

Diversidad y estructura genética de *Guadua angustifolia* en la Ecorregión Cafetera colombiana

Jaime Eduardo Muñoz Florez¹;
Ximena Londoño²;
Paula Rugeles¹;
Andrés Mauricio Posso¹;
Franco Alirio Vallejo¹

G. angustifolia presentó alta diversidad genética en la región cafetera de Colombia lo que indica que la población tiene alta posibilidad de tolerar cambios ambientales por su gran número de genotipos y cuenta con una base genética amplia para iniciar programas de mejoramiento.



Foto: Jorge E. Arango

¹ Facultad de Ciencias Agropecuarias Universidad Nacional de Colombia sede Palmira, A.A. 237, Palmira, Valle del Cauca. Correo electrónico: jemunozf@unal.edu.co.
² Sociedad Colombiana del Bambú, A.A.11574, Cali, Valle del Cauca. Correo electrónico: ximelondo@gmail.com

Resumen

Se recolectaron muestras de hojas jóvenes del follaje apical de culmos de *Guadua angustifolia* en 30 sitios de la región cafetera de Colombia con el fin de extraer el ADN y evaluar nueve marcadores microsatélites. Como grupo externo se usaron tres introducciones procedentes del Perú. El material evaluado presentó una alta diversidad genética ($H_e=0,54$) y un valor alto de H_o (0,68) que indica exceso de individuos heterocigotos; esto se explica por la estructura floral de la especie o por un posible caso de incompatibilidad genética. Las introducciones colombianas y peruanas mostraron características diferenciadas. La variación genética al interior de los guaduales se explica por la floración bianual y la presencia de plántulas de origen sexual dentro de cada guadual. Se halló moderada estructura poblacional ($F_{st}=0,09$), asociada a agrupamientos geográficos que se explican, en parte, por el valor de alto flujo genético entre los grupos ($N_m=2,51$).

Palabras claves: *Guadua angustifolia*; bambúes; diversidad genética; biodiversidad; marcadores moleculares; zona cafetera; Colombia.

Summary

Diversity and genetic structure of *Guadua angustifolia* in the Colombian coffee eco-region. *Guadua angustifolia* young leaves were collected in 30 collecting places within the Colombian coffee region, in order to isolate DNA and evaluate nine microsatellites molecular markers. As a control group, three Peruvian samples were used. High genetic diversity ($H_e=0.54$) and a high H_o value (0.68) indicated a heterozygote individual excess that could be explained by the flower structure or a possible genetic incompatibility. A high differentiation between Colombian and Peruvians materials was detected. Genetic variation within bamboo forests was explained by its sexual and vegetative reproduction systems. The population structure was medium ($F_{st}=0.09$) and associated with geographical grouping partly explained by its high genetic flow ($N_m=2.51$).

Keywords: *Guadua angustifolia*; bamboos; genetic diversity; biodiversity; molecular markers; coffee zone; Colombia.

Introducción

La especie de bambú *Guadua angustifolia* Kunth (Poaceae) se distribuye en Colombia en los departamentos de Caldas, Quindío, Risaralda, Valle del Cauca, Antioquia, Boyacá, Cauca, Caquetá, Casanare, Cundinamarca, Chocó, Huila, Meta, Nariño, Norte de Santander, Putumayo, Santander y Tolima (Londoño 1991). El área de guaduales naturales y plantados durante los últimos 25 años (1980-2005) es de 51.000 ha: 46.000 ha (90%) naturales y 5.000 ha (10%) cultivadas (Castaño y Moreno 2004).

En la ecorregión del Eje Cafetero de Colombia, por debajo de los 2000 m de elevación, *Guadua angustifolia*

es la especie de bambú más abundante, aprovechada y promisoría. De acuerdo con el último inventario, en esta zona hay alrededor de 28.000 ha cubiertas de guaduales (Morales y Kleinn 2004) que, en su mayoría, no reciben un manejo adecuado (Camargo 2006). Dichos guaduales presentan características distintas en términos de estructura y composición florística; en particular, número de culmos producidos con fines comerciales y calidad del culmo determinada por sus propiedades físicas y mecánicas (Camargo 2006).

