

**PATRONES GENÉTICO-POBLACIONALES A NIVEL GEOGRÁFICO Y
AMBIENTAL PARA *Quercus humboldtii* BONPL. EN LOS ANDES
COLOMBIANOS**

**Hernando Rodríguez-Correa
Candidato a Biólogo
Universidad del Quindío**

RESUMEN

Quercus humboldtii es considerada una especie de atención prioritaria debido a su valor biológico y socioeconómico. Por tal motivo varios autores han aportado hacia una caracterización genético poblacional a través de los Andes colombianos, dichos estudios consideran la estructura y diversidad genética de la especie, independiente de las condiciones geográficas y climáticas que las caracterizan. Por medio de pruebas de Mantel, pruebas Kolmogorov-Smirnov, predicción de la distribución potencial y descripción de la distribución de la diversidad genética y número de alelos promedio en las poblaciones evaluadas, se pretende determinar la presencia de patrones genético-poblacionales a nivel geográfico y climático. Algunas variables como la temperatura anual promedio, estacionalidad de la temperatura y temperaturas promedio por cuartos, parecen influir en la distribución de las frecuencias alélicas en las poblaciones. Fluctuaciones en las condiciones climáticas desde las épocas glaciales e interglaciales a las que ha estado sometido el roble desde su llegada a Sudamérica, pueden haber generado cambios a través de las poblaciones en términos genéticos. Además, algunas variables como la estacionalidad de la precipitación y las temperaturas máximas y mínimas, limitan la producción de semillas y establecimiento de plántulas, lo cual pudo haber generado efectos importantes en el flujo de genes, número de migrantes por generación y diferenciación genética. Finalmente, sobre la información genética, geográfica y climática recopilada, se propone una primera aproximación desde la genética del paisaje, para la aplicación de estos estudios en la conservación de recursos genéticos de *Quercus humboldtii*.

Palabras clave: *Quercus humboldtii*, Diversidad genética, Nm, Distancia genética, Adaptación climática, Distribución potencial, Conservación de recursos genéticos, Andes colombianos.

INTRODUCCION

La distribución del género *Quercus* abarca casi la totalidad de los bosques templados del hemisferio Norte, algunas zonas tropicales y subtropicales. Para el género son reconocidos dos centros de diversidad, el primero localizado en el sureste de Asia y el segundo en México (Valencia-A., 2004). En América, *Quercus* se distribuye desde la región Canadiense hasta Colombia, donde se encuentra el único representante para los Andes de Sudamérica *Quercus humboldtii* BONPL. (Hartshorn, 2002), una especie típica de bosque heliófito especialmente en las formaciones de bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB), bosque húmedo montano bajo (bh-MB) y bosque húmedo montano (bh-M); allí puede formar robledales homogéneos o mezclados, preferentemente en condiciones de cumbre (Pacheco & Pinzón, 1997).

Q. humboldtii es considerada una especie de atención prioritaria debido a su valor biológico y socioeconómico, haciendo necesaria la elaboración de protocolos para el manejo de la especie; como estrategia de conservación las autoridades ambientales colombianas, determinaron el territorio nacional como zona de veda para el aprovechamiento forestal del Roble Colombiano por tiempo indefinido (Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, 2006). Esta decisión favorece el desarrollo de estudios técnicos y científicos, con el fin de establecer áreas susceptibles de aprovechamiento forestal de impacto reducido para la especie; durante la selección de dichas áreas se deberá tener en cuenta la espacialización, características a nivel de especie, poblaciones y genes, entre otros aspectos culturales y de conocimiento científico (Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, 2006).

El Instituto Alexander von Humboldt ha realizado varios estudios por medio de marcadores moleculares microsátélites en *Q. humboldtii*, logrando reunir información genética de 24 poblaciones andinas. Montoya & Palacio (2005) afirman que las poblaciones de *Q. humboldtii* ubicadas en la meseta del norte de Antioquia, parecen estar alejadas en términos genéticos ($F_{ST}=0,0875$; $R_{ST}=0,05934$); como posible explicación sugieren la distancia geográfica entre poblaciones, la cual es significativa para una especie que dispersa el polen por medio del viento, a este hecho se suman las barreras naturales que separan las poblaciones. Los mismos autores afirman que el roble en esta zona presenta deterioro genético, evidenciado en bajas heterocigocidades observadas con relación a las frecuencias esperadas bajo el equilibrio Hardy-Weinberg; sin embargo, la diversidad genética de la especie es alta ($H_n=0,8041$).

Barrios & Palacio (2005) sugieren que en el departamento del Quindío los valores de diversidad genética encontrados son altos (0,8022), debido a factores diferentes del tamaño poblacional que afectan la dinámica y estructura genética, por ejemplo, impactos bajos de la deriva genética en las poblaciones remanentes, y alta tasa de flujo genético favorecido por la dinámica en el sistema de apareamiento. El número de migrantes por generación (Nm) observado (2.49), indicó que el flujo de información es suficiente para mantener la cohesión genética; el índice de fijación (F_{ST}) total (0.0911) sugiere que existe diferenciación genética moderada entre las poblaciones de *Q. humboldtii*. La alta diversidad genética y la baja estructura inter-poblacional se pueden atribuir al alto flujo genético entre poblaciones en décadas pasadas.

Aún bajo un proceso de caracterización genética constante, el enfoque usado hasta el momento se ha enmarcado en análisis genético-poblacionales estrictos. La disponibilidad de información geográfica y climática para las poblaciones, permite abordar el estudio de estas desde la genética del paisaje, definida por Manel *et al.* (2003) como el estudio de la interacción entre patrones espaciales y procesos ecológicos, con respecto a la distribución espacial y la configuración a la cual suceden los procesos ecológicos; este tipo de estudios consideran la distribución de las frecuencias alélicas además de los indicadores ecológicos de diversidad. Los patrones espaciales descritos con más frecuencia en la literatura son clinas, aislamiento por distancia, límites al flujo génico y meta-poblaciones.

Históricamente el primer registro de aparición (FAD) para el roble (*Quercus sp.*) en el norte de Sudamérica se remite a 478 ka BP, el registro continuo de polen en 423 ka BP y la presencia de zonas de bosque de este género para 330 ka BP. Durante el periodo entre 330-135 ka BP se desarrollaron zonas de bosque de *Quercus* y *Weinmannia*, que fueron reemplazando de forma parcial las poblaciones dominantes de *Podocarpus* en el cinturón alto andino (Vant't Veer & Hooghiemstra, 2000). Desde su llegada, *Quercus* estuvo sometido a una intensa competencia con los componentes montañosos de aquel entonces y probablemente de forma gradual alcanzó elevaciones mayores en el bosque montano alto (Hooghiemstra & Van der Hammen, 2004), por lo tanto las poblaciones estuvieron sometidas a procesos de colonización y extinción mediados por las condiciones fluctuantes del clima, geografía y competencia intraespecífica, que de una u otra forma pudieron haber modelado las relaciones genéticas de la especie.

El presente estudio pretende determinar la presencia de patrones en el comportamiento de parámetros genéticos de *Q. humboldtii*, como el número de migrantes por generación, distancia genética y diversidad genética, tanto a nivel geográfico como climático a través de los Andes colombianos. La existencia de dichos patrones es probable al considerar que la distribución de las poblaciones ha sido constantemente modificada por eventos tanto naturales (periodos glaciales) como antrópicos (fragmentación del hábitat). Al desarrollar dicho objetivo se iniciaría el análisis de la diversidad genética en términos geográficos y climáticos para forestales en la zona andina colombiana, haciendo posible implementar estos análisis como fuente de información en la toma de decisiones, con respecto al establecimiento de zonas prioritarias para la conservación de recursos genéticos.

OBJETIVOS

Objetivo General

Determinar la presencia de patrones genético-poblacionales a nivel geográfico y climático en la especie *Quercus humboldtii* Bonpl (Fagaceae) a través de los Andes colombianos.

Objetivos Específicos

Definir la relación entre las distancias geográfica y climática, con respecto a la distancia genética, Nm y diversidad genética en 24 poblaciones de *Quercus humboldtii* Bonpl. a través de los Andes colombianos.

Definir la relación entre las distancias geográfica y climática con respecto a la distancia genética de cada marcador molecular microsatélite evaluado en las poblaciones de *Quercus humboldtii* Bonpl.

Determinar la variabilidad en la distribución climática de *Quercus humboldtii* Bonpl. para los Andes colombianos.

Establecer la distribución potencial de *Quercus humboldtii* Bonpl. para el territorio colombiano.

Generar una primera aproximación metodológica desde la genética del paisaje, aplicada al establecimiento y priorización de zonas para la conservación de recursos genéticos en *Quercus humboldtii* Bonpl para los Andes colombianos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de Estudio

Para estudiar la distribución de las variables genéticas fueron usados tres grupos de poblaciones. El primero está formado por 24 poblaciones caracterizadas a nivel genético; los límites geográficos de este grupo, abarcan tanto a nivel latitudinal como longitudinal, las cordilleras occidental, central y oriental de los Andes colombianos.

De las 24 poblaciones estudiadas (Figura 1, Tabla 1) 9 están ubicadas en el departamento de Antioquia, 8 en el Quindío, 4 en el Cauca, 1 en Boyacá, 1 en el Huila y 1 en el Valle del Cauca. La altitud de las poblaciones varía desde los 1000 hasta los 3500 metros sobre el nivel del mar (msnm).

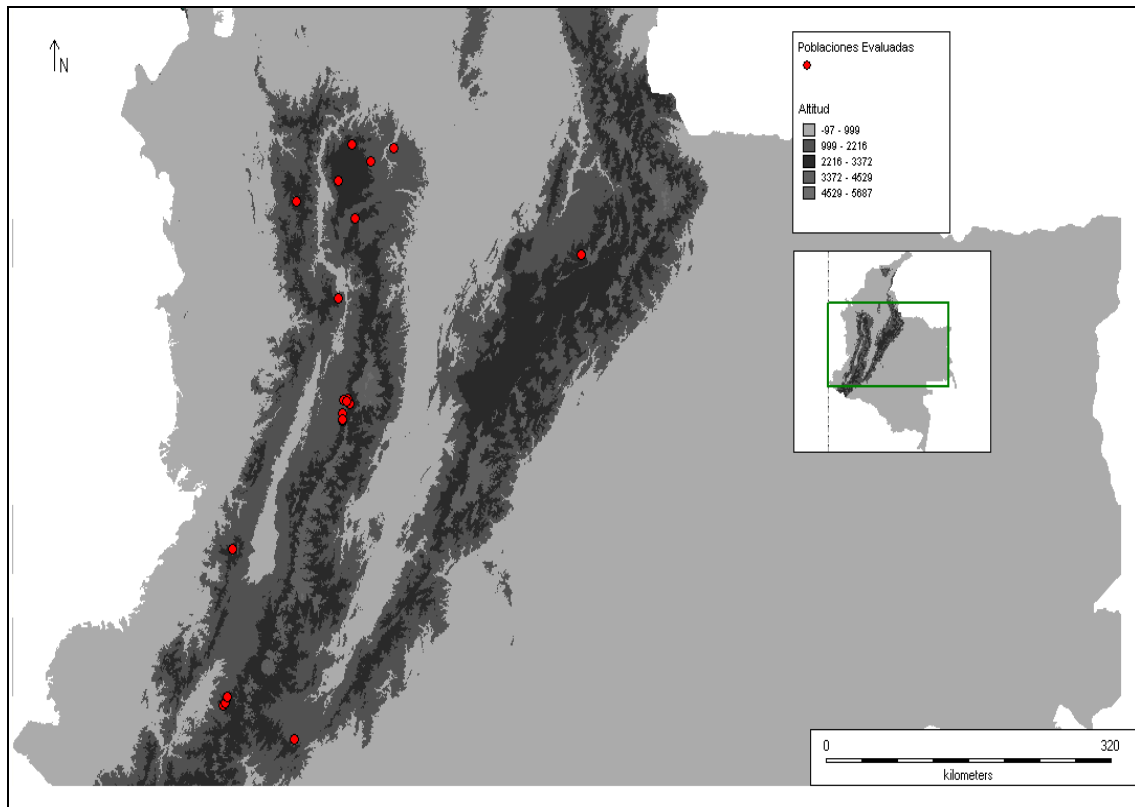


Figura 1. Poblaciones evaluadas a nivel genético.

Tabla 1. Coordenadas geográficas, altitud y localidad de las poblaciones de *Q. humboldtii* estudiadas.

ID	Departamento	Localidad	Altitud(msnm)	Longitud	Latitud
1	Quindío	Alegria	2332	-75,53456	4,62633
2	Quindío	Andes	2012	-75,57567	4,66389
3	Quindío	Britania	2012	-75,56111	4,66511
4	Quindío	Palermo	1885	-75,59572	4,65747
5	Quindío	Playas Verdes	2012	-75,56700	4,65022
6	Antioquia	Amalfi	1613	-75,07667	6,90472
7	Antioquia	Belmira	2761	-75,65892	6,61547
8	Antioquia	Betania	2469	-75,64960	5,56031
9	Antioquia	Caramanta	2197	-75,32237	6,77993
10	Antioquia	Carolina	2050	-75,32237	6,77993
11	Antioquia	Jardin	2007	-75,48146	6,27913
12	Antioquia	Piedras Blancas	2230	-75,48146	6,27908
13	Antioquia	Yarumal	2649	-75,51414	6,93247
14	Quindío	Abuelo	2037	-75,60778	4,53833
15	Quindío	Monteloro	2314	-75,61472	4,47333
16	Quindío	Papaya	2314	-75,61611	4,48250
17	Cauca	Buenvista	2090	-76,83889	1,93972
18	Cauca	Mina	2090	-76,83667	1,93806
19	Cauca	Riñonada	2698	-76,82306	1,95667
20	Cauca	Zanja	2374	-76,79722	2,01500
21	Valle del Cauca	Farallones	3224	-76,74111	3,32667
22	Huila	Guacharos	1907	-76,10722	1,63444
23	Antioquia	Orquideas	3479	-76,08611	6,42861
24	Santander	Virolin	2999	-73,15333	5,95250

El segundo grupo esta formado por 237 poblaciones geo-referenciadas provenientes de: gacetas en línea (www.astrored.org; www.nima.mil; www.index.jsp; www.calle.com), ejemplares de colecciones biológicas recopilados en análisis previos de distribución potencial (Jarvis *et al.*, en preparación), y bases de datos en línea de herbarios internacionales (New York Botanical Garden y Missouri Botanical Garden).

Finalmente, el tercer grupo corresponde a poblaciones simuladas a través de los Andes Colombianos entre los 1000 y 3500 msnm (Figura 3). Para este modelo no fueron generadas poblaciones presentes en: Sierra Nevada de Santa Marta, serranía de la Macarena y valles interandinos de los ríos Magdalena y Cauca, pues en estos sitios no existen registros de *Q. humboldtii*. Estas zonas mencionadas hacen parte del dominio geológico oriental y dominios de la las cordilleras central y occidental de la Sierra Nevada de Santa Marta (IGAC, 1992 citado por Rodríguez *et al.*, 2006).

Recopilación y Preparación de Datos Genéticos

La diversidad genética (Nei, 1972), la distancia genética no sesgada (Nei, 1973) y el número de migrantes por generación (Nm) (Nei, 1987), se calcularon en poblaciones ya evaluadas por Montoya & Palacio (2005), Barrios & Palacio (2005), Ballen *et al.* (2006) y Dorado *et al.* (2007), como una sola unidad de análisis poblacional usando el software PopGene 32b (Population Genetic Analices) (Yeh *et al.* 1997) para datos genéticos codominantes.

Estos datos fueron obtenidos por amplificación cruzada de los marcadores moleculares microsatélites IJ11, OE09, J115 OM07, IF02, OC11, OC19, OI01 y OM05, diseñados por Aldrich *et al.*, (2002) para *Q. rubra*; esta amplificación cruzada ha sido reportada por el mismo autor entre otras especies del género *Quercus* (Aldrich *et al.*, 2003).

