bastante grande como para que haya ocurrido una cantidad apreciable de fijación, muestren heredabilidades más bajas que las poblaciones grandes. De este modo, siempre

que se mencione un valor para la heredabilidad de un carácter dado debe sobreentenderse que se refiere a una población particular que se desarrolla bajo condiciones particulares también. Los valores encontrados en otras poblaciones bajo otras circunstancias, tendrán valores que se acercarán a aquel en mayor o menor grado si la estructura de la población y las condiciones ambientales son más o menos las mismas (Falconer, 1996).

Se han hecho muchas determinaciones de la heredabilidad para una gran cantidad de caracteres, principalmente en animales y plantas. Las heredabilidades no pueden estimarse fácilmente con gran precisión y la mayor parte de las estimaciones tienen errores estándar bastante grandes. Diferentes estimaciones del mismo carácter en el mismo organismo muestran un amplio rango de variación, algunos de los cuales muestran diferencias reales entre las poblaciones o las condiciones bajo las cuales fueron estudiadas. Sin embargo, dentro del rango de errores de muestreo, las estimaciones tienden a ser similares en las diferentes poblaciones (Falconer, 1996).

A pesar de la carencia de precisión es claro que las heredabilidades difieren grandemente de acuerdo con el atributo a estudiar (Falconer, 1996). Según Falconer (1996) la heredabilidad en sentido estricto se define como el cociente de la varianza genética aditiva sobre la varianza fenotípica:

$$h^2 = \sigma^2_A / \sigma^2_P$$

El habitual símbolo h^2 representa la heredabilidad en sí y no a su cuadrado.

4.4.5 Parecido entre parientes

El grado de parecido proporciona el medio para estimar la cantidad de varianza aditiva. La medición del grado de parecido entre parientes se basa en la partición de la varianza fenotípica, en componentes correspondientes a la agrupación de los

individuos en familias. Estos componentes pueden ser estimados directamente usando los valores fenotípicos y por esta razón se denominan componentes observables de la varianza fenotípica y se denota con el símbolo σ^2 (Falconer, 1996).

Por medio del análisis de varianza, se puede partir la varianza observada total en dos componentes, entre y dentro de grupos. El componente entre grupos es la varianza de las medias “verdaderas” de los grupos alrededor de la media de la población y el componente dentro de grupos es la varianza de los individuos alrededor de la media de su propio grupo. La verdadera media de un grupo es la media que se tendría si fuera estimada sin error con un número muy grande de individuos (Falconer, 1996).

Se supondrá que la población está en equilibrio Hardy-Weinberg y todos los pares se aparean al azar con respecto al carácter en consideración (Falconer, 1996).

4.4.6 Medios hermanos

Los medios hermanos son individuos que tienen un progenitor común y el otro progenitor diferente. Por tanto, un grupo de medios hermanos es la progenie de un individuo apareado al azar y que tiene un descendiente con cada pareja. En esta forma el valor genotípico medio del grupo de medios hermanos es por definición la mitad del valor reproductivo del progenitor común. La covarianza es la varianza de las medias de los grupos de medios hermanos y en consecuencia es, la varianza de la mitad de los valores reproductivos de los progenitores comunes, esto es, un cuarto de la varianza aditiva:

$$COV_{(HS)} = V_{1/2A} = 1/4V_A$$

4.4.7 Estimación de la heredabilidad

El propósito principal del análisis es el cálculo de la varianza genética aditiva, para calcular el valor de la heredabilidad.

Como ya se ha mencionado, la medición del grado de parecido entre parientes se basa en la partición de la varianza fenotípica, en componentes correspondientes a la agrupación de los individuos en familias. Según Falconer (1996) se considera la varianza entre las medias de familias de medios hermanos igual a $\frac{1}{4}$ de la varianza aditiva; por lo tanto, $\sigma_{fam}^2 = \frac{1}{4} \sigma_A^2$.

El valor de σ_{fam}^2 se puede calcular por medio de programas estadísticas como el SAS con el PROC VARCOMP que estima los componentes de varianza. Se despeja σ_A^2 de la fórmula y se sustituye el valor de σ_{fam}^2 como sigue:

$$\sigma_A^2 = 4 * \sigma_{fam}^2$$

En general, mientras más cercano es el parentesco, más precisa es la estimación.

Un análisis de este tipo arroja valores que varían de 0 a 1, siendo 0 heredabilidad nula y encontrándose en poblaciones altamente endogámicas con ninguna variación genética, mientras que el valor 1 representa heredabilidad máxima y se espera para un carácter sin variancia del medio ambiente en una población con polinización abierta, donde toda la variación genética es aditiva (Frankham et ál. 2002 en Adolfo, 2007).

4.4.8 Grado de diferenciación genotípica: Q_{ST}

El término fue acuñado por Spitze (1993) haciendo referencia a la diferencia observada en los rasgos cuantitativos por efecto de la evolución fenotípica dentro

de las poblaciones en su trabajo "Population Structure in *Daphnia obtusa*: quantitative genetic and allozymic variation".

Según Spitze (1993) el grado de diferenciación genética está representado como la proporción de varianza que hay entre poblaciones.

$$Q_{ST} = \sigma^2_B / (\sigma^2_B + 2 \sigma^2_w)$$

Donde:

Q_{ST} = Grado de diferenciación genética

σ^2_B = Varianza entre poblaciones

σ^2_w = Varianza dentro de poblaciones

Los coeficientes de diferenciación de poblaciones que se utilizan con caracteres cuantitativos son los Q_{ST} y son equivalentes a los F_{ST} en marcadores moleculares (Merila y Crnokrak 2001 en Adolfo, 2007).

4.4.9 Diseño experimental

La cuestión del diseño del experimento concierne al número de individuos por familia. El número total de individuos que pueden ser medidos, está limitado por espacio, trabajo o costo. Debido a eso, al incrementar el número de individuos por familia se reduce el número de familias (Falconer, 1996). Se debe decidir, por lo tanto, la conveniencia de usar muchas familias con pocas repeticiones en el experimento, o pocas familias con muchas repeticiones, dependiendo de las condiciones estructurales, tecnológicas y económicas del experimentador.

4.4.10 Escala

El punto a analizar es si los datos crudos deben ser transformados a otra escala antes que sean sujetos a análisis o interpretación. Una transformación de escala significa la conversión de las unidades originales en logaritmos, recíprocos o alguna otra función, de acuerdo a lo que sea más apropiado para el propósito para el cual van a ser usados los datos (Falconer, 1996).

En general se tienen tres razones principales para hacer una transformación a otra escala: 1) hacer normal a la distribución; 2) hacer a la varianza independiente de la media; y 3) eliminar o reducir las interacciones no aditivas. La transformación logarítmica, la cual convierte una escala aritmética en una geométrica, es la más común y útil (Falconer, 1996).