La explotación de la guadua se ha incrementado en los últimos años, lo que indica que hay un mer-

cado creciente para la especie. En el periodo 1993-2004, el departamento del Quindío produjo el 50,3%, Valle del Cauca el 21,2%, Risaralda el 19,1%, Caldas el 8,8% y Tolima solo el 0,6% de la guadua usada en el mercado nacional (Moreno 2006). La industria de la construcción es el principal usuario de la guadua en Colombia; dos terceras partes del producto comercializado se destina a este sector (Held y Manzano 2004). Esta especie se utiliza en construcción desde la época precolombina; de hecho, Colombia es reconocida en el ámbito internacional como pionera en sistemas constructivos con bambú, mejoramiento de los sistemas de uniones y normalización

de ciertos procesos constructivos (Muñoz 2011). Actualmente, existen grandes expectativas sobre el incremento de productos a partir del ecosistema guadua y de la consolidación de una industria alrededor de productos transformados a partir del culmo de guadua. De seguir esta tendencia, se requeriría mayor producción de materia prima, ordenación de los guaduales existentes y plantación de nuevas áreas (Muñoz et ál. 2008).

La diversidad genética de una especie no depende del ambiente y provee información que puede ser útil para orientar los programas de mejoramiento. Tal diversidad se puede estimar mediante marcadores moleculares de ADN. La variabilidad molecular de *Guadua angustifolia* en Colombia ha sido estudiada con ocho loci microsatélites (Torres 2008), con marcadores microsatélites de caña y arroz (Marulanda et ál. 2007), con marcadores dominantes AFLP (Marulanda et ál. 2002) y mediante evaluaciones preliminares con marcadores RAM (*random amplified microsatellites*) (Muñoz et ál. 2008, Rugeles 2011).

El objetivo de esta investigación es estudiar y explicar la diversidad genética de los guaduales del Eje Cafetero; identificar zonas geográficas de alta diversidad genética que permitan orientar las estrategias de conservación, y establecer un banco de ADN de *Guadua angustifolia* y de especies relacionadas en el laboratorio de biología molecular de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira.

La zona de estudio

A partir de información obtenida de los trabajos de tesis de Muñoz (2011), se ubicaron 30 sitios en la región cafetera de Colombia debidamente georreferenciados en cuatro departamentos: Quindío, Risaralda, Caldas y norte del Valle del Cauca (Cuadro 1). Se tomaron muestras de hojas jóvenes del complemento

Cuadro 1. Sitios seleccionados para este estudio

Finca	Municipio	Departamento	msnm	Latitud N	Longitud O
El Bambusal A	Montenegro	Quindío	1252	4.518	-75.790
La Elena B	Montenegro	Quindío	1220	4.531	-75.816
Nápoles C	Montenegro	Quindío	1250	4.555	-75.802
Nápoles D	Montenegro	Quindío	1247	4.564	-75.810
Nápoles E	Montenegro	Quindío	1223	4.557	-75.808
Nápoles F	Montenegro	Quindío	1244	4.555	-75.803
Nápoles G	Montenegro	Quindío	1239	4.551	-75.802
La Secreta H	Circasia	Quindío	1616	4.597	-75.660
El Porvenir I	Circasia	Quindío	1522	4.569	-75.667
El Ocaso J	Quimbaya	Quindío	1164	4.599	-75.816
El Ocaso K	Quimbaya	Quindío	1170	4.596	-75.814
Balsora L	Armenia	Quindío	1190	4.519	-75.771
La Mejorana M	Quimbaya	Quindío	1420	4.607	-75.755
El Ocaso N	Quimbaya	Quindío	1111	4.593	-75.811
Belén Ñ	Circasia	Quindío	1683	4.597	-75.646
Yarima O	Pereira	Risaralda	1221	4.784	-75.788
Eupen P	Pereira	Risaralda	1140	4.836	-75.825
Eupen Q	Pereira	Risaralda	1135	4.840	-75.821
Filipinas R	Pereira	Risaralda	1298	4.736	-75.754
La Esmeralda S	Pereira	Risaralda	1212	4.738	-75.774
CEBG T	Córdoba	Quindío	1176	4.402	-75.716
La Piragua U	Marsella	Risaralda	1153	4.968	-75.715
La Española V	Marsella	Risaralda	1020	4.952	-75.701
El Naranjal W	Chinchiná	Caldas	1318	4.968	-75.661
La Esperanza X	Manizales	Caldas	1776	5.000	-75.565
Lomas Y	Manizales	Caldas	1308	5.005	-75.587
El Nogal Z	Palestina	Caldas	1318	5.008	-75.657
Villa Martha Alfa	Pereira	Risaralda	1320	4.865	-75.752
Las Brisas Beta	Cartago	Valle	1201	4.674	-75.838
Corozal Gama	Cartago	Valle	979	4.678	-75.842

foliar del follaje apical del culmo y se conservaron en nitrógeno líquido hasta su procesamiento en el laboratorio. Se recolectaron como mínimo tres muestras de hojas jóvenes por culmo y tres culmos por sitio. Como grupo externo de control se incluyeron tres muestras de *G. aff. angustifolia* procedentes del Perú. Para la extracción de ADN se utilizó la metodología descrita por Dellaporta et ál. (1983).