Posteriormente, se calculó la distancia genética no sesgada (Nei, 1973) con respecto a cada marcador molecular microsatélite evaluado usando el software PopGene 32b (Population Genetic Analices) (Yeh *et al.*, 1997); las matrices de distancia de diversidad genética (Nei, 1972) y número de migrantes por generación (Nei, 1987), se elaboraron de forma manual con los resultados arrojados por el software ya mencionado.

Recopilación y Preparación de Datos Geográficos y Ambientales

Para cada población se definieron sus coordenadas geográficas desde referencias en términos de grados, minutos y segundos; se ubicaron en una capa altitudinal del territorio Colombiano por medio de coordenadas decimales; una vez definida la ubicación espacial de las poblaciones, se recopilaron los valores de 19 variables bioclimáticas (Tabla 2) y la altitud de cada población.

Las superficies climáticas se produjeron por interpolación de datos desde 2167 estaciones climáticas distribuidas por toda Colombia, Ecuador y el Sur de Panamá; los valores de las variables bioclimáticas se extrajeron de una base climática global modificada WORLDCLIM (Hijmans *et al.*, 2005), previamente cargada al software DIVA-GIS (Hijmans *et al.*, 2001).

Las matrices de distancia geográfica se calcularon bajo el análisis de distancia en DIVA-GIS (Hijmans *et al.*, 2001), limitando el archivo de salida para valores de distancia en kilómetros. Para las matrices de distancia ambiental, geográfica y de elevación, los valores de cada par de poblaciones fueron calculadas según lo indica la ecuación 1.

Tabla 2. Variables bioclimáticas a evaluar.

Variable Bioclimática	Concepto
1	Temperatura Anual Promedio
2	Rango de Temperatura Mensual Promedio
3	Isotermalidad (2/7) (* 100)
4	Estacionalidad de la Temperatura (STD * 100)
5	Temperatura Máxima del mes mas Cálido
6	Temperatura Mínima del mes mas Frío
7	Rango Anual de Temperatura
8	Temperatura Promedio del Cuarto mas Húmedo
9	Temperatura Promedio del Cuarto mas Seco
10	Temperatura Promedio del Cuarto mas Cálido
11	Temperatura Promedio del Cuarto mas Frío
12	Precipitación Anual
13	Precipitación del Mes mas Húmedo
14	Precipitación del Mes mas Seco
15	Estacionalidad de la Precipitación (CV)
16	Precipitación del Cuarto mas Húmedo
17	Precipitación del Cuarto mas Seco
18	Precipitación del Cuarto mas Cálido
19	Precipitación del Cuarto mas Frío

$$d_{ij} = \sum_k (x_{ik} - x_{jk})^2$$

Ecuación 1. Distancias Euclídeas calculadas para cada par de poblaciones siendo i la ubicación en las columnas, j la ubicación en las filas y k los elementos o poblaciones totales (i y j).

Análisis de Similitud-Disimilitud

Prueba de Mantel y Prueba Parcial de Mantel

Con el fin de evaluar la similitud o disimilitud entre matrices de distancia, se aplicó la prueba de Mantel (Sokal *et al.*, 1989) entre cada una de las variables geográficas (elevación y distancia) y climáticas (Tabla 2) contra las genéticas (diversidad genética, distancia genética y número de migrantes). La significancia de la prueba de Mantel fue evaluada para 1000 permutaciones de filas y columnas en las matrices. Los datos fueron previamente normalizados y corridos bajo el paquete estadístico XlStat Pro (Addinsoft 2004).

Una vez definidas las variables con mayor significancia, se realizaron pruebas parciales de Mantel recíprocas para la distancia geográfica, elevación, temperatura anual promedio y estacionalidad de la precipitación, frente a la distancia genética y el número de migrantes por generación. Esto con el fin de definir con mayor certeza la influencia o relación específica de las variables geográficas y ambientales frente a las genéticas.

Este proceso se logra al discriminar cada uno de los grados de significancia, recalculando los mismos para un par de variables, y restando el efecto de una tercera. Para las variables geográficas y ambientales usadas en las pruebas parciales de Mantel, se rectificó previamente su relación por medio de pruebas de Mantel para inferir la relación real entre las tres variables, así que bajo este criterio sólo se evaluaron las siguientes situaciones:

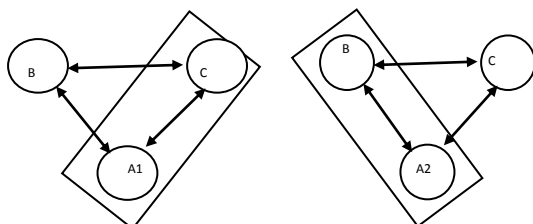


Figura 1. Pruebas parciales de Mantel de dos vías significativas. 1000 permutaciones (A1:Distancia Genética A2:Nm; B: Estacionalidad de la Precipitación; C: Distancia Geográfica).

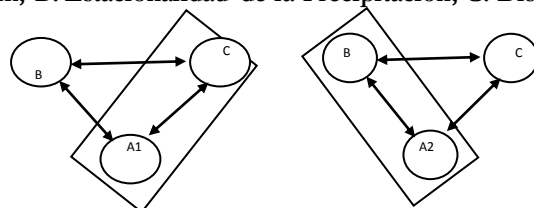


Figura 2. Pruebas parciales de Mantel de dos vías significativas. 1000 permutaciones (A1:Distancia Genética A2:Nm; B: Temperatura Anual Promedio; C: Elevación).

Análisis de Adaptación Climática

Prueba Kolmogorov-Smirnov

Para desarrollar esta prueba, se simularon 15000 poblaciones ubicadas entre los 1000 y 3500 msnm en los Andes colombianos, excluyendo valles interandinos, serranía de la Macarena y Sierra Nevada de Santa Marta.

Estos puntos representan un comportamiento normal esperado para cada variable bioclimática, el cual fue comparado con la distribución de las variables climáticas observadas en las poblaciones conocidas, con el fin de determinar si existe alguna modificación en la distribución que evidencie eventos de adaptación climática.

Predicción de la Distribución Potencial

Con el fin de predecir la distribución geográfica de *Q. humboldtii*, y posiblemente a futuro establecer zonas de prioridad para conservación o reforestación, se usó la opción -ecological niche modelling- por medio del archivo de salida -bioclim- (Busby, 1991), generando una predicción general con todas las variables climáticas, y una segunda predicción con respecto a los valores que más influyen en la distribución de parámetros genéticos. Sobre esta base se ilustró la variabilidad de los valores de diversidad genética (Nei, 1972) y número de alelos únicos. Usando los resultados genéticos y ecológicos disponibles más adelante se proponen varias zonas de conservación prioritaria.

El modelo Bioclim (Busby, 1991) usa observaciones puntuales de cada población para producir una superficie continua de probabilidades distintas (Hijmans *et al.*, 2004), correspondientes a sitios específicos donde se pueden establecer o pueden estar establecidas poblaciones de *Q. humboldtii*. El modelo de predicción determina un patrón único que identifica todas las áreas donde ocurren las especies; para hacer esto el algoritmo encuentra el rango de variación de los puntos para cada variable climática y las agrupa en un conjunto de probabilidad común (-bounding box-).

Este modelo asume que la distribución de la especie está determinada por las variables ambientales (distribuidas de forma normal), donde aquellas con rangos restringidos influyen de forma especial a la especie de interés.

Por lo mencionado anteriormente, en el momento de sugerir áreas con alta probabilidad de ocurrencia como zonas importantes para la conservación, se tendrá la certeza de que las variables que presentan mayor efecto en las pruebas previas, efectivamente están siendo representadas como el (los) factor (es) limitante (s) en el modelo.

Áreas Importantes para la Conservación del Roble

Para las distintas poblaciones evaluadas se definió la distribución geográfica de la diversidad genética (Nei, 1972) y del número de alelos únicos promedio. Solapando esta información con las zonas de mayor probabilidad de ocurrencia para la especie, se definieron áreas con alguna prioridad de conservación a futuro y su respectiva ubicación político-administrativa; posteriormente, se compararon dichas zonas con las áreas de conservación establecidas para el territorio colombiano en la actualidad.

Una vez definidas estas áreas generales, se enriqueció el modelo con información de la cobertura vegetal hasta el año 2002 para las zonas de prioridad propuestas, así, se delimitó en estas zonas el área (Km²) que abarcan las distintas zonas boscosas, generando una aproximación a una escala geográfica menor que la alcanzada en el proceso anterior.

RESULTADOS

Prueba de Mantel

Los resultados de estas pruebas se presentan en las tablas 3 y 4 (gráficas de dispersión e histogramas no incluidos). Las variables climáticas que presentaron relaciones significativas frente a las variables genéticas, según la prueba de mantel (Tabla 3) fueron: la temperatura anual promedio, estacionalidad de la temperatura, temperatura máxima en el mes más cálido, temperatura mínima en el mes más frío, temperatura promedio en el cuarto más húmedo, temperatura promedio en el cuarto más seco, temperatura promedio en el cuarto más cálido, temperatura promedio en el cuarto más frío, estacionalidad de la precipitación, elevación y distancia geográfica.

Tabla 3. Consenso para la prueba de Mantel de dos vías con 1000 permutaciones. Los valores significativos aparecen en rojo (r: coeficiente de correlación; P: probabilidad observada; *P<0,5 **P<0,1 *P<0,001).**

Variable	Distancia Genética		Diversidad Genética		Nm	
	r	P	r	P	r	P
Temperatura Anual Promedio	-0,1920	0,034*	0,2200	0,0940	0,1870	0,03*
Rango de Temperatura Mensual Promedio	-0,0660	0,4690	-0,2360	0,0560	-0,0520	0,5700
Isotermalidad (2/7) (* 100)	-0,0690	0,5160	0,1800	0,2210	0,0050	0,9840
Estacionalidad de la Temperatura (STD * 100)	0,0530	0,5770	0,2970	0,0090**	-0,0730	0,3840
Temperatura Máxima del mes mas Cálido	-0,1840	0,0580	0,2190	0,1050	0,1860	0,0290*
Temperatura Mínima del mes mas Frío	-0,1850	0,041*	0,1840	0,1790	0,1810	0,03*
Rango Anual de Temperatura	-0,0320	0,7100	-0,0240	0,8480	-0,0800	0,3220
Temperatura Promedio del Cuarto mas Húmedo	-0,1450	0,045*	0,2320	0,0850	0,1900	0,027*
Temperatura Promedio del Cuarto mas Seco	-0,1920	0,038*	0,2020	0,1050	0,1890	0,026*
Temperatura Promedio del Cuarto mas Cálido	-0,1890	0,048*	0,2280	0,0770	0,1850	0,029*
Temperatura Promedio del Cuarto mas Frío	-0,1960	0,037*	0,2180	0,1030	0,1890	0,029*
Precipitación Anual	-0,0770	0,4150	0,0900	0,5040	0,0340	0,6570
Precipitación del Mes mas Húmedo	-0,0210	0,8220	0,1040	0,3650	0,0210	0,8030
Precipitación del Mes mas Seco	0,0420	0,6630	-0,0010	0,9930	-0,0760	0,3750
Estacionalidad de la Precipitación (CV)	0,2420	0,006**	-0,0400	0,7480	-0,2170	0,008**
Precipitación del Cuarto mas Húmedo	0,0010	0,9920	0,1140	0,3380	0,0040	0,9620
Precipitación del Cuarto mas Seco	0,1400	0,1030	0,0300	0,8050	-0,1490	0,049*
Precipitación del Cuarto mas Cálido	-0,1700	0,0820	0,0000	1,0000	0,1200	0,1920
Precipitación del Cuarto mas Frío	0,1110	0,2620	0,0630	0,6410	-0,0790	0,3450
Elevación	-0,2930	0,046*	0,1960	0,1470	0,2890	0,022*
Distancia Geográfica	0,2680	0,0001***	0,1140	0,2720	-0,2760	>0,0001***

Las pruebas parciales de Mantel (Figuras 1 y 2) presentaron relaciones mutuas entre los grupos de variables: distancia geográfica-Nm-estacionalidad de la precipitación (Tabla 4), y distancia geográfica-distancia genética-estacionalidad de la precipitación (Tabla 4). Las pruebas parciales de Mantel que involucraban la precipitación anual promedio como variable climática a evaluar, no discriminaron de forma significativa la relación frente a los parámetros genéticos computados.

Tabla 4. Consenso para la prueba de Mantel parcial de dos vías con 1000 permutaciones. Los valores significativos aparecen en rojo (r: coeficiente de correlación; P: probabilidad observada; A1: Distancia Genética; A2: Nm; B15: estacionalidad de la precipitación; B1: precipitación anual promedio; C: Distancia geográfica; *P<0,05 **P<0,01 ***P<0,001).

r(A1,B15) C	P	R(A1,C) B	P
0,17	0,028*	0,212	0,007**
r(A2,B15) C	P	R(A2,C) B	P
-0,231	0,002**	-0,137	0,046*
r(A1,B1) C	P	R(A1,C) B	P
-0,096	0,128	-0,108	0,108
r(A2,B1) C	P	R(A2,C) B	P
0,086	0,124	0,112	0,067

Prueba de Mantel por Microsatélite

Usando los datos genéticos medidos a través de los marcadores moleculares microsatélites, se calcularon las relaciones de similitud con respecto a las variables geográficas y climáticas más significativas, estas corresponden a la distancia geográfica, elevación y estacionalidad de la precipitación (Tabla 5).

Tabla 5. Prueba de Mantel para microsatélites evaluados en las poblaciones. En rojo valores significativos (r: coeficiente de correlación; P: probabilidad observada; *P<0,05 **P<0,01 ***P<0,001).

Microsatélites	Estacionalidad de la Precipitación		Elevación		Distancia Geográfica	
	P	r	P	r	P	r
IJ11	0,063	0,155	0,4	0,012	0,002**	0,287
OE09	0,007**	0,423	0,048*	-0,154	0,097	0,116
I115	0,182	0,084	0,129	-0,103	0,040*	0,128
OM07	0,006**	0,3	0,126	0,141	0,052	0,167
IFO2	0,174	0,118	0,237	-0,103	0,429	-0,017
OC11	<0,0001***	0,421	0,063	0,152	0,005**	0,317
OC19	0,315	0,014	0,067	0,124	0,026*	0,425
OIO1	0,607	0,115	0,245	-0,086	0,152	-0,089
OMO5	0,49	-0,032	0,38	-0,065	0,421	0,001

Adaptación Climática

Las variables climáticas que presentaron valores significativos para las pruebas de Mantel, se sometieron al análisis de adaptación climática por medio de pruebas Kolmogorov-Smirnov; los resultados de esta prueba se presentan a continuación.

Tabla 7. Consenso para la prueba Kolmogorov-Smirnov. Los valores significativos aparecen en rojo (D: coeficiente de relación; P: probabilidad observada; *P<0,05 **P<0,01 ***P<0,001).

Variable Climática	D	P
1	0,159	<0,0001***
2	0,113	0,006**
3	0,081	0,1
4	0,065	0,3
5	0,136	<0,0001***
6	0,156	<0,0001***
7	0,108	0,01**
8	0,164	<0,0001***
9	0,15	<0,0001***
10	0,146	<0,0001***
11	0,163	<0,0001***
12	0,085	0,078
13	0,154	<0,0001***
14	0,098	0,026*
15	0,124	0,002**
16	0,147	<0,0001***
17	0,075	0,161
18	0,114	0,006**
19	0,114	0,006**

La Figura 12, ilustra las poblaciones simuladas para extraer los datos de comportamiento climático esperado, bajo el cual las poblaciones reales de *Q. humboldtii* serán comparadas, y se determinará si existen posibles eventos de adaptación a condiciones climáticas específicas.