La relación entre la cantidad de variación y la media, la cual determina el grado de desviación de la normalidad, se expresa en mejor forma como el coeficiente de variación, es decir, el cociente de la desviación estándar sobre la media, frecuentemente multiplicado por 100 para expresarlo como porcentaje (Falconer, 1996).

Los procedimientos estadísticos que no se basan en forma estricta en la distribución normal, tal como el análisis de varianza, pueden ser llevados a cabo con los datos no transformados cuando el coeficiente de variación no esté por arriba del 20%. Las transformaciones a otras escalas también son menos necesarias cuando el coeficiente de variación es bajo que cuando es alto (Falconer, 1996).

V Método

El experimento se estableció en el invernadero de Genética y Ecología Vegetal del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR) Unidad Oaxaca, ubicado en la población de Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca.

5.1 Sistema de estudio

Amelanchier denticulata es una especie de la familia Rosaceae relativamente común, sobre todo en ambientes perturbados de matorrales, pastizales y de bosques de encino y/o pino, debido a esto no se le considera en peligro de extinción. Se distribuye desde el centro de México hasta Guatemala. En México se han encontrado poblaciones de esta especie en los estados de Aguascalientes, San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Jalisco, México D.F., Puebla, Tlaxcala, Veracruz, Oaxaca y Chiapas. La presencia de flores y frutos se ha registrado en los meses de abril a diciembre (Rzedowski y Calderón, 2005).

Se revisaron los ejemplares de *A. denticulata* depositados en el Herbario del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca (CIIDIR), encontrando que la floración de esta especie en el estado de Oaxaca se ha registrado en los meses de mayo a julio.

5.2 Trabajo de campo

Se realizaron salidas exploratorias de julio a octubre de 2007 a tres regiones del estado de Oaxaca, Mixteca Oaxaqueña, Valles Centrales y Sierra Norte. Los municipios visitados fueron Santo Domingo Yanhuitlán y Santiago Tejupan en la Mixteca Oaxaqueña, San Pablo Huitzo, Santa Ana del Valle y Teotitlán del Valle

en Valles Centrales, Ixtlán de Juárez en Sierra Norte. De acuerdo con la presencia de floración se eligieron cuatro poblaciones pertenecientes a los municipios de Santo Domingo Yanhuitlán, San Pablo Huitzo, Santa Ana del Valle y Teotitlán del Valle.

5.2.1 Colecta de frutos y extracción de semillas

La colecta de frutos se realizó de octubre a noviembre de 2007. Los individuos se eligieron completamente al azar, cosechando los frutos presentes en cada individuo y se guardaron en bolsas de papel. El fruto de *A. denticulata* es un pomo, la consistencia es pegajosa y la semilla pequeña, por lo que la extracción de semillas se realizó a mano, se dejaron secar a la sombra y se depositaron en tubos viables con rosca, para su posterior tratamiento. Las semillas se sometieron a un proceso de estratificación, el cual consistió en colocarlas dentro de un refrigerador a una temperatura constante de 4 °C durante 21 días, según recomendaciones de Cruz-Cruz (2005).

5.3 Actividades dentro del invernadero

El experimento se realizó en condiciones de invernadero. El arreglo de las plantas se hizo de manera aleatoria para evitar sesgos en los resultados por efecto del ambiente.

5.3.1 Preparación de sustrato y siembra

El sustrato se preparó mezclando 3 partes de tierra de monte por 1 de yucuela (o tierra lama), se mezcló cuidadosamente hasta obtener una mezcla lo más homogénea posible, se humedeció y se llenaron bolsas de polietileno de 12 cm X 12 cm. La siembra se realizó el 09 de febrero de 2008. Se depositaron 4-5 semillas por de cada planta materna directamente en las bolsas a una profundidad

promedio de 2 cm. Se sembró la totalidad de semillas obtenidas de cada individuo para obtener el mayor número de germinaciones posibles.

5.3.2 Riegos y germinación

Los riegos se realizaron en intervalos de dos días, manteniendo húmedo el sustrato y proporcionando la misma cantidad de agua para cada bolsa. La germinación se obtuvo el 28 de febrero de 2008 para las poblaciones de Teotitlán del Valle, Yanhuitlán y Huitzo. Para la población de Santa Ana del Valle, la germinación se obtuvo el 16 de abril de 2008.

5.3 Material genético

El material genético proviene de cuatro poblaciones ubicadas en cuatro sitios con diferentes características ambientales (Tabla 2).

Tabla 2. Poblaciones de *A. denticulata* colectadas en el estado de Oaxaca.

Municipio	No de indiv colect	Altitud (msnm)	T (°C)	PP (mm)	Tipo de vegetación
Teotitlán del Valle	30	1860	20.3	550	Selva Baja Caducifolia y Chaparrales
Santo Domingo Yanhuitlán	14	2140	14.8	600-700	Matorrales
San Pablo Huitzo	30	2017	20.3	600-700	Bosque de encino
Santa Ana del Valle	30	2200	20.3		Selva Baja Caducifolia

Los datos de localización, vegetación y climatológicos se tomaron de Cruz-Cruz (2005)

- a) Teotitlán del Valle se localiza en Valles Centrales, a una distancia de 31 kilómetros (30 minutos) de la ciudad de Oaxaca, pertenece al Distrito de Tlacolula, el sitio colectado se ubica a 1860 msnm. Se ubica en las faldas de la Sierra Juárez, en una pequeña planicie. El clima es templado parecido al de la Ciudad de Oaxaca, con una temperatura anual de 20.3 °C y una precipitación anual 550 mm. El suelo es del tipo cambisol cálcico y predomina la selva baja caducifolia y chaparrales (Cruz-Cruz, 2005). El sitio se observa relativamente conservado con una población de abundantes individuos. Se colectaron 30 individuos, los cuales se desarrollan en lugares cercanos a la carretera, y disminuyen conforme aumenta la densidad de la vegetación.
- b) Santo Domingo Yanhuitlán pertenece al distrito de Nochixtlán, Mixteca Alta, se localiza al noroeste con relación a la capital del estado, a una altura aproximada de 2,140 msnm, con una temperatura media anual de 14.8 °C y precipitación que varía de 600 a 700 mm. La mayor parte de la zona es montañosa. A lo largo de la Mixteca Oaxaqueña, alrededor del 80% de la superficie es montañosa, el 10% es de tierras montañosas escarpadas, y el 10% valles irregulares y estrechos (Spores, 1967, Romero et al. 1986 en Cruz-Cruz 2005). Los suelos son someros y la textura varía de arena, arcilla arenosa, franco, arcilla arenosa franco y arcilla. La vegetación corresponde al tipo matorral, con parches divididos por pronunciadas cárcavas. Según Cruz-Cruz (2001) en la Mixteca oaxaqueña, la cubierta vegetal es menor al 25 % en algunas zonas dispersas con parches de arbustos. Romero *et al.* (1986) declaró que la erosión es alta en un 59 % de la zona con una tasa de pérdida de suelo de más de 50 ton ha⁻¹año⁻¹. El clima en este municipio es sub-húmedo con lluvias en verano. En este sitio se colectaron 14 individuos las plantas madre se encontraron entre las pronunciadas cárcavas que caracterizan a este sitio (Figura --).