Marcadores moleculares microsatélites

Se evaluaron nueve marcadores microsatélites descritos para *G. angustifolia* por Pérez-Galindo et ál. (2009). En el Cuadro 2 se detallan esos marcadores. La reacción de amplificación por PCR se realizó en un volumen final de 25 µl con las siguientes condiciones de reac-

ción: buffer Taq 1X, MgCl₂ 1.5 mM, DNTPs 0,2 mM, Taq Polimerasa 1 U, cebador 2 µM y 40ng de ADN. El perfil térmico se hizo a 94°C por 2 minutos, seguido de 30 ciclos de desnaturalización a 94°C por 1 minuto, hibridación de 50-55°C por 50 segundos, extensión a 72°C por 2 minutos y una extensión final a 72°C por 5 minutos. Para la amplificación se utilizó un termociclador PTC-100. Los productos amplificados se visualizaron en geles de poliacrilamida desnaturalizantes al 4% (19:1 acrilamida-bisacrilamida) corridos a 1600 voltios por una hora y teñidos con nitrato de plata (Sambrook et ál. 1989).

Análisis de la información

La información de los patrones de bandas obtenidos se registró en una matriz numérica; a cada uno de los

Cuadro 2. Marcadores microsatélites y estimadores de diversidad reportados

Locus	Secuencia (5'-3')	Motivo repetido	Tamaño (pb)	Tm	No. alelos	Ho	He
FJ444930	R: CCTTCACATGGTCTCACAAG F: CAGTCTAGCAATCAATTTGAAG	(GATA)8	225-270	55	3	0.73	0.57
FJ444929	R: CTAGATCTTCTAATCAAAGTGG F: TACTAACCGATTGTCCCGTCTAG	(GATA)10	240-260	48	4	0.79	0.62
FJ444932	R: CGCCACGTTAATCCCAGTTAGG F: CCTATACATATATGCATTGTGTGG	(CTAT)10	450-500	54	3	0.86	0.58
FJ476075	R: GTTCCTACATGTAGACATATCC F: CTCTTGGGAGTGAGCATGGTGAC	(CTAT)13	175-195	48	2	0.45	0.36
FJ444934	R: CCCGACAGATAGATGGTCAA F: CTCATTTCTCAATTGCGCAAGAG	(GATA)16	170-190	50	3	0.54	0.61
FJ444931	R: GTCAATCACGCCAGCTCTAACA F: CTCTGACATGTATGGATCTTGCA	(GATA)16	225-275	50	4	0.87	0.72
FJ444936	R: CCCAACAAAGATGGTCAGAT F: CAGGAGATGAGCCTGTAGT	(GATA)9	180-220	55	3	0.83	0.66
FJ444935	R: CTAGGCCCACTCCTATCCCA F: AGCTTCCTCAGAATGCCTAATTA	(CTAT)8	210-260	55	2	0.1	0.15
FJ476076	R: CCTTCAATTAGTACATAGATAG F: GTACAGAACCATCTCATCCT	(GATA)8	230-255	55	5	0.93	0.63

alelos encontrados por locus se asignó un consecutivo, con un máximo de dos valores por locus para cada individuo dependiendo de su genotipo (homocigoto-heterocigoto). Para la selección de bandas polimórficas se consideró como locus polimórfico aquel en el cual la frecuencia del alelo más común es menor al 95%. A partir de esta matriz se realizaron los análisis estadísticos por medio del programa SIMQUAL del paquete NTSYpc (*Numerical Taxonomy System for Personal Computer*) versión 2.0, TFGA (*Tools for Population Genetic Analysis*) y Arlequin versión 3.11. La similitud genética se calculó mediante el coeficiente de Nei (1973).