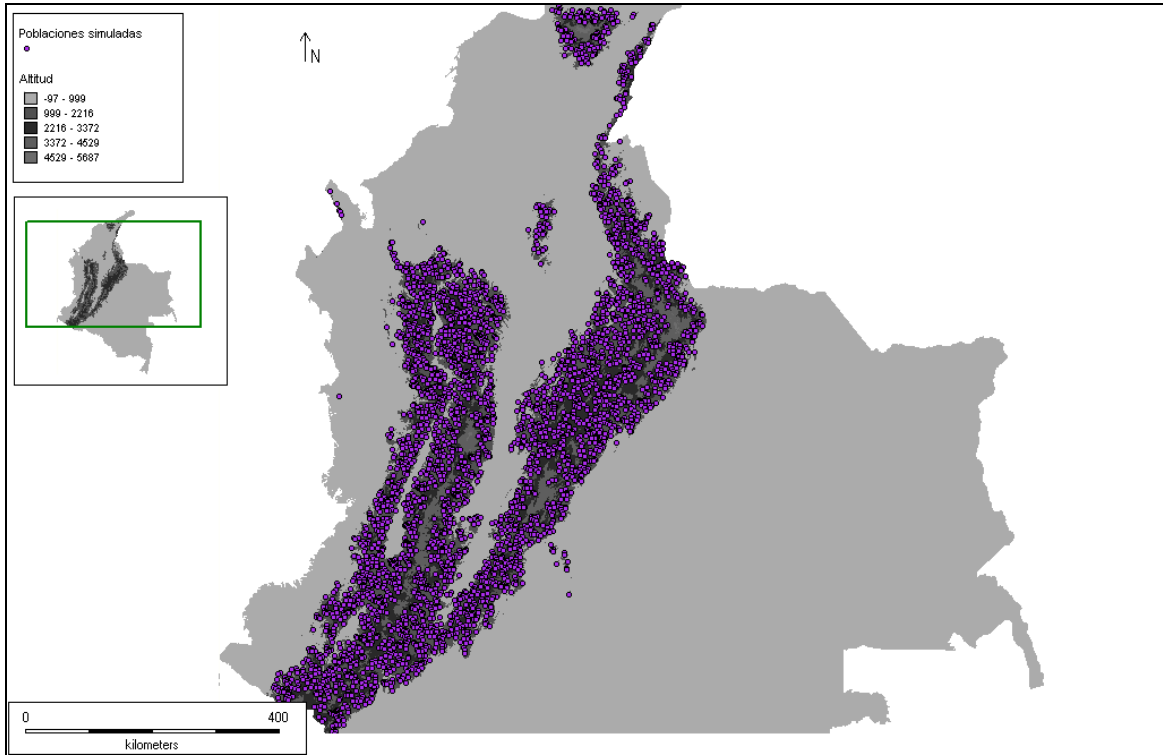
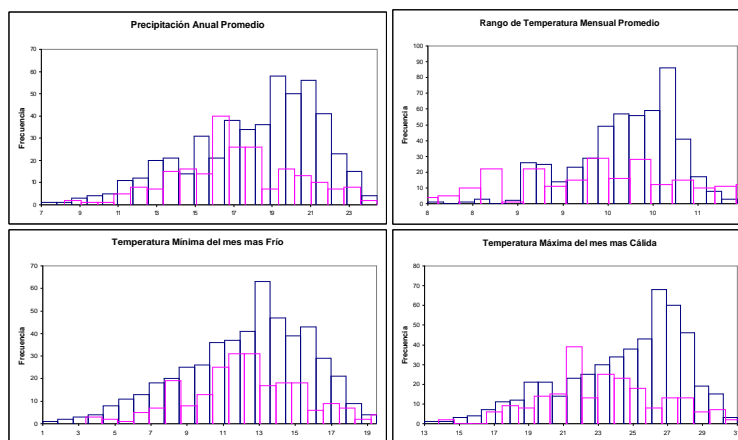
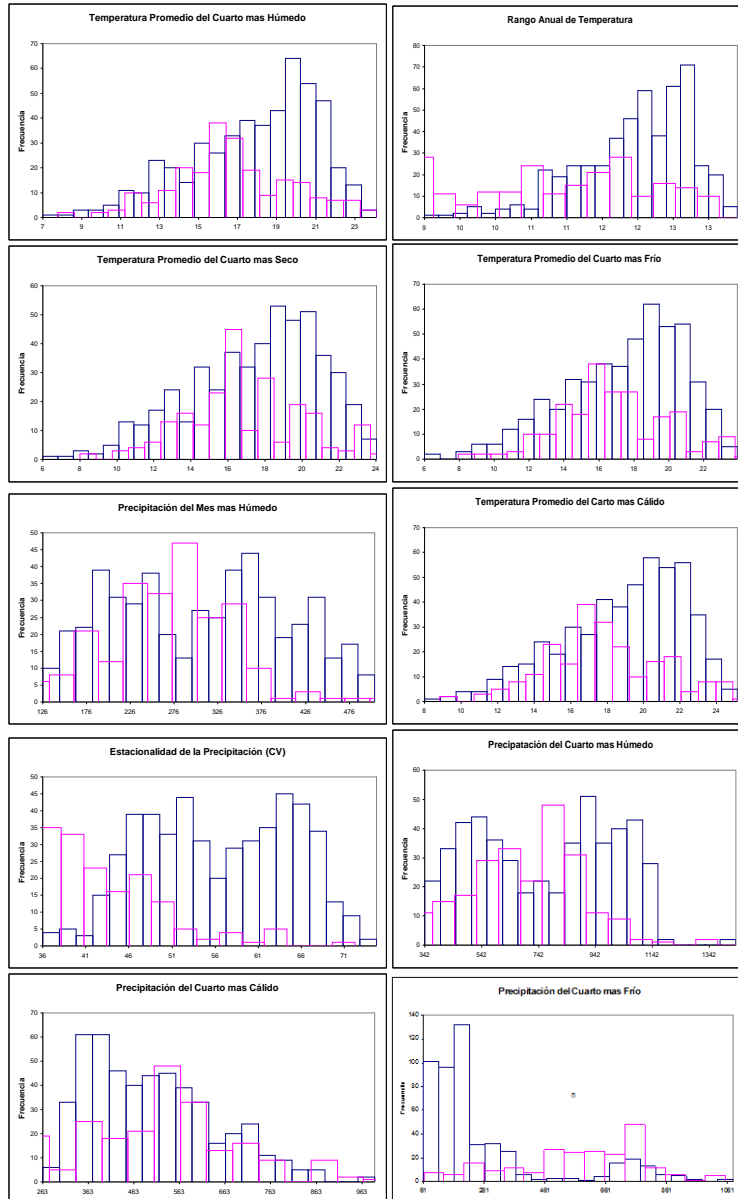


Figura 12. Poblaciones simuladas para análisis de adaptación climática.

Los histogramas de frecuencia que aparecen a continuación ilustran la distribución esperada para las variables climáticas, cuya significancia en la prueba Kolmogorov-Smirnov fue menor de 0,05 con respecto a la distribución observada en las poblaciones reales de roble.



Gráfica 1. Histogramas comparativos de frecuencias de los datos de las accesiones de *Quercus humboldtii* y una muestra aleatoria para los Andes Colombianos; las barras azules corresponden a la distribución esperada para una distribución aleatoria, las barras rojas ilustran la distribución de las poblaciones estudiadas de *Q. humboldtii*.



Gráfica 1. (continuación). Histogramas comparativos de frecuencias de los datos de las accesiones de *Quercus humboldtii* y una muestra aleatoria para los Andes Colombianos; las barras azules corresponden a la distribución esperada para una distribución aleatoria, las barras rojas ilustran la distribución de las poblaciones estudiadas de *Q. humboldtii*.

Distribución Potencial

La Figura 4 ilustra los puntos usados como base para el cálculo de la distribución potencial de *Q. humboldtii*, en términos de probabilidad de ocurrencia dividida por cuarteles consecutivos (Figura 5).

Esta información se recopiló principalmente de material vegetal referenciado en herbarios colombianos (Herbario Universidad de Antioquia, Herbario Universidad del Cauca, Herbario Universidad del Valle, Herbario Universidad Nacional de Colombia, Herbario Universidad de Caldas y Herbario Universidad de Nariño) y la colección biológica del Instituto Alexander von Humboldt (sede Villa de Leyva).

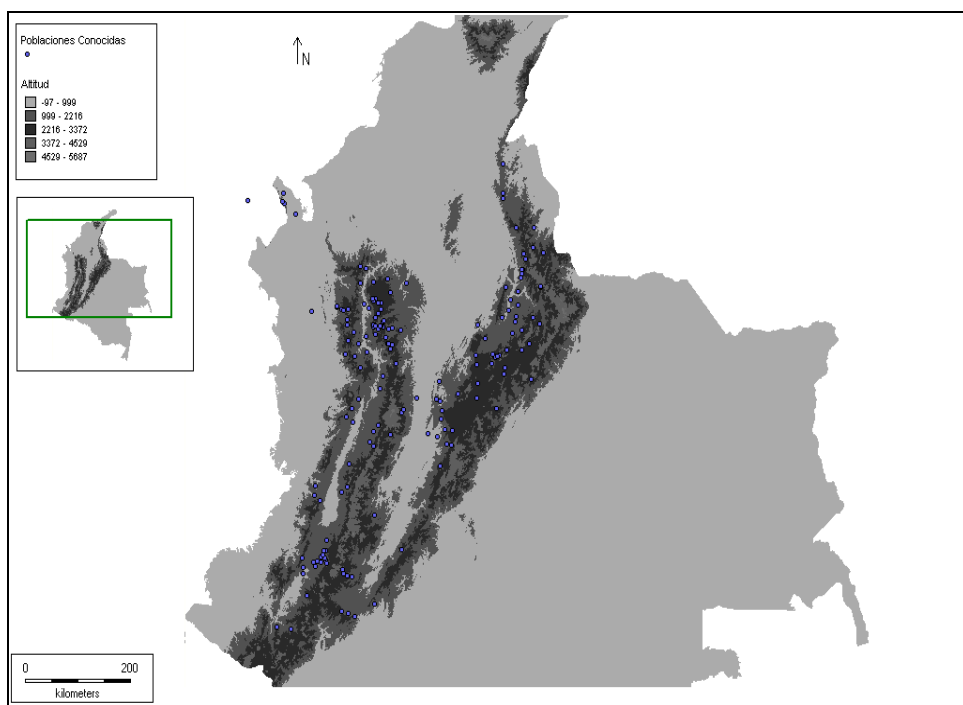


Figura 4. Poblaciones usadas para análisis de distribución potencial.

En la figura 5 se observa que las zonas con mayor probabilidad de presentar poblaciones de *Q. humboldtii* por similitud climática (zonas en rojo y naranja), son las vertientes internas de las zonas norte en la cordilleras central y occidental, vertiente occidental de la cordillera central en la zona correspondiente al eje cafetero, vertiente occidental de la cordillera occidental entre los departamentos de Boyacá, Cundinamarca y Santander, y finalmente una pequeña zona en el sur-occidente del Cauca.

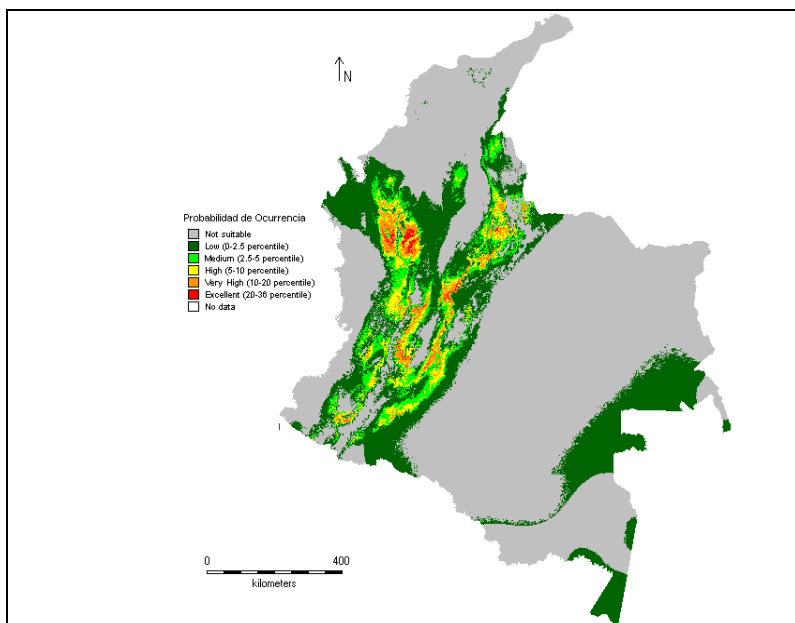


Figura 5. Predicción de la distribución potencial de *Quercus humboldtii* para los Andes Colombianos y zonas contiguas. Modelo Bioclim DIVA-GIS 19 variables bioclimáticas.

En la Figura 6 se puede observar la distribución potencial para las variables climáticas más significativas según la prueba de Mantel. Es importante resaltar que la probabilidad de ocurrencia del roble ilustrada en la figura 6, presenta un incremento alto hacia la vertiente occidental de la cordillera central, vertientes oriental y occidental de la cordillera occidental y, en menor magnitud, para algunas zonas de los llanos orientales y el Amazonía.

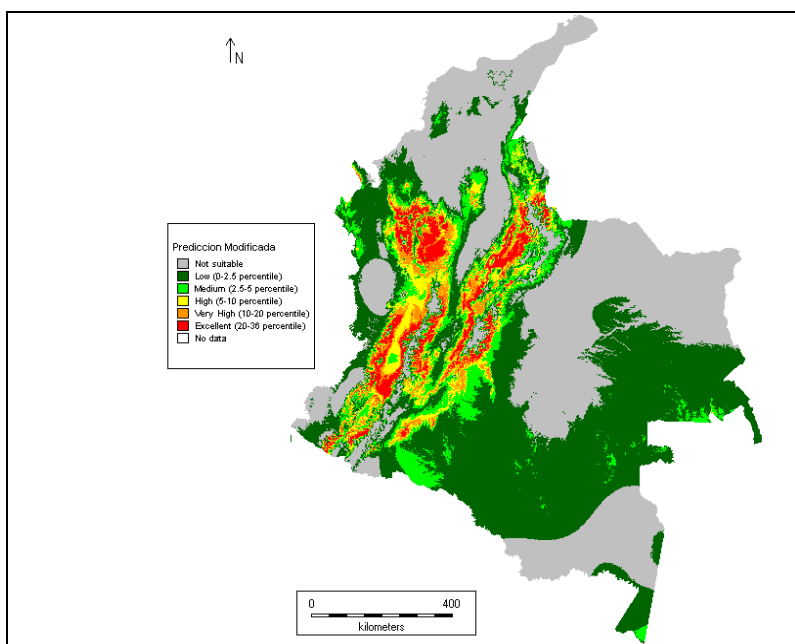


Figura 6. Predicción de la distribución potencial usando las nueve variables climáticas más significativas para los parámetros genéticos según la prueba de Mantel.

Las zonas donde la probabilidad de ocurrencia del roble es alta, junto con la distribución geográfica de la diversidad genética (Nei, 1972) se ilustra en la figura 7. En la figura 8, se sobrepone el número de alelos promedio para las poblaciones evaluadas hasta la fecha, con la predicción de ocurrencia.

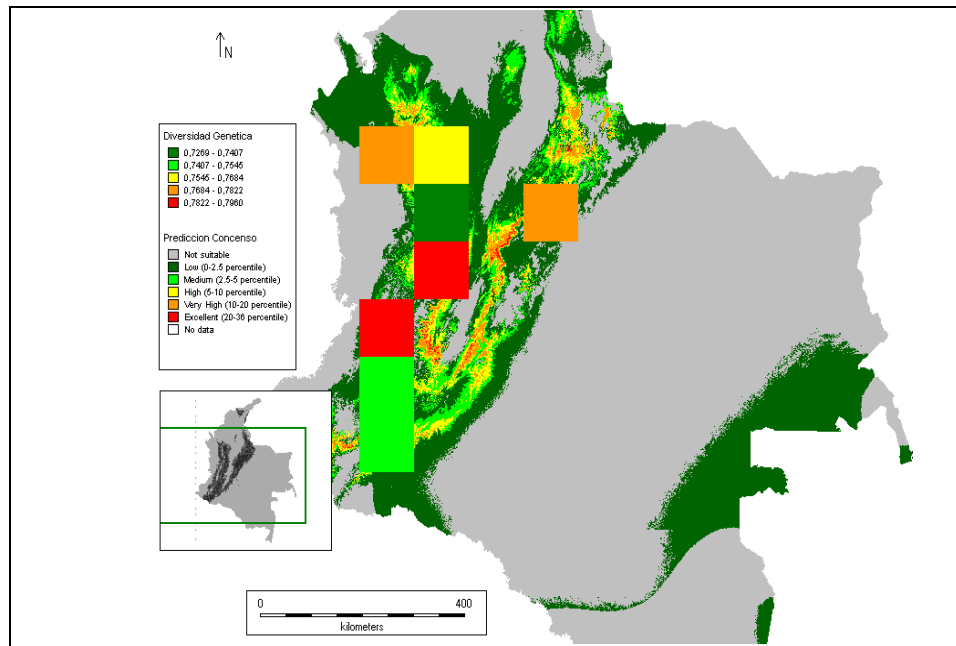


Figura 7. Distribución de la diversidad genética para Colombia según sus valores en las poblaciones estudiadas.