- c) San Pablo Huitzo se localiza en Valles Centrales, a una distancia aproximada a la capital del estado de 31 km, el sitio colectado se ubica a una altura aproximada de 2,017 msnm. La temperatura media anual es de 20.3 °C y una precipitación media anual que varía de 600 a 700 mm. La vegetación predominante es bosque de encino (Cruz-Cruz, 2005). No se observa perturbación aparente, no se observan sitios escarpados y/o exposición de roca madre. En este sitio se colectaron 30 individuos.
- d) Santa Ana del Valle pertenece al distrito de Tlacolula se localiza a 34 kilómetros al oriente de la ciudad de Oaxaca. La temperatura media anual es de 20.3 °C (Cruz-Cruz, 2005). La vegetación predominante es Selva Baja Caducifolia. Un sitio que muestra indicios de perturbación, pertenece a una zona que abarca grandes extensiones de tierras de cultivo. En este sitio se colectaron 30 individuos.

El número de individuos colectados fue determinado por la abundancia de individuos en cada sitio; cabe mencionar que, por las condiciones inaccesibles del sitio de Santo Domingo Yanhuitlán, no fue posible tener una muestra mayor.

5.4. Diseño experimental

Se realizó un trabajo de jardín común, todas las familias maternas de cada población se sometieron a condiciones de invernadero en donde las fluctuaciones ambientales afectan por igual a todos los individuos. La temperatura, la humedad, el tipo de sustrato fue el mismo para todos. Las muestras fueron distribuidas completamente al azar para evitar varianza ambiental y/o de interacción. El diseño experimental corresponde al de medios hermanos, definidos de esta forma por ser descendientes de una misma planta materna, aunque se desconoce la entidad paterna, el cual puede ser o no el mismo (Falconer, 1986). Por ser una planta de polinización abierta visitada por abejas suponemos que el sistema reproductivo es exogámico.

En total se obtuvieron 65 familias maternas, 7 plantas madre obtenidas de la población S1 con un total de 23 individuos, 10 plantas madre de la población Y2 con 28 individuos, 29 plantas madre de la población S3 con 358 individuos y 19 plantas madre de la población S4 con 51 individuos, con un total de 460 individuos analizados (Tabla 3).

Tabla 3. Número de familias e individuos por familia obtenido por población de *A. denticulata* en Oaxaca, México.

Población	No de familias (Plantas maternas)	No de individuos por familia
Teotitlán del Valle	7	23
Santo Domingo Yanhuitlán	10	28
San Pablo Huitzo	29	358
Santa Ana del Valle	19	51
Total	65	460

5.5 Toma de datos y software utilizado

Este proyecto se basó en el estudio de tres caracteres morfométricos de hojas: área foliar, tasa relativa de crecimiento y dentición, atributos que muestran diferencias en individuos de distintos sitios.

Los datos se tomaron a los 325 días a partir de la germinación para las poblaciones de Teotitlán del Valle, Yanhuitlán y Huitzo. La población de Santa ana del Valle se cosechó a los 310 días. El proceso consistió en defoliar las plantas, cortando las hojas desde la base y transportando en fresco al laboratorio para su procesamiento.

5.5.1 Área foliar

Para determinar el área foliar se utilizó el software Imagej 1.40g del National Institutes of Health, USA. Las imágenes obtenidas previamente fueron procesadas con este programa, el cual a partir de imágenes digitalizadas genera polígonos, en este caso correspondiente a cada hoja, además de una base de datos, en el cual cada valor (en cm^2) corresponde a un polígono.

Con estos datos se generó una base de datos con el área por hoja, se calculó la sumatoria total dividiendo entre el número total de hojas para obtener el promedio por hoja para cada individuo de las 65 familias expresadas en mm^2 para una mejor apreciación de los datos.

5.5.2 Tasa Relativa de Crecimiento

La Tasa de Relativa de Crecimiento (**TRC**) se obtuvo a partir de las hojas, mediante la fórmula:

$$TRC = (\log(\text{hojapr2}) - (\log(\text{hojapr1}) / T$$

Donde:

TRC = Tasa Relativa de Crecimiento en hojas

hojapr2 = Valores de hoja promedio para cada individuo al final de la cosecha.

hojapr1 = Valor de 1mm^2 para la primer hoja (no cotiledonaria) originada al germinar la semilla.

T = tiempo definido desde el momento de la germinación hasta la cosecha (*T final* – *T inicial*)

Las unidades para este atributo fueron de crecimiento foliar por día en $\text{mm}^2/\text{día}$.

5.5.3 Dentición

Para la obtención de estos datos se trabajó con los polígonos creados por ImageJ. Se utilizó CorelDraw para editar las imágenes, se crearon dos líneas en tamaño real sobre los polígonos, una vertical pasando por el centro de la base y el ápice, la otra horizontal a 1 cm de la base como se muestra en la figura. La separación de la base se realizó por dos razones, 1) Durante el experimento se observó que los dientes cercanos a la base de la hoja se pierden conforme estas van madurando, 2) La separación de 1 cm fue conveniente por la razón anterior y porque se utilizaron las primeras cinco hojas de la parte superior derecha de cada imagen correspondientes a las más grandes y maduras de cada individuo, contando la dentición en el cuarto superior derecho de cada hoja, sumando el total de dientes dividido entre 5 para obtener el número de dientes promedio (Figura 2).

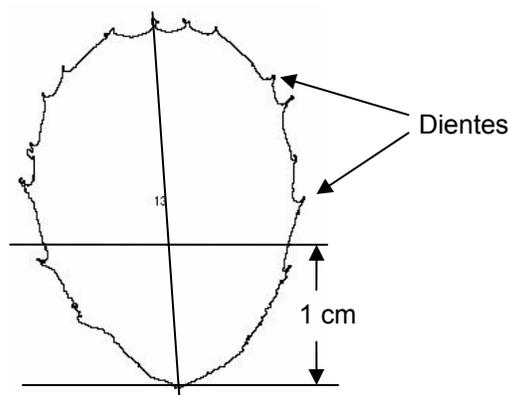


Figura 2. Número de denticiones del cuarto superior derecho de la hoja.

5.6 Normalización de datos

Se realizaron pruebas estadísticas con el paquete SAS con el PROC UNIVARIATE para analizar la normalidad de la distribución de los datos y en caso de que no fuera normal buscar alguna transformación para tratar de ajustarlos para su posterior análisis. Según Falconer (1996), la transformación logarítmica es la más común y útil para normalizar los datos; sin embargo, se deben tomar en

cuenta los valores de coeficiente de variación, kurtosis y asimetría. Valores cercanos a 0 en kurtosis y asimetría son indicadores de datos normalizados, para el caso de coeficiente de variación valores menores al 20% no necesita alguna transformación, si este valor es mayor al 20% los datos requieren ser normalizados.