El análisis de agrupamiento se realizó con el programa SAHN de NTSYS-pc, utilizando el método gráfico de agrupamiento por pare-

jas UPGMA. El dendrograma se construyó con el programa TREE de NTSYS-pc. Para determinar el nivel de asociación o de proximidad, se realizó un análisis de correspondencia múltiple (ACM) según la metodología de Joseph et ál. (1992). Para estimar la diversidad genética se utilizaron los parámetros de heterocigosidad promedio (H) y el porcentaje de loci polimórficos (P), de acuerdo con la fórmula no sesgada de Nei (1973). Los individuos fueron agrupados por lugar de procedencia (Cuadro 3).

Mediante un análisis discriminante se propuso un grupo geográfico de origen del sitio T. Se estimaron como parámetros poblacionales los índices de fijación (Fst, Fis y Fit) descritos por Wright (1931). Con una prueba exacta de diferenciación poblacional (Raymond y Rousset

1995) se verificó la significancia del valor de Fst obtenido y la correspondencia de los grupos formados. Se realizó un análisis de varianza molecular para evaluar la existencia de diferenciación genética entre y dentro de las poblaciones y, finalmente, se estimó el número medio de migrantes por generación (Nm) según Wright (1931).

Resultados y discusión

Diversidad genética de los materiales evaluados

Los patrones de bandas obtenidos con nueve marcadores microsatélites (Fig. 1) mostraron entre 2 y 5 alelos para los marcadores evaluados (Cuadro 2). Para esos mismos marcadores, Pérez-Galindo et ál. (2009) encontraron entre 3 y 9 alelos y Torres et ál. (2009) entre 5 y 14 alelos mediante la amplificación con ocho marcadores. Esto se debe a que en esos estudios se utilizaron materiales obtenidos del Banco de Germoplasma de Bambusoideae del Jardín Botánico Juan María Céspedes de Tulu. Dichas muestras correspondían a diversas especies del género *Guadua* provenientes de distintas zonas geográficas del país.

Cuadro 3. Grupos formados para el análisis de diversidad genética y estructura poblacional utilizando nueve marcadores moleculares microsatélites

Grupo	Sitios	Departamento de procedencia
1	H, N, O, I, Ñ.	Quindío y Risaralda
2	A, B, C, D, E, F, G, J, K, L, M, Beta, Gama	Quindío y Norte del Valle del Cauca
3	P, Q, R, S, T, Alfa	Quindío y Risaralda
4	U, V, W, X, Y, Z	Caldas
5	PE	Perú

El menor número de alelos determinado en el presente estudio se puede explicar por lo reducido de la zona geográfica estudiada y por la inclusión de una sola especie en el análisis de materiales (Muñoz 2011).

El dendrograma de los materiales evaluados (Fig. 2) mostró una clara diferenciación de los materiales de *G. angustifolia* procedentes del Perú (valor de similitud de 0,60), aunque también se observó variación al interior de cada uno de los sitios. A pesar de que la región evaluada es relativamente pequeña, la diversidad genética observada fue alta ($H_e=0,54$ y $H_o=0,68$). El valor de H_o resulta elevado debido a la presencia de individuos heterocigotos en la población evaluada, la posible naturaleza alógama de la especie y las posibles incompatibilidades asociadas a la estructura de la flor (Muñoz 2011, Posso 2011). En la mayoría de los casos hubo mayor similitud genética de uno de los culmos evaluados con otro sitio relativamente cercano (ver en Fig. 2 los casos de A, G, M, E, P, O, H, Z y K).

Con el análisis de diversidad y estructura se determinó una alta diversidad genética para los 30 materiales de *G. angustifolia* evaluados (Cuadro 4). El porcentaje de loci polimórficos para los grupos evaluados y usando los nueve marcadores también fue alto.

Los resultados del ACM (Fig. 3) confirmaron que no existe una relación entre los agrupamientos y las zonas geográficas de procedencia de los materiales; además, se evidenció una alta variación de los materiales en la población evaluada por no formar un grupo homogéneo y la ubicación en un grupo aparte de los materiales procedentes de Perú. Torres (2008) reportó un valor alto de H_e (0,75) y Marulanda et al. (2002), con muestras de la misma colección del Banco de Germoplasma y marcadores SSR descritos previamente para arroz y caña de azúcar, determinaron un nivel considerable de