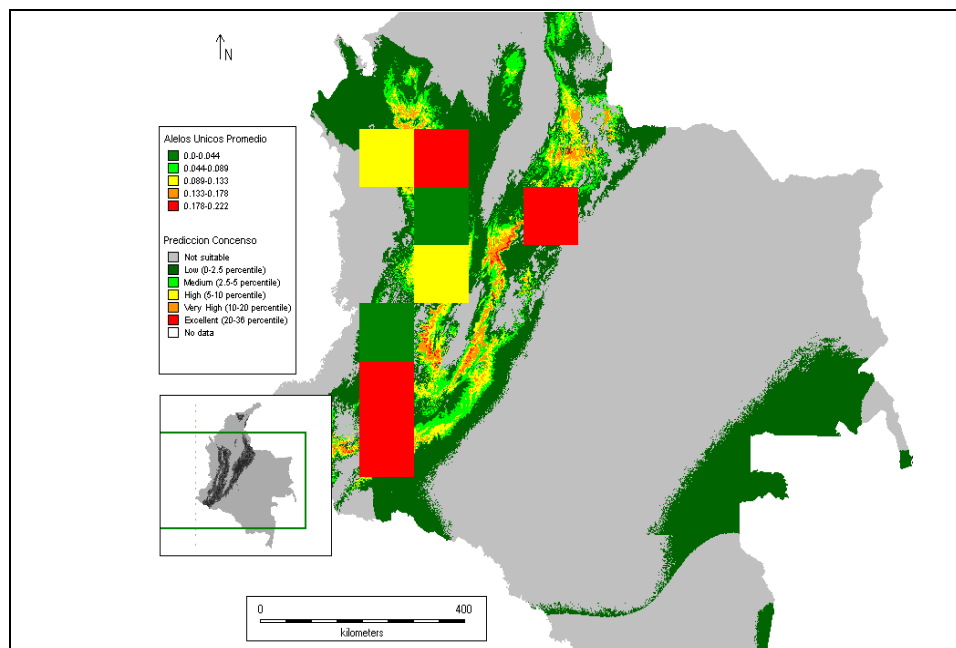


Figura 8. Distribución de los alelos únicos promedio para Colombia según sus valores en las poblaciones estudiadas.

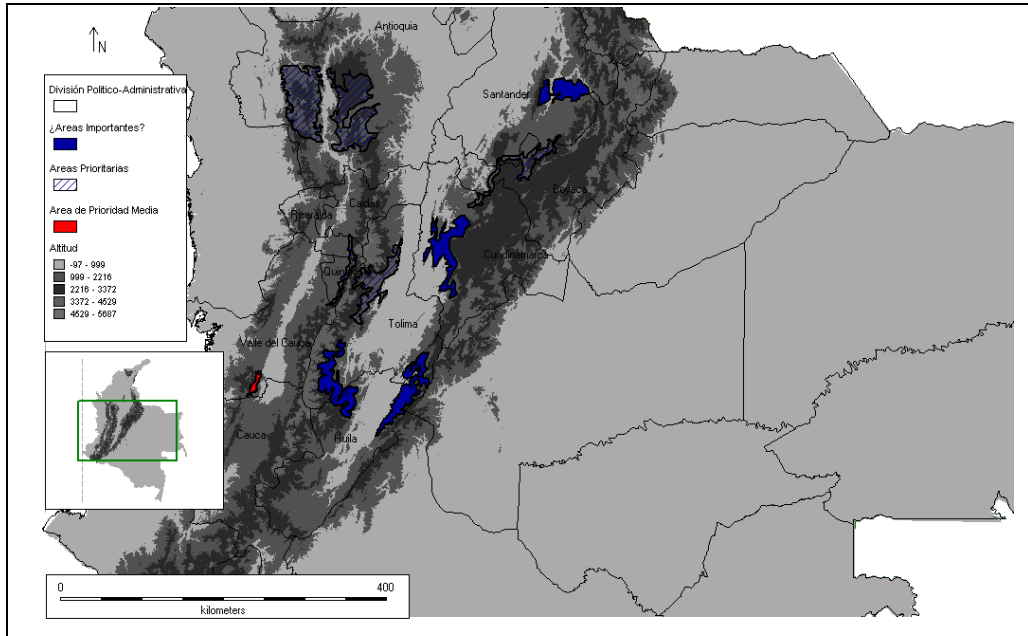


Figura 9. Áreas importantes para la Conservación del Roble según sus valores de ocurrencia, Diversidad Genética y número de alelos únicos promedio.

Con la información mencionada en el párrafo anterior, se definieron posibles áreas prioritarias (con su respectiva correspondencia político-administrativa; figura 9), en procesos futuros para la conservación de recursos genéticos en poblaciones de *Q. humboldtii*.

Se observan 5 zonas prioritarias ubicadas en los departamentos de Antioquia, Quindío, Tolima, Risaralda, Caldas y una fracción mínima del Valle del Cauca. Esta última (área roja) se considera de prioridad media para la conservación, pues el número de alelos promedio es medio.

También son ilustradas cuatro zonas donde las condiciones climáticas pueden ser favorables, pero dada la falta de caracterización genética es difícil definir su importancia en procesos de conservación, estas áreas pertenecen a los departamentos de Cundinamarca, Boyacá, Santander, Huila y Tolima.

En la Figura 11 se observa la relación entre las áreas propuestas como de interés para la conservación del roble y las diferentes zonas protegidas bajo alguna categoría de la IUCN (The World Conservation Union) actualmente.

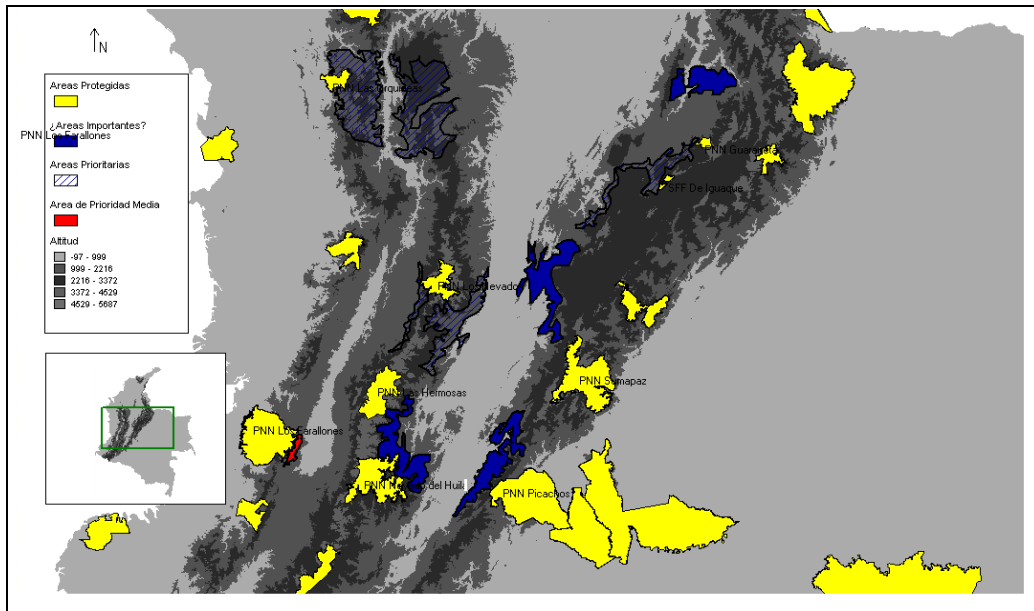


Figura 11. Áreas protegidas actuales y zonas de importancia para la conservación del roble propuestas.

En las Figuras 12-17 se ilustra la unión de las áreas propuestas como zonas de importancia para la conservación de recursos genéticos del roble común y una capa de cobertura vegetal para dichas zonas. Los recuadros verdes en tonalidades oscuras, corresponden a diferentes coberturas de bosque, mientras que las zonas rosadas representan áreas cultivadas y mosaicos de vegetación natural, con cultivos y pastizales.

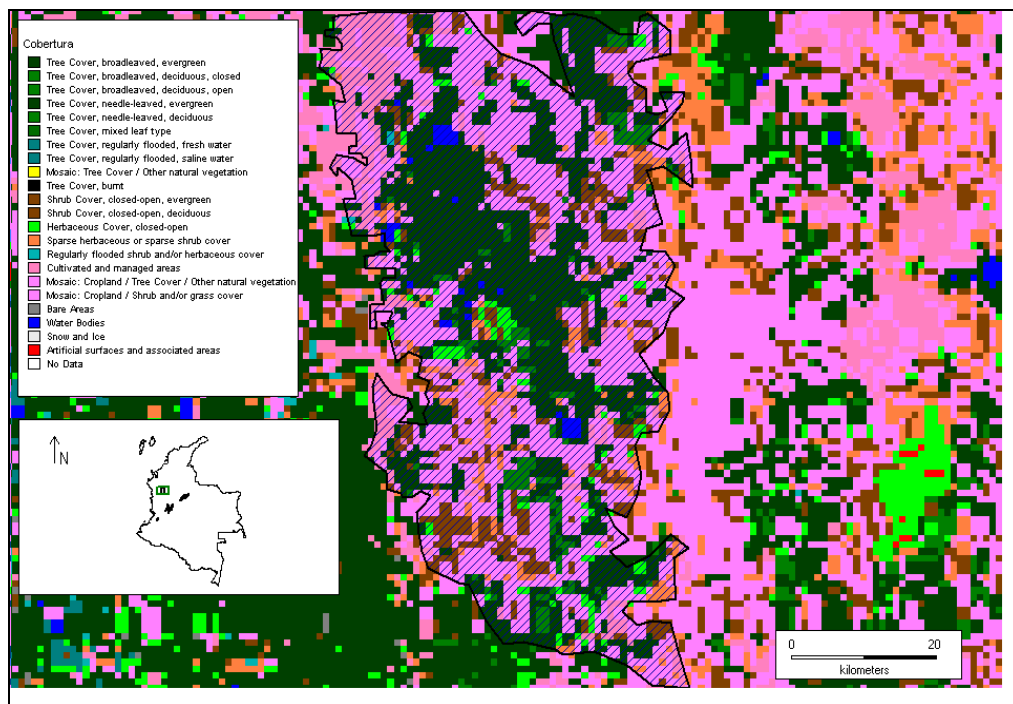


Figura 12. Cobertura vegetal en áreas prioritarias de conservación en el Departamento de Antioquia.

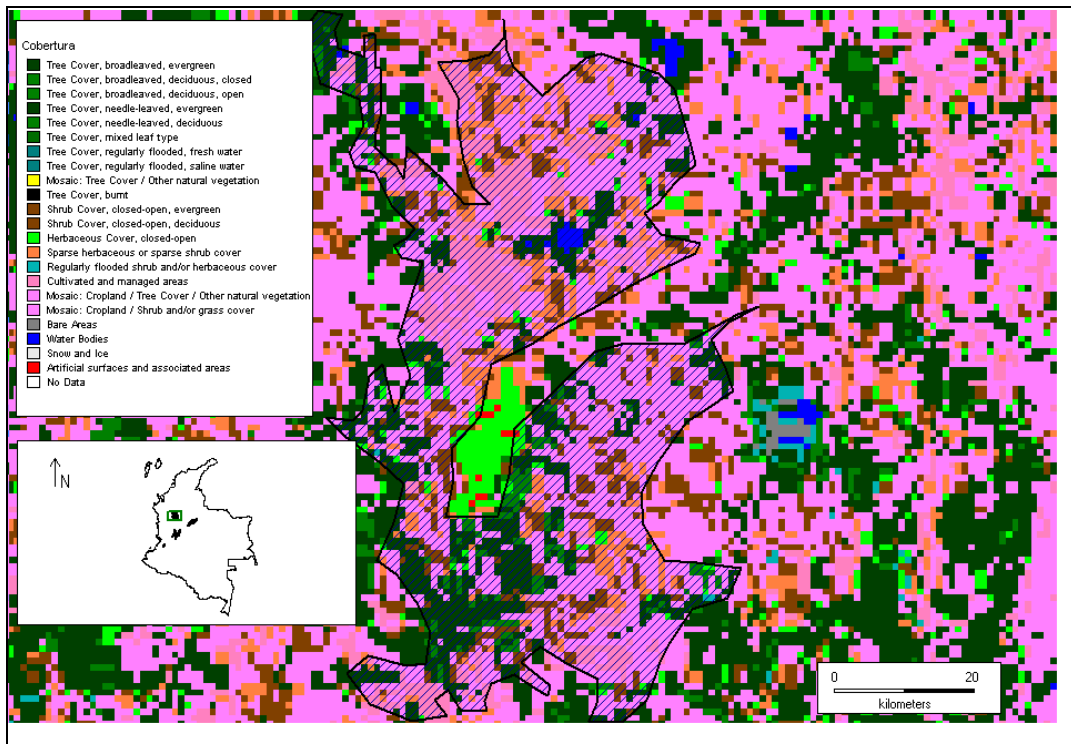


Figura 13. Cobertura vegetal en áreas prioritarias de conservación en el Departamento de Antioquia (Continuación).

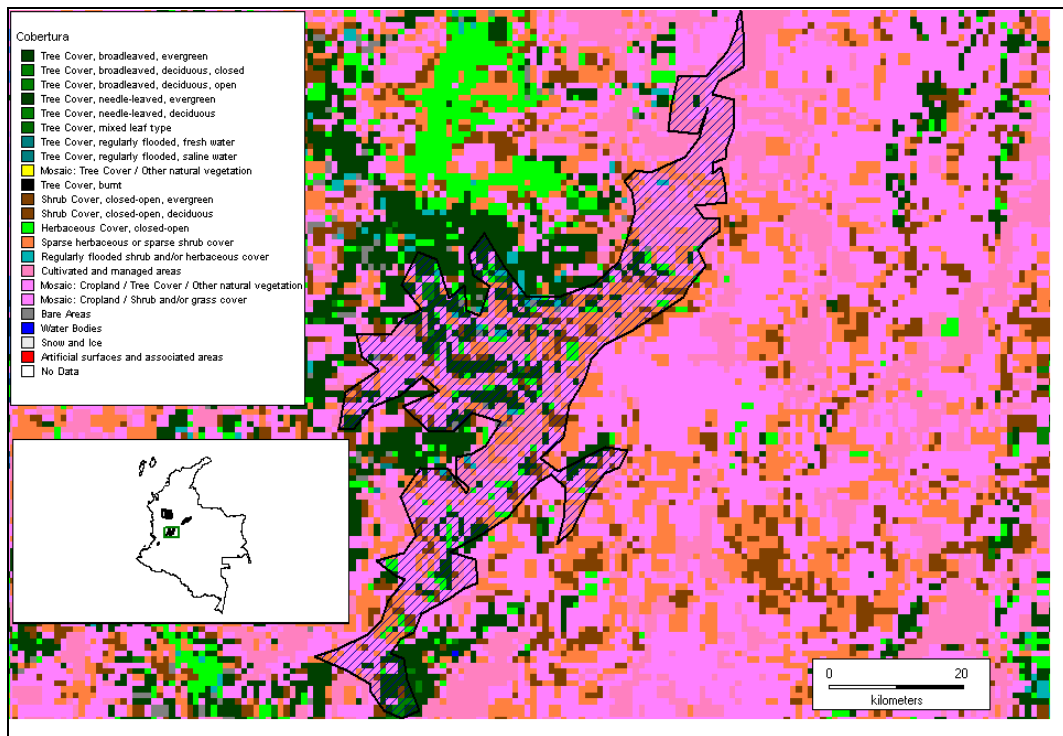


Figura 14. Cobertura vegetal en áreas prioritarias de conservación en el Departamento del Tolima.