Con estos antecedentes se determinó que los datos de *TRC* y dentición no requerían de transformación, en el primer caso porque en la fórmula se utilizaron logaritmos, en el segundo porque los valores de kurtosis y asimetría fueron muy bajos, con un coeficiente de variación menor al 7%. En el segundo caso, los valores de kurtosis y asimetría fueron muy bajos, con un coeficiente de variación menor al 19%.

Los datos originales de área foliar mostraron valores muy altos de kurtosis (>0.7), asimetría (>0.7) y coeficiente de variación mayor al 27 %. Para normalizar estos datos se transformaron a logaritmos con los que se corrigieron los tres valores (kurtosis = 0.05, asimetría = -0.24 y coeficiente de variación = 5.95%).

5.7 Análisis de datos

Para calcular los datos de medias, heredabilidad y coeficiente de variación (Q_{ST}), se utilizó el paquete estadístico SAS PROC VARCOMP para calcular las varianzas entre y dentro de poblaciones mediante un modelo mixto y uno fijo utilizando el estimador de máxima verosimilitud restringida (REML) que es el recomendado para obtener estimadores de varianzas.

5.7.1 Análisis de varianza y componentes de varianza

Los datos de área foliar, dentición y *TRC* se analizaron mediante el programa SAS con el PROC GLM para un diseño completamente aleatorio para 65 familias de un total de 4 poblaciones. El modelo del diseño fue:

$$Y_{ij} = \mu + P_i + f_j + e_{ji}$$

Donde

Y_{ij} = variable de respuesta

μ = media general

P_i = efecto de la *i*-ésima población

f_j = efecto de la *j*-ésima familia

e_{ji} = residual

El modelo se evaluó con el PROC GLM de SAS y se realizó una comparación de medias de las 4 poblaciones mediante la prueba de Tukey.

Con este modelo se calcularon los componentes de varianza utilizando el estimador de máxima verosimilitud restringida (REML) con el PROC VARCOMP de SAS, la población fue considerada efecto fijo y las familias como efecto aleatorio.

5.8 Cálculo de heredabilidad

El diseño utilizado fue el de medios hermanos (Falconer, 1996) y el propósito principal del análisis fué el cálculo de la varianza genética aditiva, para calcular el valor de la heredabilidad.

La fórmula para calcular la heredabilidad se define por:

$$h^2 = \sigma^2_A / (\sigma^2_A + \sigma^2_r)$$

Donde

σ^2_A = Varianza aditiva

σ^2_r = Varianza debida al ambiente (residual)

Se considera la varianza entre las medias de familias de medios hermanos igual a $1/4$ de la varianza aditiva; por lo tanto:

$$\sigma^2_{fam} = 1/4 \sigma^2_A$$

Donde

$1/4$ = coeficiente para un diseño de medios hermanos

σ^2_A = varianza aditiva

Mediante despeje se obtiene:

$$\sigma^2_A = 4 * \sigma^2_{fam}$$

El valor de σ^2_{fam} se obtuvo mediante el programa de SAS con el PROC VARCOMP que estima los componentes de varianza. Se despeja σ^2_A de la fórmula y se sustituye el valor de σ^2_{fam} obtenido:

$$\sigma^2_A = 4 * \sigma^2_{fam}$$

5.9 Cálculo del grado de diferenciación genética

En un segundo proceso el modelo se utilizó para calcular el grado de diferenciación genética (Q_{ST}) (Spitze, 1993) mediante el PROC VARCOMP de SAS, este procedimiento se trabajó bajo el supuesto que el efecto población es

aleatorio para poder calcular la varianza entre poblaciones y sustituir el valor en la fórmula:

$$Q_{ST} = \sigma^2_B / (\sigma^2_B + 2\sigma^2_W)$$

Donde

Q_{ST} = grado de diferenciación genética

σ^2_B = varianza entre poblaciones

σ^2_W = varianza dentro de poblaciones

VI Resultados

La variable que se sometió a proceso de normalización fue área foliar sacando el logaritmo de los datos. En las figuras 3, 4 y 5 se aprecia la distribución de los datos originales.

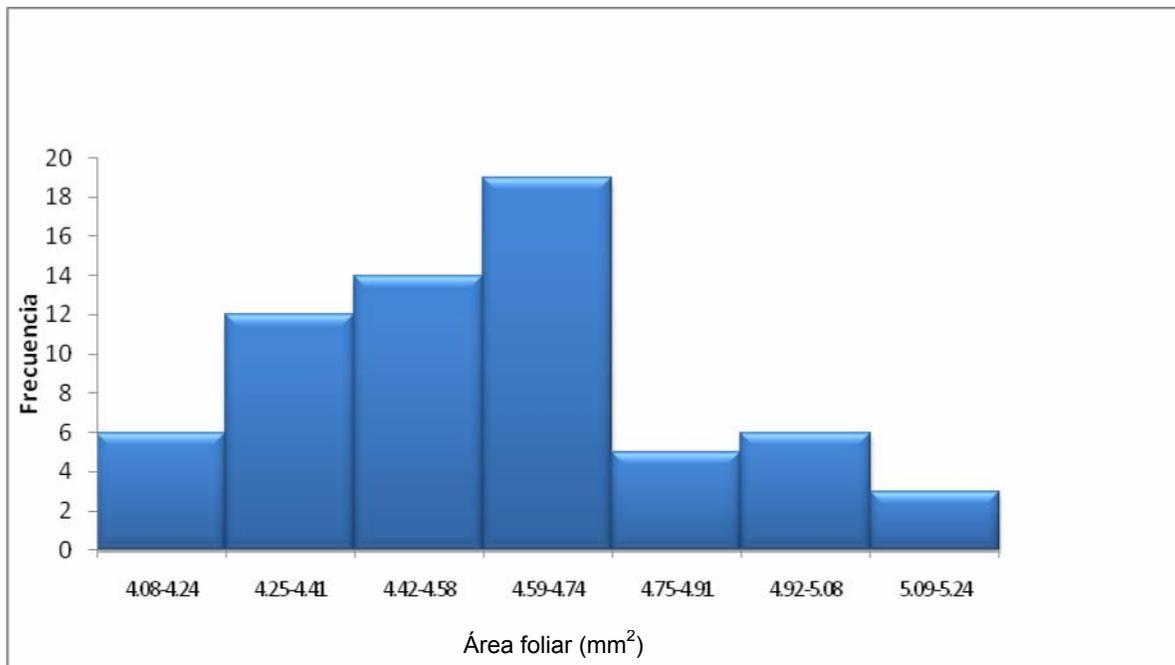


Figura 3. Distribución de datos originales de área foliar de *Amelanchier denticulata* en cuatro poblaciones del estado de Oaxaca.