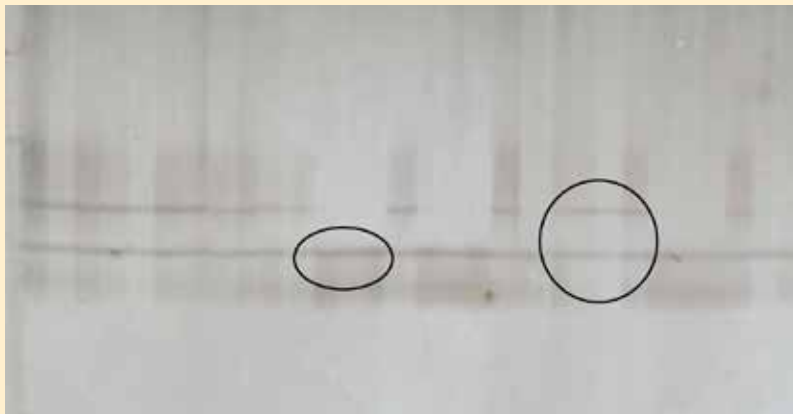


Figura 1. Patrones de bandas obtenidos con el microsatélite FJ476075. Nótese la clara diferenciación de individuos homocigotos (izquierda) de heterocigotos (derecha)

Cuadro 4. Estimación de diversidad por grupos geográficos con microsatélites

Grupo geográfico	n*	He	Ho	Porcentaje loci polimórficos
1 Quindío y Risaralda	12	0,48	0,73	88,89
2 Quindío y Norte del Valle del Cauca	44	0,51	0,65	88,89
3 Quindío y Risaralda	15	0,53	0,75	100
4 Caldas	18	0,54	0,70	100
5 Perú	3	0,33	0,52	55,5

* Número de individuos evaluados

variabilidad entre las especies de *Guadua* evaluadas y un nivel menor de diferenciación genética dentro de las accesiones de *G. angustifolia*.

La prueba exacta de diferenciación poblacional para los grupos geográficos formados para el análisis de estructura poblacional mostró altos valores de significancia ($P < 0,01$), lo que indica que los grupos geográficos son diferenciables genéticamente. Los materiales pertenecientes al grupo 5 (Perú) presentaron la mayor distancia geográfica y genética con respecto a los otros grupos (Fig. 4); esto quiere decir que estos materiales pueden ser parte de un taxón diferente y confirma lo reportado por Londoño (2010) con estudios de caracterizaciones morfológicas. Del grupo geográfico 1 (Quindío: sitios N, Ñ, H, I), los dos primeros se ubican en

el mismo grupo genético, mientras que los otros dos se ubican en grupos genéticos diferentes (Fig. 4). La mayoría de los sitios del grupo geográfico 2 pertenecen al mismo grupo genético y se ubican en el departamento del Quindío (Montenegro, Quimbaya y Armenia) y dos en el Valle del Cauca (Cartago). A este grupo pertenecen cuatro clones superiores seleccionados previamente por sus características de importancia como materiales elite (Muñoz 2011, Rugeles 2011). Estos lugares se caracterizaron por presentar características similares de pH del suelo, contenido de materia orgánica y otras características de fertilidad del suelo, aunque los sitios M y β mostraron contenidos menores de K (Muñoz 2011). El grupo geográfico 3, integrado por los sitios α , O, P, Q, R y S en el departamento