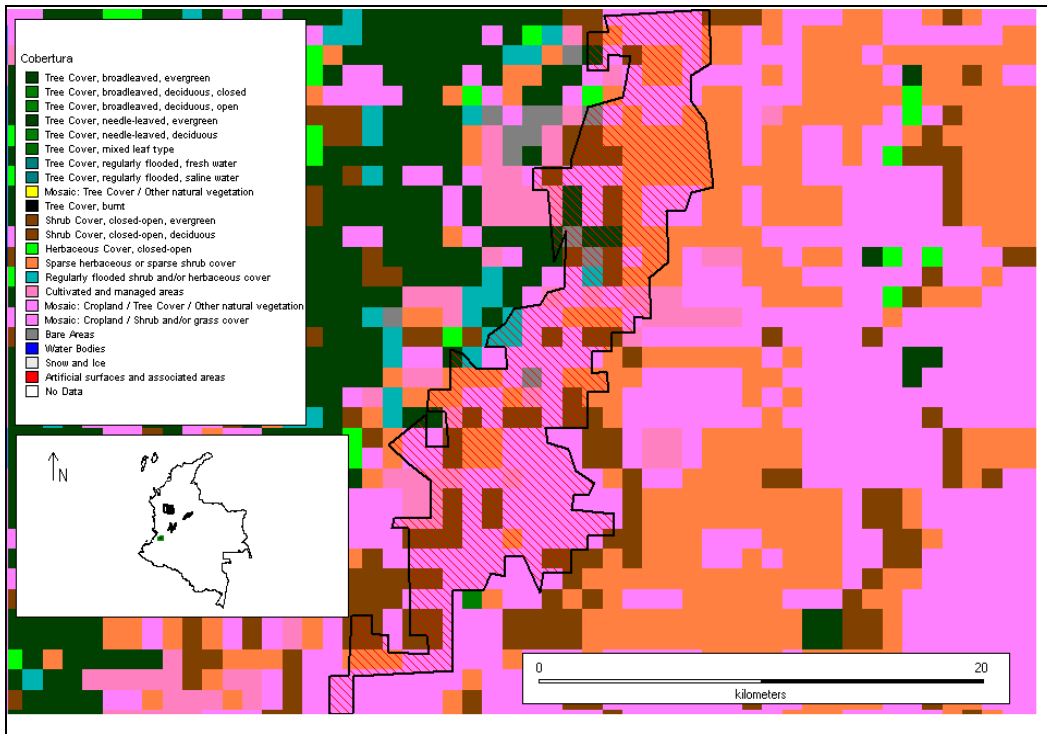


Figura 15. Cobertura vegetal en áreas prioritarias de conservación en el Departamento del Valle del Cauca.

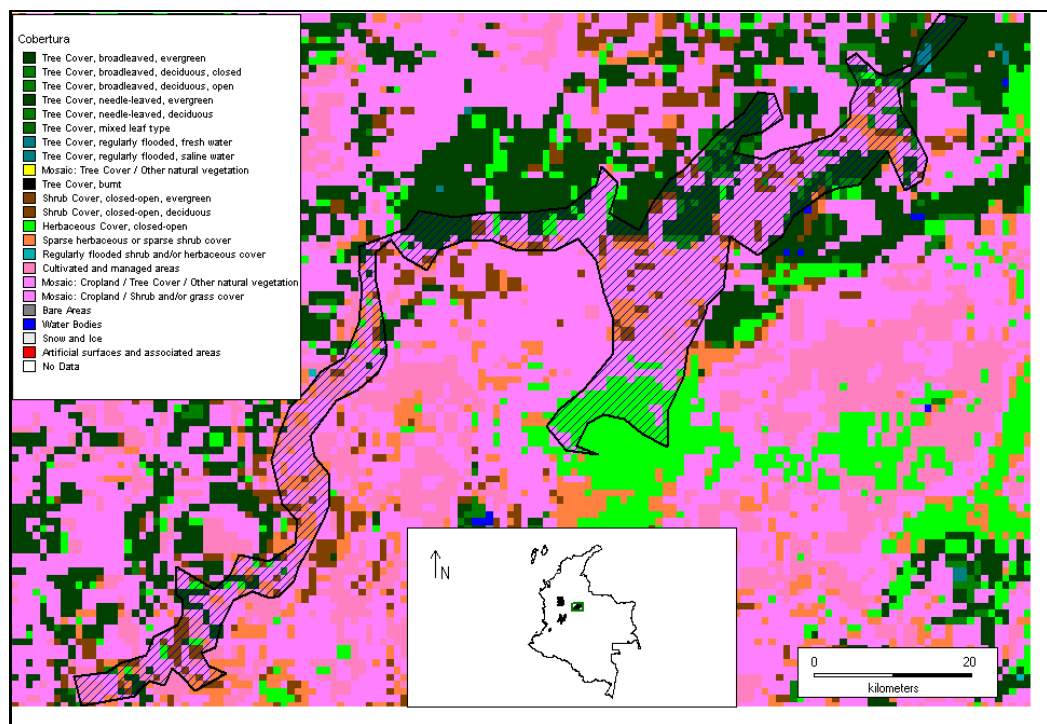


Figura 16. Cobertura vegetal en áreas prioritarias de conservación en los Departamento de Boyacá, Santander y Cundinamarca.

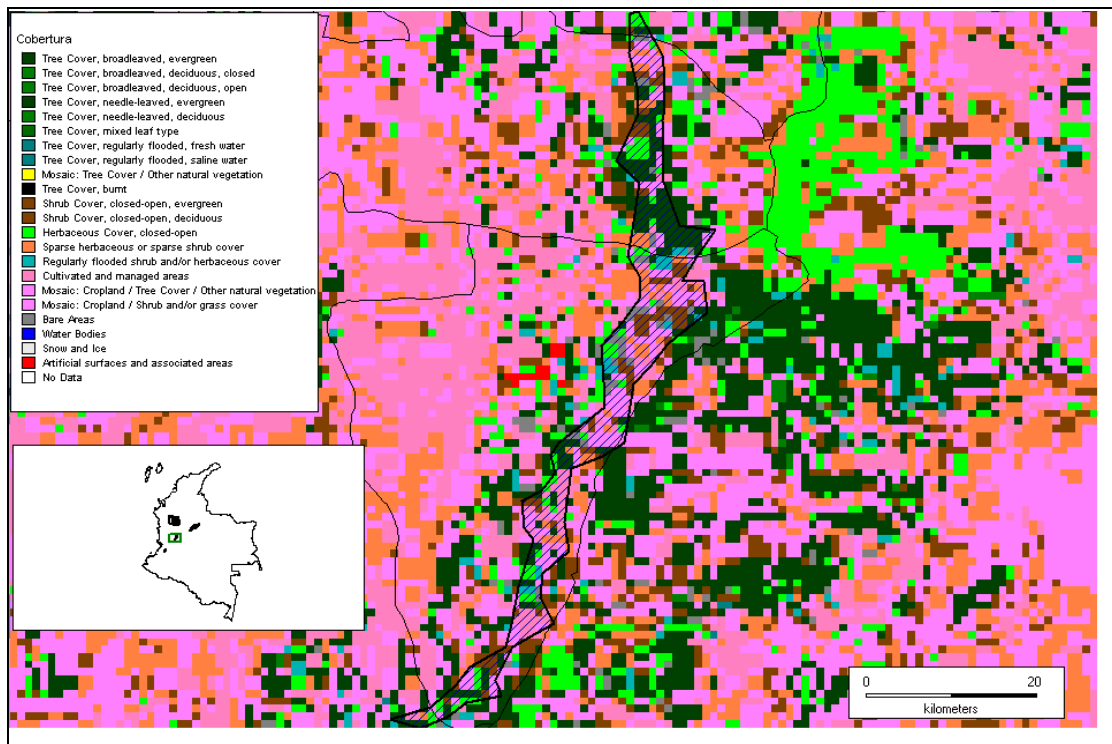


Figura 17. Cobertura vegetal en áreas prioritarias de conservación en el Departamento del Quindío y Eje cafetero.

Una vez definida la relación entre las áreas propuestas y su respectiva cobertura vegetal, se aumentó la escala de definición en las áreas importantes para la conservación, limitando las mismas a las zonas de bosque continuo en los diferentes departamentos (Figuras 18-21). La tabla 6 resume el área total de estas zonas para cada departamento.

Tabla 6. Área total de las zonas importantes para la conservación del roble por Departamento.

Departamento	Área Total (Km ²)
Antioquia	2458.7158
Santander, Boyacá y Cundinamarca	251.1486
Valle del Cauca	6.4244
Risaralda	74.2768
Quindío	18.3898

Las áreas en azul en las figuras 18-21, representan las zonas donde la superposición de las áreas de conservación coincidieron con cobertura de bosque. Estas zonas se ilustraron con respecto a su distribución geográfica, altitudinal y político-administrativa.

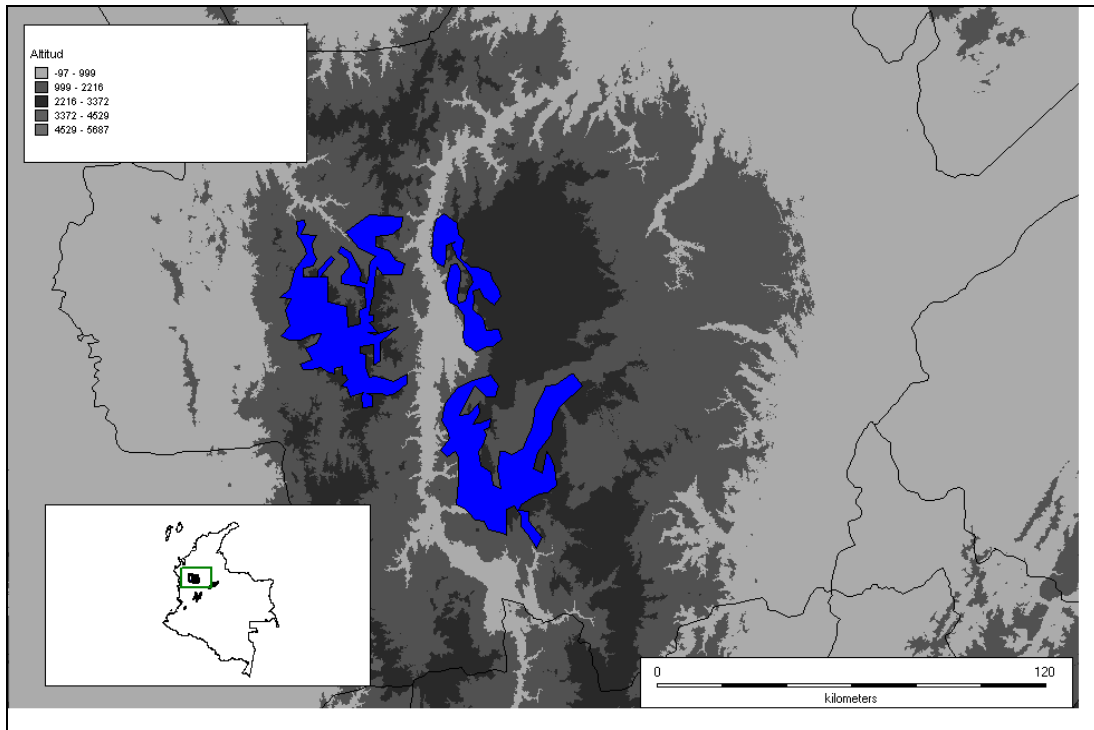


Figura 18. Áreas de bosque continuo importantes para la conservación del roble en el Departamento de Antioquia.

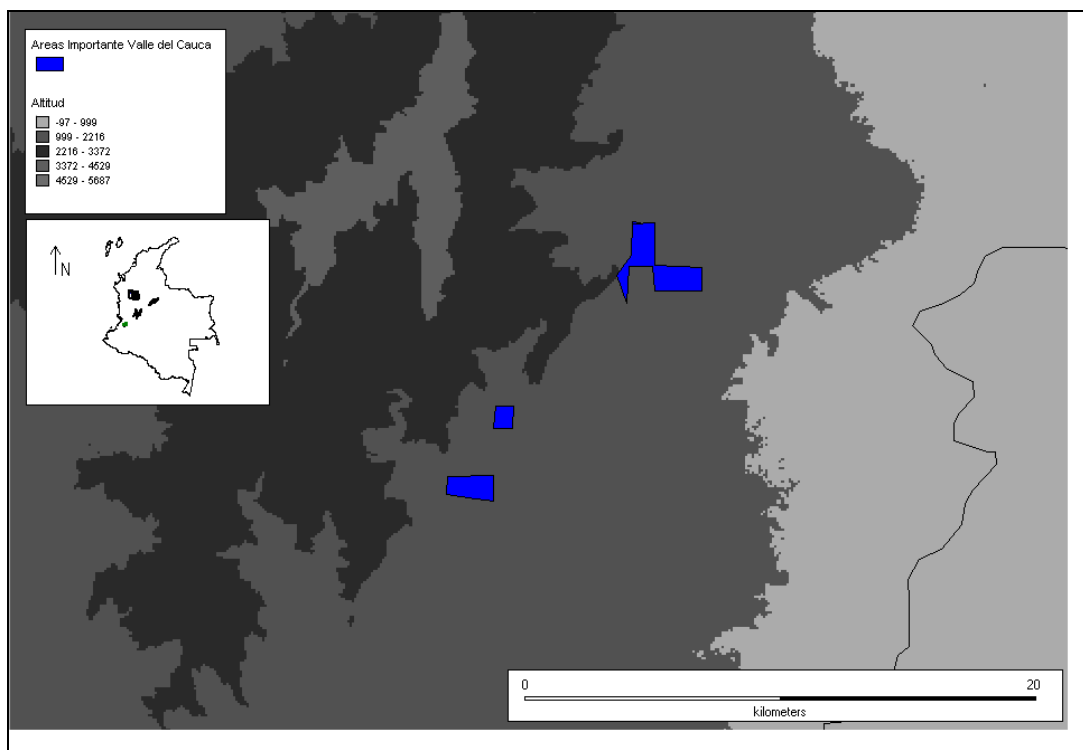


Figura 19. Áreas de bosque continuo importantes para la conservación del roble en el Departamento del Valle del Cauca.

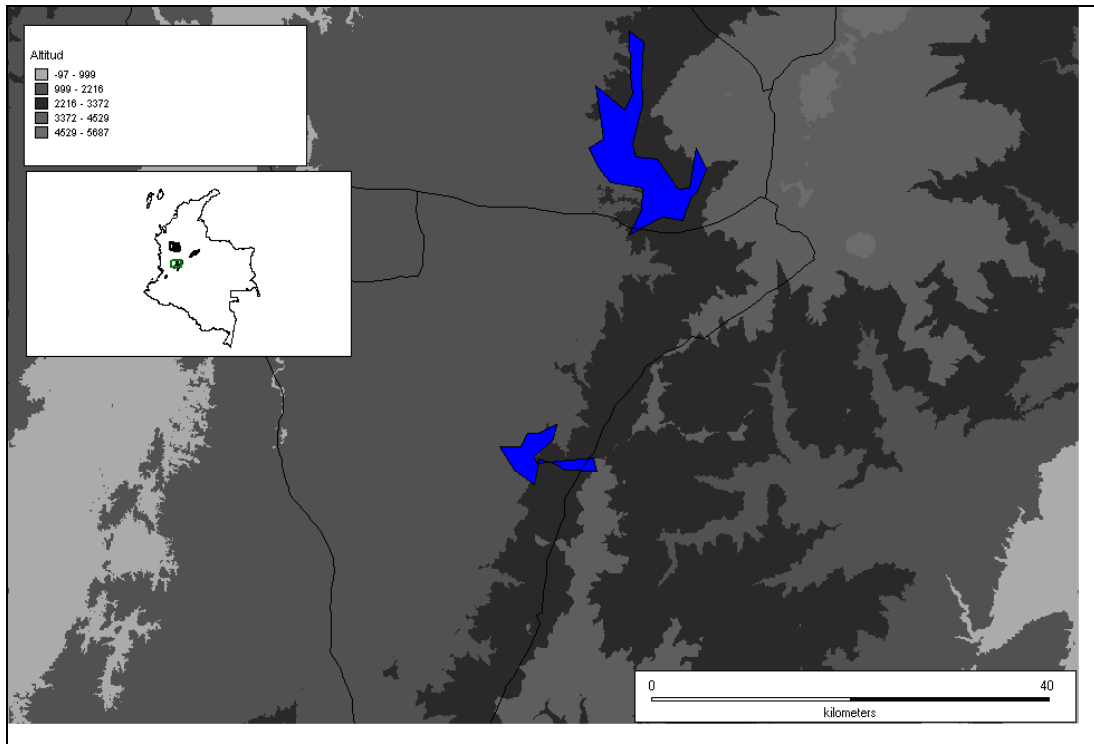


Figura 20. Áreas de bosque continuo importantes para la conservación del roble en el Departamento del Quindío.