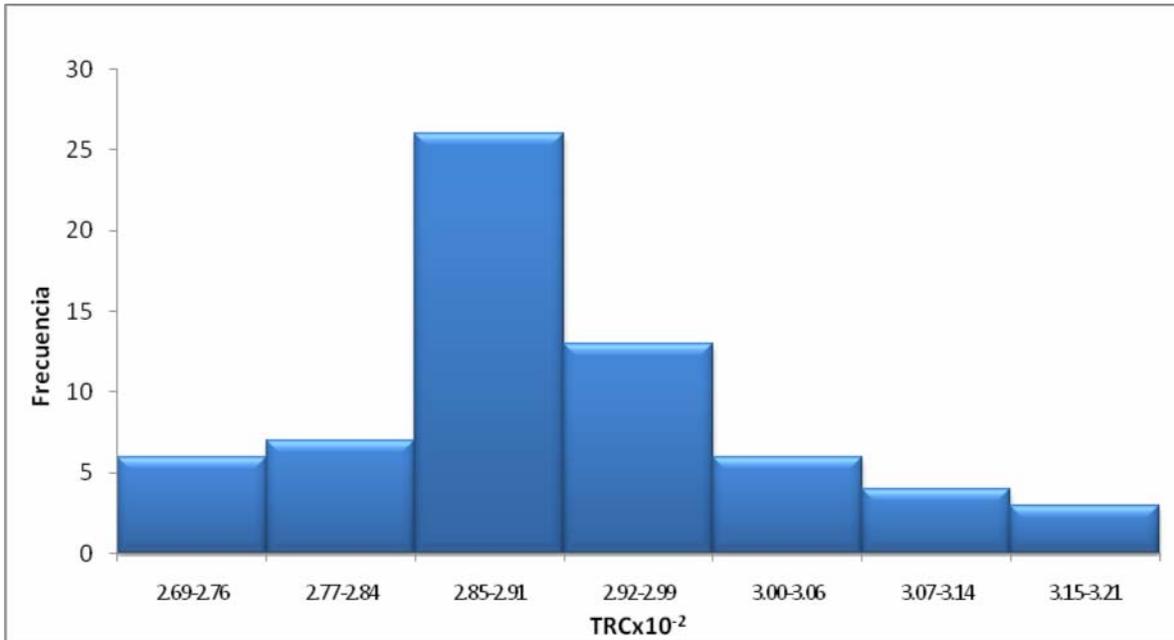


Figura 4. Distribución de de datos originales de la tasa relativa de crecimiento (TRC) en área foliar de *Amelanchier denticulata* en cuatro poblaciones del estado de Oaxaca.

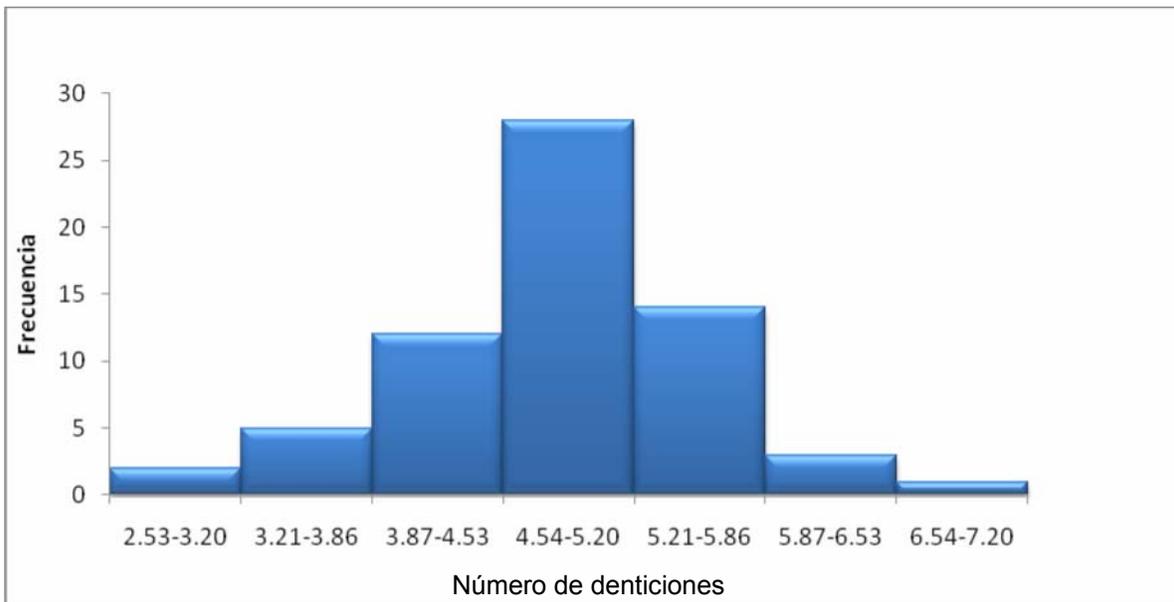


Figura 5. Distribución de datos originales del número de denticiones en un cuarto derecho superior de hojas de *Amelanchier denticulata* en cuatro poblaciones del estado de Oaxaca.

Nótese que la distribución de frecuencias de las variables TRC y dentición mostró una tendencia de una distribución normal, pero este no es el caso para la variable área foliar cuyos valores difieren de los valores aceptables para una distribución normal de datos. En la tabla 4 se muestran los datos estadísticos para esta variable, obtenidos mediante PROC UNIVARIATE de SAS:

Tabla 4. Atributos estadísticos de la distribución de datos originales del área foliar de plantas de *Amelanchier denticulata* en cuatro poblaciones del estado de Oaxaca bajo condiciones de invernadero.

Parámetro	Variable
	Hoja prom.
Media	103.62
Varianza	839.89
Asimetría	0.79
Coef. de variación	27.97%
Kurtosis	0.70
Error estándar	1.35

Estos valores muestran que el uso de datos originales de área foliar no era recomendable para el análisis, por lo que se sometieron a transformación para normalizar su distribución.

6.1 Estadística descriptiva de las poblaciones

Se presenta la estadística descriptiva de los datos con una distribución normal de las tres variables estudiadas.

En la tabla 5 se resumen los valores obtenidos mediante el PROC UNIVARIATE para el conjunto de datos obtenidos para cuatro poblaciones de *A. denticulata*:

Tabla 5. Valores estadísticos encontrados para tres variables morfométricas de hojas en cuatro poblaciones de *A. denticulata* del estado de Oaxaca.

Parámetro estadístico	Variable		
	loghojapr	TRC	dent
Media	4.60	0.03	4.77
Varianza	0.08	$3.77e^{-6}$	0.81
Desv. estándar	0.27	0.002	0.90
Asimetría	0.050	-0.27	-0.06
Coef. de variación (%)	5.95	6.71	18.88
Kurtosis	-0.25	-0.22	0.25
Error estándar	0.01	$9.1e^{-5}$	0.04

Nótese que los valores se encuentran entre los rangos aceptables para datos con distribución normal.