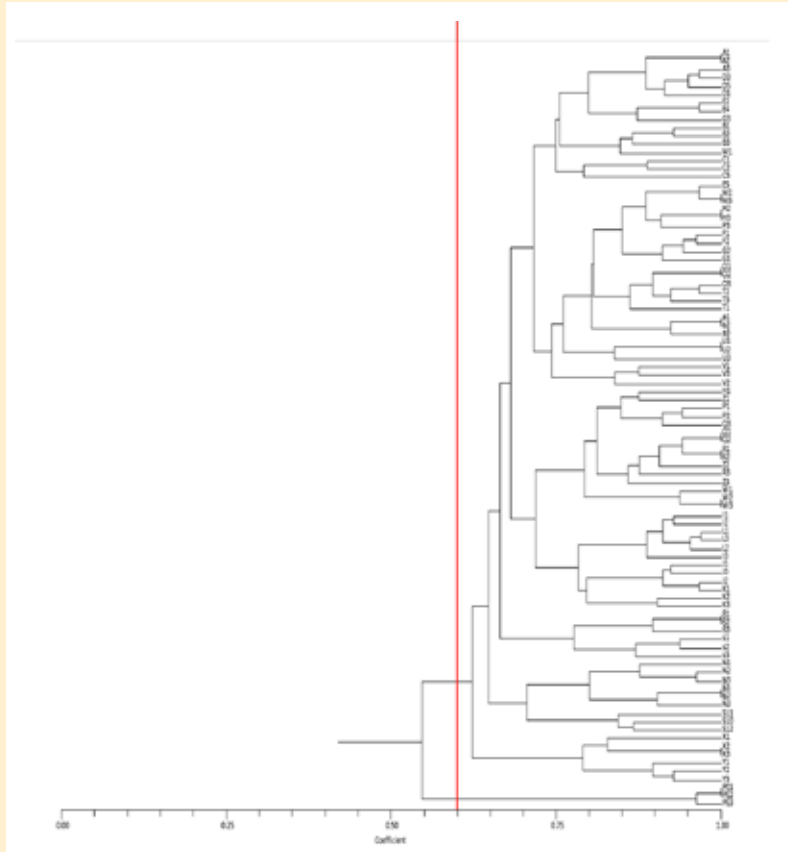


Figura 2. Dendrograma de los materiales evaluados a partir de nueve marcadores moleculares microsatélites

de Risaralda, mostró variación en altitud, materia orgánica de 5,97 a 12,40%, contenidos de Ca desde 6,9% hasta 18,9% y similitud en el pH del suelo (Muñoz 2011). Los sitios de este grupo se ubicaron en dos grupos genéticos; el sitio *S* es el más distante y se ubica en un tercer grupo genético. Para los sitios del grupo geográfico 4, provenientes de Risaralda y Caldas no se encontró una clara relación entre grupo genético y ubicación geográfica.

El dendrograma para los grupos geográficos (Fig. 4) indica la unión de los grupos 2 y 3 con un índice de consistencia de 44,44% de loci que soporta el nodo. En el dendrograma de individuos (Fig. 2), los sitios de los grupos 2 y 3 se agruparon en el mismo clúster, lo cual se

puede atribuir a la relativa cercanía geográfica entre ellos. El siguiente nodo en el dendrograma para grupos geográficos une a los grupos 2-3 con el grupo 1, con un índice de consistencia de 22,2% de loci que soportan el nodo; aquí se agrupan los sitios de Quindío, Risaralda y norte del Valle de Cauca. El tercer nodo es soportado por el 66,67% de los loci y unió los grupos 2-3-1 con el grupo 4, cuyos sitios proceden de la zona norte de la región cafetera donde predominan lugares del departamento de Caldas con altitudes relativamente más altas. El cuarto y último nodo soportado por los nueve loci evaluados unió todos los sitios de *G. angustifolia* del eje cafetero colombiano con los materiales de *Guadua* aff. *angustifolia*

procedentes del Perú y confirma lo obtenido en el dendrograma de sitios (Fig. 2), donde estos materiales se diferenciaron claramente del resto de individuos.

La correspondencia inexacta entre grupos genéticos y geográficos puede deberse al uso que los pobladores de esta región han dado al bambú desde épocas precolombinas. Probablemente, en diferentes momentos históricos los pobladores han transportado culmos de un sitio a otro; también, los frecuentes deslizamientos de suelo en esta región andina han contribuido a dispersar rizomas de *G. angustifolia* en las cuencas hídricas y, por último, el transporte de semilla sexual por las corrientes de agua, aves y otros dispersores (Muñoz 2011).

Estructura poblacional de los materiales evaluados

Los valores asociados a la estructura poblacional fueron $Fit = -0,21 (\pm 0,07)$, $F_{st} = 0,09 (\pm 0,02)$ y $F_{is} = -0,33 (\pm 0,06)$. El valor negativo para Fit se debe a que el valor de H_e es menor al valor de H_o , lo que indica un exceso de individuos heterocigotos en todos los grupos evaluados y se explica posiblemente por una restricción a los cruzamientos al azar. El valor de F_{st} denota una baja estructura poblacional en el eje cafetero, donde los grupos muestreados presentan subdivisión poblacional asociada a lugares geográficos con condiciones características que inciden en las frecuencias alélicas de cada uno de esos grupos. Los resultados obtenidos son muy similares a los de Rugeles (2011) en la misma zona y con marcadores moleculares RAM (0,1), lo cual indica que ambos marcadores moleculares permiten la detección de la estructura poblacional. Estos resultados demuestran que hay un indiscutible flujo genético entre las poblaciones de esta zona y que no existen barreras ni una marcada diferencia entre las poblaciones estudiadas.