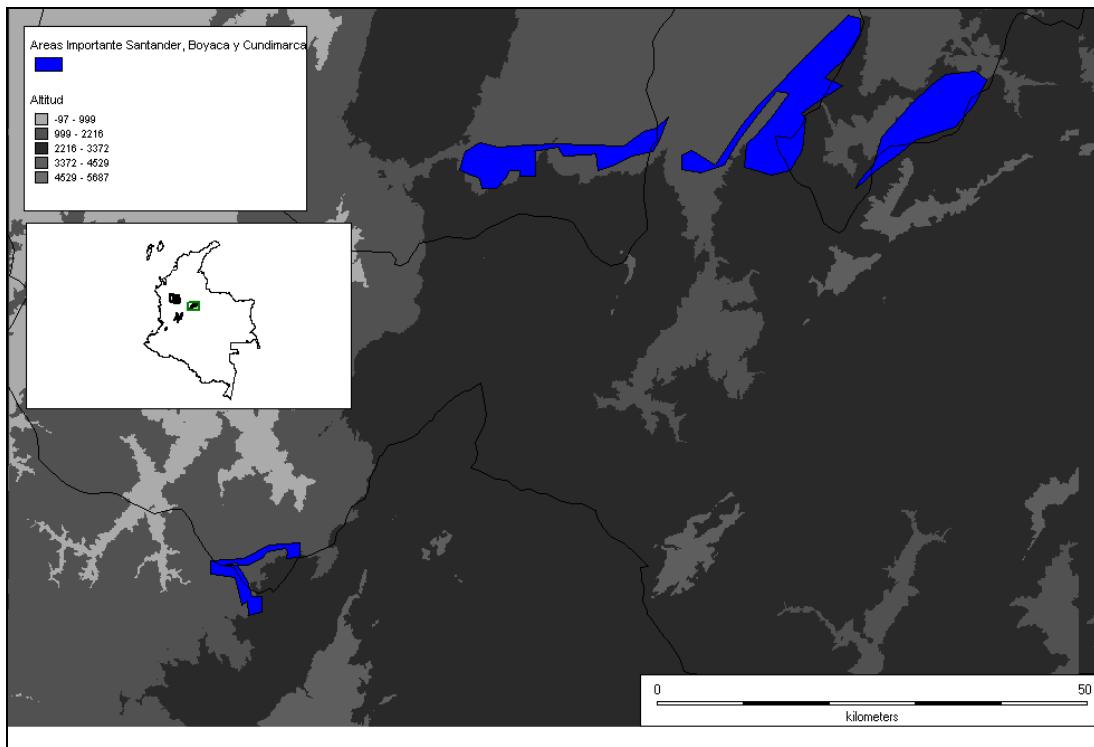


Figura 21. Áreas de bosque continuo importantes para la conservación del roble en el Departamento de Santander, Cundinamarca y Boyacá.

DISCUSIÓN

Prueba de Mantel

Relaciones Genéticas y Climáticas Generales

La relación entre distancia climática con respecto a la distancia genética y Nm, sugiere que las variables más significativas fueron: temperatura anual promedio, temperatura mínima en el mes más frío, temperatura promedio del cuarto más húmedo, temperatura promedio del cuarto más seco, temperatura promedio del cuarto más cálido, temperatura promedio del cuarto más frío y estacionalidad de la precipitación.

Considerando que el bosque de roble fue inicialmente dominante para las condiciones interglaciales, y posteriormente de forma gradual, se fue haciendo abundante durante las condiciones cálidas (logrando a la fecha doblar su rango ecológico desde FAD) (Hooghiemstra & Van der Hammen, 2004) debido a adaptación a nuevos nichos, o bien la ignorancia de la totalidad del rango de tolerancia ecológica de los taxa presentes (Hooghiemstra & Van der Hammen, 2004), se podría sugerir que la gran variación en las condiciones climáticas durante estas épocas, podrían haber moldeado la estructura genética y demás parámetros genético poblacionales, como el número de migrantes por generación, diversidad genética, estructura genética entre otros.

Los cambios en climas fríos y secos contra climas cálidos y húmedos, reflejarían estados de glaciación diferentes, es decir, el primer grupo es característico de periodos glaciales y el segundo de interglaciales (Futuyma, 2005; Lomolino, 2006), los cuales vale la pena aclarar se presentan hasta este momento. Al disminuir las distancias climáticas en los periodos de bajas temperaturas, se pudieron presentar extinciones locales y desplazamiento de las poblaciones hacia cinturones comprimidos de vegetación más bajos, aumentando la posibilidad de encontrar eventos como flujo de genes entre linajes sometidos a un proceso previo de adaptación climática.

Este proceso de adaptación es fundamental para la colonización altitudinal de los sistemas cordilleros Andinos de aquel entonces, en gran medida en bosque Andino y alto Andino, donde hoy en día *Q. humboldtii* es considerado como taxa clave en análisis palinológicos, que describe la evolución del bosque montano en los Andes colombianos (Van't Veer & Hooghiemstra, 2000).

Temperatura Promedio en los Cuartos Cálido, Frío, Seco y Húmedo

Cada temperatura promedio por cuartos presenta valores de relación negativos (Tabla 3). Es posible que las variables significativas correspondan a las condiciones climáticas más limitantes en épocas glaciales e interglaciares durante los procesos de adaptación climática que generó el roble en su colonización (Van't Veer & Hooghiemstra 2000). Sin embargo, el valor negativo observado no es consistente con el comportamiento esperado. El lapso de tiempo tan amplio entre los periodos de glaciación, y poblaciones ubicadas en los cinturones de vegetación, después de las compresiones debieron haber generado intercambio de polen y, por ende, flujo de genes constante. Es muy probable que después de determinadas generaciones, se homogenizara la distribución de la información genética para la especie, disminuyendo la distancia genética que debería estar representada con una relación directamente proporcional con respecto al estado cálido y húmedo. Así, la relación observada obedecería a un artefacto estadístico dada la gran cantidad de comparaciones que se realizan en la prueba de Mantel.

Al considerar la biología reproductiva del género *Quercus*, podemos encontrar que los primordios de la inflorescencia inician su desarrollo al final de la temporada de crecimiento, estos continúan su desarrollo y alargamiento en respuesta a condiciones climáticas específicas del medio (Borghart & Pigg 1999). En zonas desérticas por ejemplo, rangos específicos de precipitación condicionan el desarrollo de primordios florales, y algunas especies de *Quercus* presentes en zonas con estaciones, limitan el crecimiento de los primordios hasta percibir temperaturas cálidas en la primavera (Sharp & Sprague 1967). Por lo anterior, si los primordios florales son condicionados por eventos climáticos, el flujo de genes mediado por intercambio de polen y dispersión de semillas, posiblemente evidenciaría el cambio o efecto de estas variables ecológicas; así, aunque el carácter de la relación (r) sea negativo y por tanto inconsistente, la significancia observada en la prueba de Mantel puede indicar causalidad en la probabilidad de relación entre las matrices.

Temperatura Mínima en el mes más Frío

La temperatura mínima en el mes más frío podría haber determinado momentos críticos para los primeros establecimientos de las poblaciones, teniendo en cuenta que el roble no fue un elemento dominante en los primeros periodos glaciales. Esta relación inversa entre distancia genética y temperatura observada ($r=-0,185$ $P=0,041$) podría obedecer a la expansión de flora paramuna. Durante esta expansión disminuyeron las temperaturas de los cinturones de vegetación y se presentaron nevadas nocturnas, favoreciendo (para la etapa peniglacial) la dominancia de vegetación característica de páramos (Van der Hammen, 1974). Por lo anterior, poblaciones adultas y en desarrollo de *Quercus* se reducen dejando el camino libre a grupos de Gramineae, Ericaceae, Hypericum, entre otras, que desplazaron el roble hacia sumideros en elevaciones menores (este desplazamiento de los cinturones de vegetación pudo llegar a abarcar distancias hasta de 1500 metros desde los niveles originales) (Simpson, 1975; Van der Hammen & Gonzales, 1960), donde los organismos que prevalecieron ante estas condiciones limitantes, se homogenizarían frente a las poblaciones en sitios mas cálidos.

Temperatura Anual Promedio y Estacionalidad de la Precipitación

La temperatura anual promedio ($r=-0,192$ $P=0,034$) y estacionalidad de la precipitación ($r=2,42$ $P=0,006$) según algunos autores, pueden ser influidas por las concentraciones de Dióxido de Carbono; este genera cambios en la cantidad, intensidad y estacionalidad de las variables a nivel global y regional (Mahlman, 1997; Giorgi *et al.*, 1998; Weltzin & McPherson, 2000). En las regiones áridas y semiáridas, donde la vegetación depende de la precipitación, estacionalidad de la misma y de la composición del suelo, se producen cambios significativos en la composición, distribución y abundancia de las plantas (Stephenson, 1990; Weltzin & McPherson, 2000). Es importante considerar en este punto que según Hooghiemstra & Van der Hammen (2004) las comunidades vegetales cambian y exhiben una alta complejidad de respuestas ante el cambio ambiental. Los principales factores que forzaron estos cambios durante el Pleistoceno fueron la temperatura, precipitación y cambios atmosféricos en las concentraciones de Dióxido de Carbono (Hooghiemstra & Van der Hammen, 2004).

Un coeficiente de variación en la temperatura alto y significativo ($r=0,242$ $P=0,006$), sugiere cambios considerables en la estacionalidad de la precipitación anual. Este valor indica que en los Andes colombianos se presentan épocas de precipitación alta y baja, por lo tanto, existirían una gran cantidad de hábitats potenciales distintos para la explotación o colonización por parte de las poblaciones ya establecidas de roble. Según Weltzin & McPherson (2000), cambios en la estacionalidad inciden en la dinámica poblacional del género (proceso observado principalmente en *Quercus emoryi*). Además, comentan que el verano es importante para la producción de semillas y establecimiento de las plántulas, estos resultados son comunes del roble y otras plantas leñosas (p.e., *Acacia*, *Juniperus*, *Pinus*, *Prosopis*) donde el reclutamiento está constreñido por la variación interanual y estacional de la precipitación.

Si el proceso de reclutamiento efectivamente es modificado por la dinámica climática, entonces la distribución de la frecuencia alélicas, se verá modificada por selección de individuos aptos frente a ciertas condiciones ambientales predominantes. La temperatura anual promedio al incrementarse, podría reducir la distancia genética debido a una selección positiva frente a la producción de semillas, establecimiento de plántulas y posterior homogenización en las poblaciones para los fenotipos respectivos; mientras que la estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación de la precipitación anual) que implica periodos fluctuantes, controlaría de cierta forma esta homogenización al reducir el índice de reclutamiento para estos grupos de poblaciones, disminuyendo la competencia para las generaciones de fenotipos distintos que se desarrollaran en las épocas de invierno.

Diversidad Genética, Variables Geográficas y Climáticas.

La diversidad genética no mostró relación alguna con las variables evaluadas (Tabla 3); debemos considerar que las poblaciones de roble constantemente bajo procesos de adaptación climática contrastantes, no ha incurrido en eventos de especiación propiamente dichos; esto sumado a la aparente gran cantidad de poblaciones, hace que los eventos de cruzamiento entre organismos relacionados se reduzca, sin generar efectos evidentes en la heterocigocidad, pues la reducción en la misma, se considera íntimamente ligada a la sub-estructuración poblacional y procesos endogámicos relacionados (Hartl & Clark, 1997), ambos característicos en la teoría del aislamiento por distancia (Wright, 1943).

Es normal que la diversidad genética no se vea relacionada con cambios en las demás variables estudiadas, pues a diferencia de la distancia genética la diversidad tiene cierto grado de independencia frente a la distribución espacial, aunque los cambios en las frecuencias dependen de las relaciones entre o dentro de las poblaciones; este índice (H_n) no discrimina el origen u organización de los alelos, es decir, dos poblaciones pueden ser distantes y disímiles sin que la diversidad genética en ambas difiera en gran medida; Por el contrario, la distancia genética sí tendrá en cuenta el origen y relación de ambas poblaciones, con respecto a la distribución y frecuencia de los alelos para definir grupos comunes por similitud (Hartl & Clark, 1997).

Altitud y Variables Genéticas

El desarrollo de los bosques de *Q. humboldtii* en la zona superior del bosque andino, pudo haber llevado a un incremento de la altitud en al menos unos cientos de metros con respecto a la posición en que se encontraban las poblaciones en el periodo glacial, como resultado de adaptación ecológica; sin embargo este efecto presenta serias dificultades en el momento de ser cuantificado (Hooghiemstra & Van der Hammen 2004).

Considerando la altitud de las poblaciones actuales, se encontró que a medida que esta aumenta, el número de migrantes por generación para el roble también se incrementa ($P=0,022$); así los grupos sometidos a una mayor presión selectiva en estas zonas límites del cinturón de vegetación montano, podrían haber desarrollado poblaciones que mantuvieron flujo de genes con poblaciones cercanas, aparentemente en una proporción mayor a la presente en las zonas montañosas más bajas. Este efecto sería similar al intercambio restringido entre zonas paramunas, donde cada una asemeja “islas” inmersas en una matriz altitudinal de menor elevación. La relación observada puede deberse a altos niveles de humedad y precipitación en las zonas de mayor elevación, lo cual limitaría el transporte de polen por medio del viento hacia las poblaciones vecinas, factor que implicaría la reducción que evidencia la prueba de Mantel con respecto a la distancia genética observada (para el cual la variable climática explica un 29% de la información genética).

Gradientes de humedad y precipitación fuertemente asociados con cambios en la altitud, pueden fortalecer eventos de aislamiento por distancia, donde se generan modificaciones climáticas asociadas a cambios en las distancias en términos altitudinales, por lo que tendríamos para esta situación, el solapamiento de dos eventos (altitud y latitud) con respecto a la distribución de las frecuencias alélicas para las poblaciones estudiadas.

Esta relación inversa de número de migrantes con respecto a la altura de las poblaciones podría en cierto sentido ser consistente con procesos de adaptación climática, pues de no ser un evento constante a través del rango de distribución del roble la homogenización de las poblaciones sería muy posible. Con respecto al proceso de adaptación es importante tener en cuenta que eventos de aislamiento podrían implicar una futura pérdida de diversidad genética para las poblaciones (Sork & Smouse 2006).

Distancia Geográfica y Variables Genéticas

La distancia geográfica que separa las poblaciones junto a sucesos geológicos importantes, generalmente pueden modelar la estructura genética de una especie; para poblaciones vegetales entre individuos espacialmente cercanos se han registrado procesos de micro diferenciación con respecto a individuos presentes a cierta distancia (Sokal *et al.* 1989).

Aún a escalas geográficas sumamente pequeñas, la estructura genética ha sido detectada claramente para poblaciones vegetales, sin embargo en otros casos han sido reportadas distribuciones aleatorias o semi-aleatorias (Escudero *et al.* 2003). Por lo anterior, es importante complementar los estudios micro-geográficos con trabajos que abarquen escalas mas amplias, donde las relaciones genéticas evidencien patrones contrastantes.