6.2 Comparación de medias

Los datos que se muestran en la tabla 6 se obtuvieron con el PROC GLM de SAS, se utilizó el cuadrado medio tipo III para la prueba de hipótesis.

Para la variable área foliar los valores de las medias entre poblaciones muestran diferencias en el tamaño de la hoja, siendo la población de Teotitlán del Valle la que presenta el valor más grande y Santa Ana del Valle el más pequeño (Tabla 6).

Tabla 6. Medias obtenidas con PROC GLM para la variable log área foliar para cuatro poblaciones de *A. denticulata* en Oaxaca.

Población	Media
S1	4.96
Y2	4.72
S3	4.60
S4	4.40

Para la variable **TRC** los valores de las medias entre poblaciones son muy parecidas (Tabla 7).

Tabla 7. Medias obtenidas con PROC GLM para la variable TRC para cuatro poblaciones de *A. denticulata* en Oaxaca.

Población	Media (día ⁻¹)
S1	0.028
Y2	0.029
S3	0.029
S4	0.029

Para la variable dentición los valores de las medias entre poblaciones muestran diferencias detectables (Tabla 8).

Tabla 8. Medias obtenidas con PROC GLM para la variable dentición para cuatro poblaciones de *A. denticulata* en Oaxaca.

Población	Media
S1	5.75
Y2	5.07
S3	4.68
S4	4.79

Los caracteres que presentaron mayor diferencia entre medias poblacionales fueron área foliar y dentición. Las diferencias en los valores de las medias poblacionales sugieren diferencias entre las poblaciones, aunque no se conoce la naturaleza de estas.

6.2.1 Prueba de Tukey

Después de analizar las medias para las tres variables se encontraron diferencias entre poblaciones para las variables área foliar y dentición. Para evaluar estas diferencias se realizó una prueba de Tukey para estas dos variables que hace una comparación simultánea de todas las poblaciones en todas las combinaciones posibles, para determinar qué poblaciones son diferentes entre sí, con un grado de confianza del 95%. Los pares de poblaciones que son significativamente diferentes se indican con ***.

Tabla 9. Prueba de Tukey para la variable área foliar, el método muestra con *** las diferencias significativas entre los pares de poblaciones comparadas, con un grado de confianza del 95%.

Comparación	Resultado
S1 - S3	***
S1 - S4	***
Y2 - S1	
Y2 - S3	
Y2 - S4	***
S3 - S1	***
S3 - Y2	
S3 - S4	***
S4 - S1	***
S4 - Y2	***
S4 - S3	***

De acuerdo con la tabla 9 se construyó un diagrama para ilustrar las diferencias entre las poblaciones para la variable área foliar:

— ————
 S4 S3 Y2 S1

Según este diagrama la población de Santa Ana del Valle muestra mayores diferencias con respecto a las otras tres.

Tabla 10. Prueba de Tukey para la variable dentición, el método muestra con *** las diferencias significativas entre los pares de poblaciones comparadas, con un grado de confianza del 95%.

Comparación	Resultado
S1 - Y2	
S1 - S4	
S1 - S3	***
Y2 - S1	
Y2 - S4	
Y2 - S3	
S4 - S1	
S4 - Y2	
S4 - S3	
S3 - S1	***
S3 - Y2	
S3 - S4	

De acuerdo con la tabla 10 se construyó un diagrama para ilustrar las diferencias entre las poblaciones para la variable dentición:

—————
 ————
 S3 S4 Y2 S1

Según este diagrama la población de Huitzo es significativamente diferente de la población de Teotitlán del Valle.

La finalidad de esta prueba es determinar si existen diferencias significativas a nivel de medias poblacionales para las variables estudiadas. En el caso de la variable *TRC* no hubo diferencias significativas.

6.3 Variabilidad genética

Los resultados de los apartados anteriores han mostrado diferencias entre las poblaciones, lo cual es evidencia de la variabilidad genética existente entre poblaciones.

6.3.1 Heredabilidad

Se calcularon las varianzas aditivas y se multiplicaron por un factor de 4 correspondientes a un diseño de medios hermanos y a partir de estas se determinaron las heredabilidades para cada variable analizada.

6.3.1.1 Área foliar

En la tabla 11 se muestran los valores de σ^2_{fam} , $\sigma^2_{residual}$ (debida al ambiente), σ^2_A y el valor de h^2 calculada para la variable área foliar.

Tabla 11. Valores de heredabilidad en sentido estrecho para la variable área foliar en cuatro poblaciones de *A. denticulata* en Oaxaca.

Población	σ^2_{fam}	$\sigma^2_{residual}$	σ^2_A	h^2
Teotitlán del Valle	05.50x10 ⁻³	0.061	0.022	0.26
San Pablo Huitzo	23.14 x10 ⁻³	0.049	0.093	0.65
Santa Ana del Valle	0	0.045	0	0
Yanhuitlán	08.72 x10 ⁻³	0.052	0.035	0.40

Siguiendo la clasificación que menciona Manjarrez *et al.* (2008), la población de San Pablo Huitzo reflejó una alta heredabilidad para la variable área foliar, con un 65 % de determinación genética para el carácter. Las poblaciones Yanhuitlán y Teotitlán del Valle mostraron una heredabilidad intermedia con un 40 % y 26 % respectivamente. La población de Santa Ana del Valle mostró una heredabilidad

nula o no detectable; sin embargo, es importante mencionar que la heterogeneidad de los valores sugiere diferencias genéticas entre las poblaciones para la misma variable.

6.3.1.2 Tasa Relativa de Crecimiento

En la tabla 12 se muestran los valores de σ^2_{fam} , $\sigma^2_{residual}$ (debida al ambiente), σ^2_A y el valor de h^2 calculada para la variable *TRC*.

Tabla 12. Valores de heredabilidad en sentido estrecho para la variable *TRC* en cuatro poblaciones de *A. denticulata* en Oaxaca.

Población	σ^2_{fam}	$\sigma^2_{residual}$	σ^2_A	h^2
Teotitlán del Valle	0	2.39×10^{-6}	0	0
San Pablo Huitzo	4.13×10^{-7}	3.27×10^{-6}	1.65×10^{-6}	0.34
Santa Ana del Valle	0	3.41×10^{-6}	0	0
Yanhuitlán	0	6.05×10^{-6}	0	0

Los resultados de la tabla 12 muestran que las heredabilidades para las poblaciones de Teotitlán del Valle, Santa Ana del Valle y Yanhuitlán fueron nulas o no detectables. La población de San Pablo Huitzo mostró una heredabilidad media para la variable *TRC*, con un 34 % de determinación genética para el carácter.