La mayoría de los estudios en especies pertenecientes al género *Quercus* limitan su análisis a describir el comportamiento de parámetros genéticos a escalas geográficas pequeñas (Petit *et al.*, 1997; Montalvo *et al.*, 1997; Streiff *et al.*, 1998; Chung *et al.*, 2002; Magni *et al.*, 2005); tan solo un estudio desarrollado en Taiwán considera una escala geográfica amplia, bajo el mismo criterio usado en el presente estudio (Lee *et al.* 2006; sin embargo la distribución en este caso no es tan alta).

Esto se debe en cierta medida a la dificultad de discriminar procesos de aislamiento o autocorrelación espacial en medios geográficamente heterogéneos (como los Andes Colombianos).

Aunque el resultado observado es altamente significativo ($P < 0.001$), explica de forma moderada la variación geográfica ($r = 0,268$), sugiriendo que la distancia genética entre las poblaciones tiende a aumentar a medida que la distancia geográfica también lo hace. La distancia geográfica implica barreras al flujo de genes, bien sea por medio de flujo de polen o dispersión de semillas (las cuales presentan baja movilidad debido a su tamaño y a la falta de vectores que la desplacen grandes distancias), la disminución en el número de migrantes por generación corresponde con el comportamiento esperado y, por tanto, es normal.

Este porcentaje de explicación es consistente con los dendrogramas de similitud basados en la distancia genética de Nei (1987) (datos no incluidos), donde existen agrupaciones geográficas evidentes y bien soportadas en las cuales las poblaciones del Cauca, Quindío y parte de Antioquia se agrupan con sus similares; sin embargo, existen casos donde otras poblaciones de Huila, Antioquia, Valle del Cauca y Quindío se agrupan rompiendo con este esquema de concordancia geográfica.

Por lo anterior, es normal que los coeficientes de correlación sean bajos; sin embargo, es importante tener en cuenta que independiente de estos valores, existe una alta probabilidad que se presente una distribución localizada de las frecuencias alélicas, es decir, la distribución de estas no sigue patrones netamente aleatorios, existen condiciones bien sean geográficas o asociadas a las mismas que generan una distribución particular de la distancia genética.

Número de Migrantes por Generación y Distancia Geográfica

Dada la baja capacidad que posee el polen de *Quercus humboldtii* para desplazarse, y la aparente falta de dispersores de semillas con altos rangos de desplazamiento, es normal encontrar valores negativos en cuanto a la relación del número de migrantes por generación con respecto a la distancia geográfica; sin embargo, las agrupaciones por similitud en la distribución de las frecuencias alélicas que relacionan poblaciones muy distantes entre sí, siguen siendo un evento extraño sin una explicación completamente convincente.

Sería importante tener en cuenta en este aspecto, que los procesos continuos de migración altitudinal y latitudinal pudieron haber generado extinción local de algunas poblaciones, así que las relaciones observadas en la actualidad, pueden deberse a fragmentación de poblaciones antes distribuidas de forma homogénea en los Andes, y recolonizaciones posteriores por otros acervos genéticos (Figura 23).

Debido a los procesos de población y repoblación constante, sumado a eventos de adaptación climática, y posible diferenciación por distancia o elevación, algunas poblaciones de linajes antes dominantes pudieron haber ido reduciendo su rango geográfico, dejando poblaciones relictuales interactuando con las nuevas poblaciones dominantes (formando incluso zonas “híbridas” o de solapamiento ecológico)

Si este proceso hubiese continuado a través de los Andes, pequeñas islas de grupos familiares remanentes pudieron haber sobrevivido a través del tiempo, manteniendo algunas características genéticas, que hoy en día favorecen el agrupamiento por similitud con respecto a poblaciones distantes. Sin embargo, este postulado es hipotético, carente de soporte experimental real, pues sólo un incremento en el muestreo a través del territorio sin caracterizar podría validar en cierta medida esta idea.

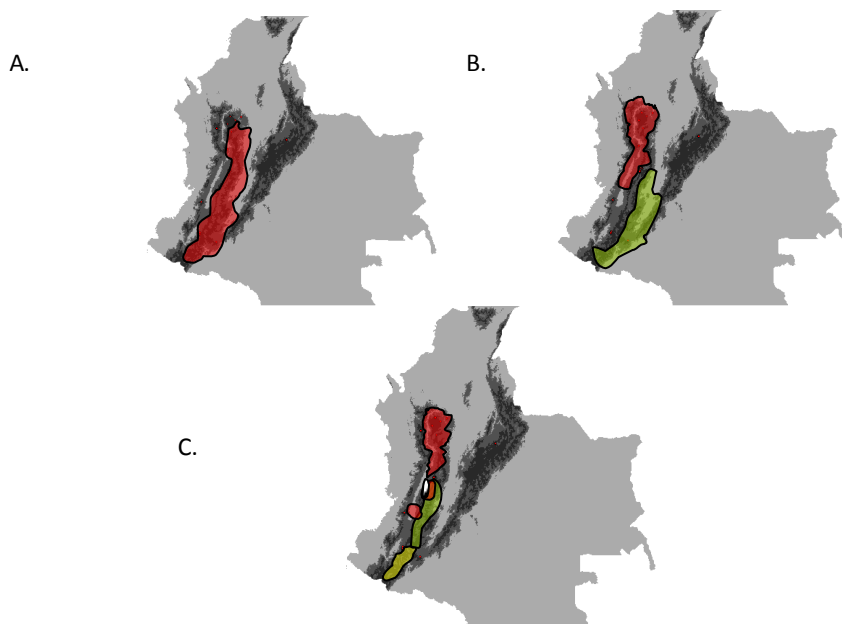


Figura 23. Modelo hipotético de diferenciación genética entre poblaciones distantes; A. Poblaciones hipotéticas inicialmente dominantes pertenecientes a un mismo acervo genético; B. Procesos de diferenciación latitudinal; C. Distribución de “islas” de poblaciones de roble antes dominantes, la zona de barras cruzadas evidencia zonas de intercambio genético entre ambos grupos.

Prueba Parcial de Mantel

La prueba parcial de Mantel realizada indica que entre las variables que influyen sobre la distancia genética entre poblaciones de roble, la distancia geográfica es la que presenta una relación mas estrecha, al explicar mas del 20% de la variación en la variable genética. Este resultado es inesperado, dada la aparente falta de estructura geográfica desde el punto de vista genético; sin embargo, es un indicio más que apunta hacia la diferenciación incipiente de las poblaciones hacia gradientes latitudinales.

En este aspecto se debe considerar que la diversidad de especies de roble es mayor en zonas como el sudeste de los Estados Unidos, tierras altas de México, Eurasia montana sub-tropical y el este de Asia (Borgardt & Pigg 1999), presentando una reducción notable desde el norte del hemisferio hacia la zona tropical (Kapelle *et al.*, 1992; Valencia-A. 2004), lo que sugiere que el efecto de la distancia geográfica sobre la diversidad es una posible característica intraespecífica del género. Con el fin de aclarar estos patrones geográficos sería importante determinar las modificaciones de las frecuencias alélicas en términos de clases de distancia, para lo cual se requiere un diseño de muestreo más específico al actual, empezando desde micro-escalas hasta alcanzar la configuración de paisaje.

Con respecto al número de migrantes por generación, se encuentra el caso contrario pues la variable mas importante hace referencia a la estacionalidad de la precipitación. Este resultado es consistente, pues como ya se mencionó en apartados anteriores, el desarrollo reproductivo del polen y semillas en roble, está fuertemente condicionado por los cambios ambientales del medio, generando una gran dependencia de la distribución climática hacia procesos efectivos de polinización y dispersión de semillas, evidenciados posteriormente en flujo de genes y número de migrantes por generación.

Prueba de Mantel para cada Marcador Molecular Microsatélite

Variables Climáticas, Geográficas y Marcadores Moleculares Microsatélites.

Cada locus para estos marcadores moleculares, se caracteriza por contener repeticiones de una secuencia particular, en grupos de bases nitrogenadas un cierto número de veces. Los motivos

de repetición pueden ser mononucleótidos, dinucleótidos, trinucleótidos y así sucesivamente; estos marcadores hacen parte de una clase de loci ampliamente distribuidos en el genoma, en el que se encuentran miles de loci de este tipo (Hartl & Clark 1997). Por lo anterior, es difícil pensar que de los nueve sistemas evaluados (entre miles posibles), precisamente se identifique que en tres ocasiones, a un nivel de significancia considerable ($p < 0,01$), las distancias genéticas entre estos marcadores presente una relación importante con respecto a variables como la estacionalidad de la precipitación y la distancia geográfica.

Para que los microsatélites evidencien una relación directa, significativa y considerable (p.e para OC11 contra la estacionalidad de la precipitación (CV) $r=0,4$ $P < 0,0001$) con respecto a cualquier variable, las secuencias en repetición que las forman, deberían estar de alguna manera ligadas a dominios o motivos funcionales activos, lo que modificaría su frecuencia con respecto a la dinámica de la variable externa. Estos casos tienen cierto grado de probabilidad pues es difícil pensar en eventos totalmente neutrales a nivel genómico; sin embargo, hasta poseer estudios completos de mapeo genético, es imposible corroborar la idea de microsatélites ligados a genes adaptativos, con respecto a condiciones ambientales y/o geográficas específicas.

Esta afirmación no pretende demeritar la idea de ligamiento, pues es un evento raro e importante en el que se debe profundizar, pero dadas las limitaciones por información es arriesgado hacer inferencias más elaboradas.

Sesgo Estadístico, Correlación y Causalidad

Hasta el momento es posible que los resultados obtenidos, respondan a eventos esperados por azar dada la baja significancia de algunas variables, así estaríamos observando eventos relacionados matemáticamente sin implicar una causalidad real. Sin embargo, por esta situación no se debe descartar una posible explicación desde la historia natural de la especie, pues existe una concordancia de las variables climáticas con eventos históricos, que modificaron en gran medida la biota neotropical. El presente estudio no pretendió explicar el comportamiento genético de la especie sobre la base de fluctuaciones climáticas pasadas, pues la información proveniente de análisis de diversidad con marcadores moleculares microsatélites no capta dicha escala temporal.

Si estas variables climáticas y geográficas han modificado la distribución de las especies de forma constante desde la llegada del género a los Andes, y las poblaciones residentes hoy en día exhiben cierta influencia de las condiciones climáticas, es muy posible que las mismas hayan continuado afectando de la misma manera hasta el presente, así la extrapolación no estaría sesgada en términos temporales, pues el proceso de glaciación no se detiene, continúa de forma constante a través del tiempo geológico, prácticamente imperceptible en nuestra escala ecológica.

Finalmente para este apartado es pertinente comentar que el estudio de la historia natural de las especies y la estructura genética han sido consideradas en estudios previos, donde se usan regresiones convencionales para aproximarse al estudio de las relaciones entre la estructura genética, con características como el tamaño del rango biológico, tipos de dispersión, sistemas de apareamiento, entre otros; encontrando que parámetros como el G_{STm} está relacionado con la distribución geográfica y los tipos de reproducción presentes, igualmente el sistema de apareamiento (autofecundación o fecundación cruzada) y los modos de dispersión de las semillas (por gravedad, viento, agua u otros vectores), presentan una relación importante con la estructura genética, inferida por medio de marcadores nucleares y marcadores de herencia materna. En algunas ocasiones incluso el hábito perenne puede ser utilizado para explicar de forma indirecta la diferenciación de estos parámetros genéticos evaluados, mediado por la covariación evolutiva de los sistemas de apareamiento (Duminil *et al.*, 2007).

Adaptación Climática

Para esta prueba esperaríamos que las poblaciones de roble se distribuyeran de forma aleatoria, pero variables que imponen de forma significativa restricciones climáticas para el establecimiento de poblaciones (Tabla 6), genera los resultados obtenidos, es decir, comportamientos distintos a los esperados para una distribución normal. Las variables que exhiben los mayores grados de significancia, ilustran en términos ecológicos (no genéticos) que la especie en cuestión, ha generado o se encuentra generando procesos de colonización y adaptación frente a hábitats específicos (Guevara, 2006).

La falta de correlación en la presente prueba puede deberse al gran número de comparaciones realizadas; así, al disminuir el número de poblaciones simuladas, los valores del índice D tienden a aumentar de forma evidente. Es necesario determinar la relación existente, sobre la magnitud del grado de significancia (menor a 0,01 en todas las pruebas positivas), pues este valor es independiente del número de poblaciones que se comparen, siendo un indicador más confiable.

Las variables que limitan o que más influyen en la distribución del roble para los Andes colombianos son entonces: 2, 7, 15, 18, 19 ($p < 0,01$), 1, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 13 y 16 ($p < 0,001$) (Tabla 1 y 6). Es importante destacar del grupo mencionado, las variables temperatura mínima del mes más cálido, temperatura promedio del cuarto más húmedo, temperatura promedio del cuarto más seco, temperatura promedio del cuarto más cálido, temperatura promedio del cuarto más frío y estacionalidad de la precipitación, pues estas variables fueron identificadas por la prueba de Mantel, como elementos que explican porcentajes importantes en la variación de la distancia para los parámetros genéticos evaluados.

Esta convergencia en los resultados por parte de dos pruebas independientes usando escalas distintas puede ser indicio de causalidad en la relación recién descrita, pues es improbable que al comparar dos juegos de datos distintos (genéticos-climáticos y ecológicos-climáticos) exista concordancia entre las variables más restrictivas para la distribución del roble.

Distribución Potencial y aproximaciones a la Conservación del Roble.

En términos generales, la probabilidad de ocurrencia del roble en los Andes Colombianos es buena (Figura 5), abarcando los diferentes sistemas cordilleranos en ambas vertientes y las zonas interandinas, esto debido a la alta distribución altitudinal del roble que abarca unos 2500 metros. Al modificar las condiciones de simulación del modelo limitando la predicción a las variables con mayor impacto sobre los parámetros genéticos (ver pruebas de Mantel), se encontró un aumento considerable en las zonas de ocurrencia, y extensión en las zonas de menor probabilidad de ocurrencia para las zonas bajas de la zona oriental (Figura 6). Este modelo por sí solo no es muy informativo en términos genéticos, por lo que se adicionó al mismo una representación gráfica de la distribución de la diversidad genética (Figura 7) (Nei 1972), y el número de alelos promedio (Figura 8) por intervalos de distancia.

Posteriormente, sobre esta base se compararon las zonas con mayor diversidad genética (Nei 1972), mayor número de alelos promedio, y mayor probabilidad de ocurrencia, agrupando las mismas como zonas importantes en futuros procesos de conservación para *Quercus humboldtii* (Figura 9). Estas zonas abarcan territorios de los tres sistemas andinos hacia las vertientes internas; sin embargo, al revisar las zonas donde se distribuían las áreas definidas como importantes, se puede percibir que estas coinciden con las poblaciones estudiadas (Figura 10), este resultado es de esperarse, puesto que la caracterización genética, aunque importante aún no es lo suficientemente informativa para limitar zonas con mayor precisión. Sin embargo ya existe cierto poder de discriminación, pues las poblaciones ubicadas en el departamento del Cauca no son consideradas como zonas prioritarias según el análisis realizado, al igual que las dos primeras poblaciones ubicadas en la cordillera occidental (de sur a norte).

Se proponen cuatro zonas posiblemente importantes para la conservación sobre la base de su probabilidad de ocurrencia (Figura 9), dada la falta de datos genéticos para las poblaciones presentes cerca de estas zonas, es complicado definir en términos más exactos la importancia de las poblaciones que allí residen, así que es necesario determinar índices de heterocigocidad y la presencia de alelos nuevos, para sugerir estas áreas como importantes para la conservación de recursos genéticos. Es preocupante que las zonas sugeridas como de alguna importancia para la conservación, en su mayoría no estén presentes o incluidas en zonas protegidas formalmente por la legislación (Figura 11); sin embargo, esta preocupación disminuye al considerar la veda actual para la explotación comercial del roble en el territorio colombiano.

El presente estudio puede ser tenido en cuenta para la continuidad de caracterizaciones genéticas de *Q. humboldtii* en los Andes colombianos, pues con esta información es posible generar propuestas para la expansión de áreas protegidas actuales o el establecimiento de áreas nuevas. En la Figura 24 se ilustran algunas zonas propuestas como importantes para la conservación con respecto a las áreas protegidas actuales. Para los casos particulares del PNN Farallones, PNN Nevado del Huila, PNN de los Nevados, PNN Las Orquídeas, PNN Las Hermosas, PNN los Picachos, PNN Sumapaz, PNN Guanenta y SFF De Iguaque, las zonas propuestas en este estudio hacen parte de áreas vecinas e incluso zonas de amortiguamiento, así que es posible empezar a ser considerar estos sitios, como posibles áreas para la expansión de las reservas naturales, en pro de la conservación de recursos genéticos.