Los valores de heredabilidad en este carácter sugieren que no hay diferencias significativas o no son detectables entre las poblaciones para este carácter (muy relacionado con la aptitud).

6.3.1.3 Dentición

En la tabla 13 se muestran los valores de σ^2_{fam} , $\sigma^2_{residual}$ (debida al ambiente), σ^2_A y el valor de h^2 calculada para la variable dentición.

Tabla 13. Valores de heredabilidad en sentido estrecho para la variable dentición en cuatro poblaciones de *A. denticulata* en Oaxaca.

Población	σ^2_{fam}	$\sigma^2_{residual}$	σ^2_A	h^2
Teotitlán del Valle	0	0.651	0	0
San Pablo Huitzo	0.370	0.536	1.432	0.73
Santa Ana del Valle	0.046	0.789	0.184	0.19
Yanhuitlán	0.036	0.420	0.146	0.26

Los resultados de la tabla 13 muestran que la población de San Pablo Huitzo reflejó una alta heredabilidad para la variable dentición, con un 73 % de determinación genética para el carácter. La población de Yanhuitlán mostró una heredabilidad media con un 26 %. La población de Santa Ana del Valle mostró una baja heredabilidad con un 19 %. La población de Teotitlán del Valle mostró una heredabilidad nula o no detectable. La heterogeneidad de los valores sugiere diferencias genéticas entre las poblaciones para la misma variable.

En la tabla 14 se resumen los valores de heredabilidad para las 4 poblaciones para los tres parámetros estudiados en este trabajo. Se detectó diferencias en los valores de heredabilidades entre poblaciones para la variable área foliar y dentición, no así para la Tasa Relativa de Crecimiento que fue la variable con los valores más bajos.

Tabla 14. Valores de heredabilidad en sentido estrecho para las variables área foliar, TRC y dentición en cuatro poblaciones de *A. denticulata* en Oaxaca, México.

Población	Valores de heredabilidad		
	Área foliar	TRC	Dentición
Teotitlán del Valle	0.26	0	0
San Pablo Huitzo	0.65	0.34	0.73
Santa Ana del Valle	0	0	0.19

Valle			
Yanhuitlán	0.40	0	0.26
Media	0.33	0.08	0.29
Desv std	0.24	0.15	0.27
err std	0.14	0.08	0.15

En la tabla 14 se observa que la población de Huitzo muestra los valores más altos de heredabilidad para las tres variables estudiadas. Es evidente que los valores muestran variación lo que sugiere la existencia de variabilidad genética entre poblaciones.

6.3.2 Grado de diferenciación genética: Q_{ST}

El cálculo se realizó con el PROC VARCOMP de SAS mediante REML que en los últimos años ha sido el más preciso para estimar parámetros genéticos (León, 2004). Cabe mencionar que en este procedimiento se llevó a cabo bajo el supuesto que tanto las poblaciones como las familias son de efectos aleatorios para poder calcular la varianza poblacional que se requiere en la fórmula. En la tabla 15 se muestran los valores obtenidos para las tres variables:

Tabla 15. Valores de Q_{ST} para las variables área foliar, TRC y dentición en cuatro poblaciones de *A. denticulata* en Oaxaca, México.

Variable	Q_{ST}
Área foliar	0.65
Tasa Relativa de Crecimiento (TRC)	0.02
Dentición	0.28

Según los datos de la tabla 15 se detectó diferenciación genética entre las poblaciones para el área foliar, esto debido a los altos valores de varianza entre poblaciones, seguido de la variable dentición que presenta un valor considerado como medio. La TRC presenta un valor bajo. Las variables área foliar y dentición

apoyan la hipótesis que las cuatro poblaciones estudiadas de *A. denticulata* están diferenciadas genéticamente.

VII. Discusión

Los resultados de este estudio muestran evidencia de variabilidad genética dentro y entre poblaciones estudiadas de *Amelanchier denticulata*. La primer evidencia que apoyó esta hipótesis fueron los valores de las medias poblacionales para cada caracter, especialmente el área foliar y la dentición que mostraron diferencias notables en sus valores, no así para la tasa relativa de crecimiento. Los resultados sugieren diferencias entre las poblaciones por lo menos a nivel de medias.

La prueba de Tukey mostró diferencias en área foliar y dentición entre las poblaciones estudiadas, pero no así en TRC. Los resultados sugieren una especialización de las poblaciones a las diferentes condiciones ambientales que prevalecen en cada sitio y evidenciando una posible diferenciación genética.

La población de Huitzo presentó los valores más altos de heredabilidad en los tres caracteres estudiados, lo que significa que su fenotipo tiene un importante componente genético y por ende un importante potencial evolutivo para estos atributos. La población que le sigue en valores altos de heredabilidad fue Yanhuitlán. En una situación en que se tuviera que decidir por conservar una población de *A. denticulata* los valores de heredabilidad serían un criterio fundamental para decidir priorizar la conservación de la población de San Pablo Huitzo dejando en último lugar la población Santa Ana del Valle por su bajos valores de heredabilidad.

Estos resultados sugieren que las poblaciones de Huitzo y Yanhuitlán tienen mayor potencial en programas de conservación incluso de mejoramiento genético, no así las poblaciones de Santa Ana y Teotitlán del Valle que por sus bajos valores de heredabilidad es posible que su uso en este tipo de programas no tuviera éxito.

Es posible que los bajos valores de variabilidad genética de la población de Santa Ana del Valle se deba a que es una población pequeña y se encuentra en un sitio en que la roza y quema son frecuentes, por encontrarse en una zona agrícola, lo que pudo haber influido en sus propiedades genéticas disminuyendo su variabilidad. En el caso de la población de Teotitlán del Valle es posible que el pastoreo sea una de las razones por las cuales los individuos de la población se ven afectados, ya que durante las observaciones de campo se encontraron pastores con ganado vacuno en el área de estudio.

Las heredabilidades más altas se encuentran en los caracteres área foliar y dentición, lo cual es consistente con las diferencias foliares observadas en campo. Esto sugiere que las variaciones fenotípicas tienen un importante componente genético. La variación detectada entre poblaciones en estos dos atributos y sus valores de heredabilidad sugiere que diferentes condiciones ambientales favorecen distintos fenotipos y que estas diferencias son el resultado de la acción de la selección natural, como lo mencionan Schimper 1898 en Givnish (1979), Castillo (2003) y Farji-Brener (2002) sobre el tamaño, el grosor y el margen de las hojas. Falconer (1996) menciona que los caracteres que están conectados más cercanamente con la aptitud reproductiva reflejan heredabilidades más bajas que aquellos que están menos relacionados con la aptitud natural. En el caso de la *TRC* por ser una variable estrechamente relacionada con la aptitud reproductiva es lógico que muestre valores bajos o no detectables.

Se detectó una gran diferenciación genética entre las cuatro poblaciones estudiadas, particularmente para área foliar, seguida de dentición, lo que sugiere una diferenciación fenotípica entre las poblaciones y una especialización de hábitat por efecto de selección diferencial particularmente para la variable área foliar. No se detectó variación genética entre poblaciones en la tasa de crecimiento lo que sugiere que la selección natural actúa similarmente en los cuatro sitios estudiados.

Finalmente, es importante mencionar que los resultados se obtuvieron bajo condiciones de invernadero; es decir, un ambiente común para reducir la varianza ambiental considerada como una fuente de error (Falconer, 1996), con familias provenientes de cuatro sitios diferentes (descritos anteriormente) bajo el supuesto de una distribución normal y con descendencia producto de fecundación cruzada, por lo que en valores encontrados en otras poblaciones bajo otras circunstancias se acercarán más a los obtenidos en este estudio, mientras más parecidas sean las condiciones ambientales y poblacionales en que se obtengan.

VIII Conclusión

En el presente estudio se estimó la variabilidad genética de cuatro poblaciones de *A. denticulta* mediante el estudio de los parámetros cuantitativos área foliar, tasa relativa de crecimiento y dentición.

Se determinó que las poblaciones de Huitzo y Yanhuitlán son variables genéticamente, no así la población de Santa Ana y Teotitlán del Valle.

Los resultados indican que existen diferencias genéticas dentro y entre poblaciones.

Los valores más altos de heredabilidad se obtuvieron para área foliar y dentición.

Las cuatro poblaciones estudiadas poseen un alto grado de diferenciación genética en las variables área foliar y dentición. En la variable TRC el grado de diferenciación es bajo.

Los valores de heredabilidad en las poblaciones de San Pablo Huitzo y Yanhuitlán indican la existencia de una alta varianza aditiva y por ende, alta habilidad para responder a la selección natural.

IX Recomendaciones

Este estudio es un primer acercamiento al análisis de la variabilidad genética en poblaciones de *A. denticulata*, pero sus resultados pueden ser útiles para tomar decisiones en relación a su conservación y a la implementación de programas de mejoramiento genético.

La variabilidad genética detectada en dos de las cuatro poblaciones de *A. denticulata* son motivos suficientes para sugerir tomar medidas para conservarlas dada la importancia que esta tiene en el medio ambiente, como la retención de suelo (observaciones de campo); sin embargo en una caso muy difícil, la principal población que se recomienda conservar es la de San Pablo Huitzo que mostró los valores más altos de varianza genética aditiva y por lo tanto de heredabilidad en sentido estricto en los tres caracteres estudiados. En términos de conservación y/o mejoramiento genético esta sería la mejor opción.

Literatura citada

- ADOLFO, B. J. G. 2007. Diversidad genética en poblaciones de *Swietenia macrophylla* King (Meliaceae) en Costa Rica y Bolivia. Tesis de Maestría. CATIE. 88 p.
- CASTILLO, M. H. 2003. Introducción a la fitogeografía. Editorial del cardo. Biblioteca virtual universal.
- CHALLENGER, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. CONABIO. Instituto de Biología. Sierra Madre. 847 p.
- CURTIS, H. Y N., S. BARNES. 1993. Biología. Quinta edición. Editorial Médica Panamericana. 1199 p.
- ETTERSON, J. R. 2004. Evolutionary potencial of *Chamaecrista fasciculata* in relation to climate change. II. Genetic architecture of three populations reciprocally planted along an environmental gradient in the great plains. *Evolution*. 58(7). pp 1459-1471.
- FALCONER, D.S. 1996. Introduction to quantitative genetics. Fourth edition. PEARSON Prentice Hall. 464 p.
- FARJI-BRENER, A. G.; VALVERDE, O.; PAOLINI, L.; LA TORRE, M. A.; QUINTERO, E.; BONACCORSO, E.; ARNEDO, L. y VILLALOBOS, R. 2002. Función del acumen en las hojas y su distribución vertical en un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 50(2): 561-567.
- FRANCO, L. J.; DE LA CRUZ, A. G.; CRUZ, G. A.; CRUZ, G. A.; ROCHA, R. A.; NAVARRETE, S. N.; FLORES, M. G.; KATO, M. E.; SÁNCHEZ, C. S.; ABARCA, A. L. G.; BEDIA, S. C. M. 1998. Manual de ecología. Ed. Trillas. 266 p.
- GIANOLI, E. 2004. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. En CABRERA, H. M. Fisiología ecológica en plantas: Mecanismos y Respuestas a Estrés en

- los Ecosistemas. Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile. pp. 13-25.
- GIVNISH, T. J. 1979. On the adaptive significance of leaf form. *In* O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, and P. H. Raven [eds.]. Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York, USA. pp. 375–407.
- LEÓN, E. 2004. Métodos de estimación de componentes de varianza en poblaciones: una reseña histórica. *Revista computalizada de producción Porcina*. Vol 11 (1): 23-37.
- MANJARREZ, S. M.; RODRIGUEZ, H. S. A.; GÓMEZ, M. N. O.; MORENO, M. E.; VÁSQUEZ, B. M. E.; ZAMORA, V. V. M. y LÓPEZ, B. A. 2008. Aptitud combinatoria para calidad de semillas de maíces normales y de alta calidad de proteína. *Rev. Fitotec. Mex.* Vol. 31 (2): 125-131.
- MARCUCCI, P. S.; ACUÑA, C.; TORALES, S.; ZELENER, N.; PATHAVER, P. y LÓPEZ, G. s/f. En huertos semilleros de especies de *Eucalyptus*: Evaluación de la Variabilidad Genética. *idiaXXI*. pp. 180-184.
- OYAMA, K. Y F., ESPINOZA. 1986. La importancia de la coevolución: Herbívoros y plantas ¿cómo interactúan?. Instituto de Biología. UNAM. CIENCIAS. pp. 38-46.
- RAMÍREZ, L. Y B, EGAÑA. 2003. Guía de conceptos de genética cuantitativa. Universidad Pública de Navarra. Versión electrónica.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. 432 p.
- RZEDOWSKI, J. Y CALDERÓN, G. 2005. ROSACEAE. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes Fascículo 135*. 163 p.
- RZEDOWSKI, C. G. Y J., RZEDOWSKI. 1979. *Flora fanerogámica del Valle de México*. CECSA. 405 p.
- RZEDOWSKI, C. G. Y J., RZEDOWSKI. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*. CONABIO. IE. 1406 p.

- STORFER, A. 1996. Quantitative genetics: a promising approach for the assessment of genetic variation in endangered species. PERSPECTIVES. Vol. II. pages 343-347.
- SPITZE, K., 1993. Population structure in *Daphnia obtusa*: quantitative genetic and allozymic variation. *Genetics* 135: 367–374.
- TRUJILLO, A. S. Y R. F. DEL CASTILLO. Electroforesis de proteínas: el rastreo genético de poblaciones y especies. *Conversus*. 2003. núm. 17. pp 16-22.