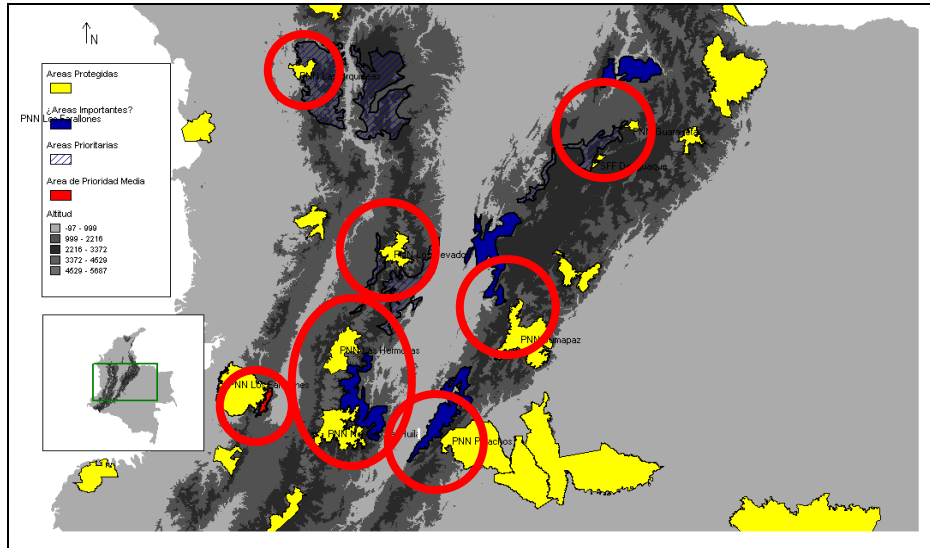


Figura 24. Áreas limítrofes entre zonas propuestas y áreas protegidas actuales.

A una escala geográfica mas fina, se observa una reducción importante del área determinada como importante para la conservación, así como se evidencia en las figuras 18-21, las mayores áreas para la conservación de roble en ecosistemas de bosque continuo, o al menos matrices poco intervenidas, esta limitada a los departamentos de Antioquia, Boyacá, Santander y Cundinamarca; el Valle del Cauca presenta las áreas mas intervenidas o con mayor efecto antrópico en las coberturas vegetales, sin embargo esta no es una restricción para el establecimiento de roble, pues es posible encontrar el mismo en agro-ecosistemas, bosques intervenidos, asociado a algunos cultivos y en otras matrices del paisaje distintas a bosques propiamente dichos.

En esta investigación se priorizan las áreas con mayor grado de zonas boscosas, pues las dinámicas ecosistémicas que allí se presentan favorecen el desarrollo ecológico característico de la especie. Por ejemplo, cambios en la fauna asociada al roble en matrices distintas al bosque continuo, podría modificar eventos como la dispersión de semillas, generando patrones de dispersión distintos a los esperados en condiciones normales. Además, dada la importancia de los ecosistemas formados por la agregación de poblaciones de roble (robleales), es importante generar procesos de conservación en zonas con baja intervención, logrando favorecer la conservación de especies nativas asociadas a los bosques de *Q. humboldtii*, las cuales en matrices como los sistemas agroforestales, no estarán presentes y por ende no se verán protegidas de forma indirecta.

Es importante resaltar que la precisión de este tipo de ejercicios depende de la homogeneidad en el muestreo genético a través de las poblaciones Andinas, y el fortalecimiento de estudios ecológicos en la especie. Para poder validar este modelo deben ser completados varios vacíos en la caracterización genética de las poblaciones del roble en las tres cordilleras de los Andes colombianos, pues de lo contrario las decisiones tomadas se verían sesgadas por la información representada hasta la fecha. Así, esta reflexión debe ser considerada como la primera etapa, en la construcción de una herramienta en el diseño y definición de áreas de importancia para la conservación de recursos genéticos en *Q. humboldtii*. En ningún momento, alguno de sus ponentes sugiere esta propuesta como un producto final y completamente válido.

CONCLUSIONES

- La distribución de parámetros genético-poblaciones como la distancia genética y el número de migrantes por generación, con respecto a las condiciones climáticas en las poblaciones de roble en los Andes colombianos, se ve influida de forma significativa por la temperatura anual promedio, temperatura mínima en el mes mas frío, temperatura promedio en los cuartos mas húmedo, seco, cálido, frío y la estacionalidad de la precipitación.
- La distancia geográfica y la altitud igualmente presentan una influencia significativa con respecto a la distribución de las frecuencias alélicas de las poblaciones andinas de *Q. humboldtii*.
- Las frecuencias alélicas de los marcadores moleculares microsátélites IJ11, OE09, OM07, OC11 y OC19 posiblemente estén siendo limitadas por condiciones climáticas como la estacionalidad de la precipitación, la altitud y la distancia geográfica.
- La distribución potencial del roble presenta altos niveles de probabilidad de ocurrencia hacia las vertientes internas de las cordilleras oriental, occidental y central, en particular en los departamentos de Antioquia, Cauca, Eje cafetero y Santander. Los valles internandinos, la amazonia y los llanos orientales presentan probabilidad baja o nula.
- La unión de la probabilidad de ocurrencia del roble, la distribución de la diversidad genética y del número de alelos únicos promedio, junto con mapas de cobertura vegetal del territorio colombiano, definió 12 áreas importantes para la conservación de recursos genéticos en roble, las cuales en conjunto abarcan un área aproximada de 2808 Km² a través de los departamentos de Antioquia, Santander, Boyacá, Cundinamarca, Valle del Cauca, Risaralda, Caldas y Quindío.

RECOMENDACIONES

- Ampliar la caracterización genética de *Quercus humboldtii* para la cordillera oriental Colombiana, parte media de la cordillera occidental y zonas entre los departamentos del Quindío y Cauca en la cordillera central.
- Explorar mapeos genéticos en otras especies de Roble para determinar la relación entre la ubicación genómica de los microsátélites y dominios o motivos funcionales.
- Una vez homogenizado el muestreo genético de las poblaciones de Roble Andino, retomar el uso de herramientas SIG para la definición de áreas importantes para la conservación del patrimonio genético de la especie.
- Aumentar el número de estudios ecológicos en *Quercus humboldtii* para validar la discusión del efecto ambiental en la biología de la especie.
- Iniciar estudios que evalúen en términos genéticos los cambios de las frecuencias alélicas con respecto a estados sucesionales de las poblaciones de roble, pues el estudio anterior se basa en individuos adultos, dejando atrás el efecto de los procesos de fragmentación en las generaciones actuales.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto se realizo gracias al apoyo económico del programa de becas para el estudio de especies amenazadas, liderado por el Ministerio del Medio Ambiente Republica de Colombia y el instituto para la investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt.

Agradezco a Andrew Jarvis del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Juan Diego Palacio y Dora Barrios del Instituto Alexander von Humboldt por su apoyo, ideas y dirección en la ejecución del trabajo.

En ultima instancia brindo mis mas sinceros agradecimientos a todas las personas no mencionadas anteriormente pertenecientes a la Universidad del Quindío, el Instituto Alexander von Humboldt y ajenas a estas instituciones, que colaboraron de una u otra forma en el desarrollo, revisión y corrección de este escrito.

BIBLIOGRAFÍA

Addinsoft. 2004. XIStat version 7.5.

Aldrich, P. R., C. H. Michler, W. Sun & J. Romero-Severson. 2002. Microsatellite markers for northern red oak (Fagaceae: *Quercus rubra*). Molecular Ecology Notes 2:472–474.

Aldrich, P. R., M. Jagtap, C. H. Michler & J. Romero-Severson. 2003. Amplification of North American Red Oak Microsatellite Markers in European White Oaks and Chinese Chestnut. Silvae genetica. 52:3-4.

Barrios, D. Y. & J. D. Palacio. 2005. Estructura y diversidad genética del Roble común (*Quercus humboldtii*) para la jurisdicción de Paisajes Rurales. Instituto Alexander von Humboldt. Informe Final. Programa de especies amenazadas. Trabajo de Grado Facultad de Educación, Programa de Licenciatura en Biología, Universidad del Quindío.

Ballen, A., J. M. Bedoya & J. D. Palacio. 2006. Estructura y diversidad genética de tres poblaciones de Roble común (*Quercus humboldtii* BONPL Fagaceae) en el municipio de Calarca, Quindío Colombia.

Borgardt, S. J. & K. B. Pigg. 1999. Anatomical and developmental study of petrified *Quercus* (Fagaceae) fruits from the Middle Miocene, Yakima Canyon, Washington, USA. American Journal of Botany 86(3):307-325

Busby, J. R. 1991. BIOCLIM-a bioclimate analysis and prediction system. Plant Protection Quarterly 6: 8-9.

Chung, M. Y., J. Nason, M. G. Chung, K-J. Kim, C-W. Park, B-Y. Sun & J-H. Pak. 2002. Landscape level spatial genetic structure in *Quercus acutissima* (Fagaceae). American Journal of Botany 89(8):1229-1236.

Dorado, E., J. D. Palacio & H. Cardenas. 2007. Evaluación de la diversidad genética del Roble común (*Quercus humboldtii* BONPL) en cuatro poblaciones de los Andes Colombianos mediante marcadores moleculares microsátélites. Trabajo de Grado Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Universidad del Valle.

Duminil, J., S. Fineschi, A. Hampe, P. Jordano, D. Salvini, G. G. Vendramin & R. Petit. 2007. Can population genetic structure be predicted from life-history traits?. *The American Naturalist*. 169(5):662-672.

Escudero, A., J. M. Iriando & M. E. Torres. 2003. Spatial analysis of genetic diversity as a tool for plant conservation. *Biological Conservation* 113:351-365.

Futuyma, D. J. 2005. *Evolution*. Sinauer Associates, INC. Sunderland, Massachusetts U.S.A. 603p.

Giorgi, F., L. O. Mearns, C. Shields & L. McDaniel. 1998. Regional nested model simulation of present day and 2 x CO₂ climate over central plains of the United States. *Climatic Change* 33:69-96.

Guevara, E. D. 2006. Caracterización ambiental de variedades criollas para la evaluación potencial y mejoramiento en la producción de frijol común (*Phaseolus vulgaris*) trepador de alta montaña en la zona Andina. Trabajo de Investigación. Universidad Nacional de Colombia sede Palmira, Facultad de Ingeniería y Administración. Ingeniería Ambiental.

Hartl, D. L. & A. G. Clark. 1997. *Principle of Population Genetics*. Third Edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland Massachusetts. U.S.A. 542p.

Hartshorn, G. S. (2002). Biogeografía de los bosques neotropicales. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. M. R. Guariguata y G. Kattan. Cartago, Libro Universitario Regional - LUR -: p. 59-81.

Hijmans, R. J., L. Guarino, M. Cruz, & E. Rojas. 2001. Computer tools for spatial analysis of plant genetic resources data: 1. DIVA-GIS. Plant Genetic Resources Newsletter. 127:15-19.

Hijmans, R. J., L. Guarino, C. Bussink, P. Mathur, M. Cruz, I. Barrantes & E. Rojas. 2004. DIVA-GIS versión 4. Sistemas de información geográfica para el análisis de datos de distribución de especies. Manual versión Enero de 2004. International Potatoe Centre. 91p.

Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones & A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology. 25 (15):1965-1978.

Hooghiemstra H. & T. Van der Hammen. 2004. Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy. Philosophical Transactions of the Royal Society London B. 359:173-181.

Jarvis, A., C. E. Gonzales & J. D. Palacio. En preparación. Biogeography of the Colombian oak, *Quercus humboldtii* Bonpl: geographical distribution and their climatic adaptation.

Kappelle, M., A. M. Cleef & A. Chaverri. 1992. Phytogeography of Talamanca montane *Quercus* forests. Costa Rica. Journal of Biogeography 19(3):299-315.

Lee, Y-Jr., S-Y. Hwang, K-C. Ho & T-P. Lin. 2006. Source populations of *Quercus glauca* in the last glacial age in Taiwan revealed by nuclear microsatellite markers. Journal of Heredity 97:261-269.

Lomolino M.V., B.R. Riddle & J.H. Brown. 2006. Biogeography, Third Edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.

Magni, C. R., A. Ducousso, H. Caron, R. J. Petit & A. Kremer. 2005. Chloroplast DNA variation of *Quercus rubra* L. in North America and comparison with other Fagecea. Molecular Ecology 14:513-524.

Mahlman, J. D. 1997. Uncertainties in projections of human-caused climate warming. *Science* 278:1416-1417.

Manel, S., M. K. Schwartz, G. Luikart & P. Taberlet. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and populations genetics. *TRENDS in Ecology and Evolution*. 18(4):189-197.

Ministerio de Ambiente, Vivienda y desarrollo Territorial.. Resolución número 096 del 20 de Enero de 2006. Republica de Colombia.

Montalvo, A. M., S. G. Conard, M. T. Conkle & P. D. Hodgskiss. 1997. Population structure, genetic diversity and clone formation in *Quercus chrysolepis* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 84(11):1553-1564.

Montoya, N. & J. D. Palacio. 2005. Evaluación de parámetros genéticos en poblaciones de Roble de tierra fría *Quercus humboldtii* BONPL en la jurisdicción de Corantioquia por medio de marcadores microsatélites.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(24):853-858.

Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.

Nei, M. 1972. Genetic distance between population. *The American Naturalist*. 106(949):283-292.

Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the nited States of America*. 70(12):3321-3323.

Pacheco, R. A. & C. A. Pinzón. 1997. Notas divulgativas: El Roble (*Quercus humboldtii*), Santa Fe de Bogotá, Jardín Botánico José Celestino Mutis.

Petit, J. P., E. Pineau, B. Demesure, R. Bacilieri, A. Ducousso & A. Kremer. 1997. Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:9996-10001.

Rodríguez N. A. D., M. Morales & Romero M. 2006. Ecosistemas de los Andes Colombianos. Segunda edición. Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 2006. Ecosistemas de los Andes Colombianos. Biodiversidad para el desarrollo. Segunda edición. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 154p.

Sharp, W. M. & V. G. Sprague. 1967. Flowering and fruiting in the white oaks. Pistillate flowering, acorn development, weather and yields. *Ecology* 48:243-251.

Simpson, B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology* 1(3):273-294.

Sokal, R. R., Jacques, G. M. & Wooten, M. C. 1989. Spatial autocorrelation analysis of migration and selection. *Genetics* 121:845-855.

Sork, V. L. & P. E. Smouse. 2006. Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape Ecology* 21:821-836.

Stephenson, N. L. 1990. Climatic control of vegetation distribution: The role of the water balance. *The American Naturalist* 135(5):649-670.

Streff, R., T. Labbe, R. Bacilieri, H. Steinkellner, J. Glossl & A. Kremer. 1998. Within genetic population structure in *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Assessed with isozymes and microsatellites. *Molecular Ecology* 7:317-328.

Valencia-A, S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 75:33-53.

Van der Hammen, T. 1974. The pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1(1):3-26.

Van der Hammen, T. & E. Gonzales. 1960. Upper Pleistocene and Holocene climate and vegetation of the "Sabana de Bogota" (Colombia, South America). *Leidse Geol. Meded.* 25:261-315.

Van't Veer, R., H. Hooghiemstra. 2000. Montane forest evolution during the last 650.000 yr in Colombia: a multivariate approach based on pollen record Funza-I. *Journal of Quaternary Science* 15:329-346.

Weltzin, J. E. & G. R. McPherson. 2000. Implications of precipitation redistribution for shifts in temperate savanna ecotones. *Ecology* 81(7):1902-1913.

Wright, S. 1943. Aisolation by distance. *Genetics* 28:114-138.

Yeh, F. C., R.-C. Yang and T. Boyle. 1997. *PopGene*. Alberta, Canada, University of Alberta and Center for International Forestry Research.