El análisis de varianza molecular indica que la variación entre grupos fue de 7,15%, en tanto que la variación entre individuos dentro del grupo fue negativa (0%). El 92,85% de la variación se debe a la varianza dentro de los individuos, lo que se corrobora con los resultados obtenidos mediante los análisis de agrupamiento y ACM que mostraron una alta variación individual de los materiales evaluados. Estos resultados sugieren la presencia de una moderada estructura genética en el eje cafetero y la posible subdivisión poblacional en otras regiones de Colombia. Estudios adicionales que involucren a otras regiones geográficas del país son necesarios para corroborar estos resultados.

El número de migrantes por generación (N_m) se estimó en 2,51, lo cual respalda la hipótesis de intercambio de alelos entre los grupos. Como norma se establece que valores de N_m mayores de 1 son típicos de especies con elevado flujo génico y, por lo tanto, a mayor valor de N_m , mayor es el nivel de flujo génico. Los resultados indican que las poblaciones del eje cafetero presentan un elevado flujo genético que explica los resultados obtenidos con los análisis ya mencionados, como el valor bajo de F_{st} (0,09).

Una hipótesis para explicar el exceso de heterocigotos

En los cinco grupos geográficos, la H_o supera los valores de H_e -desde 13,89% en el grupo geográfico 2 hasta 25,27% en el 1-; el promedio ponderado de H_o superó en 16,8% la H_e promedio. Los valores de H_o indican que es muy posible que las plantas ancestrales de los guaduales provengan de semilla sexual y que algunas de las guaduas actuales son de origen no clonal. El exceso de heterocigotos en los grupos geográficos y en siete de los nueve loci microsatélites evaluados (Cuadro 5) demuestra que hay factores que favorecen la polinización cruzada.

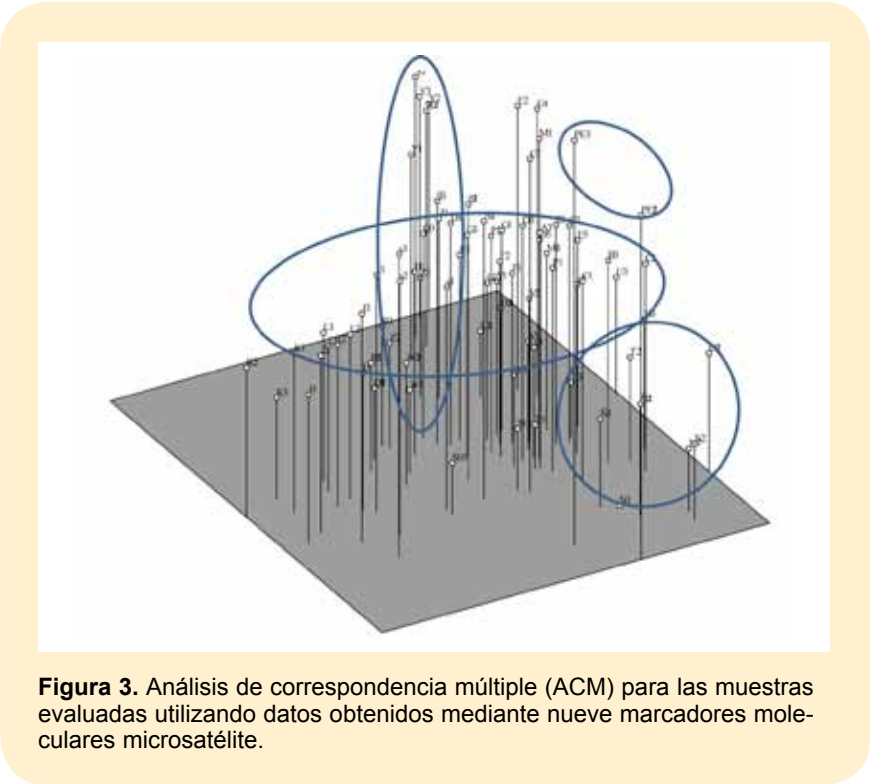


Figura 3. Análisis de correspondencia múltiple (ACM) para las muestras evaluadas utilizando datos obtenidos mediante nueve marcadores moleculares microsatélite.

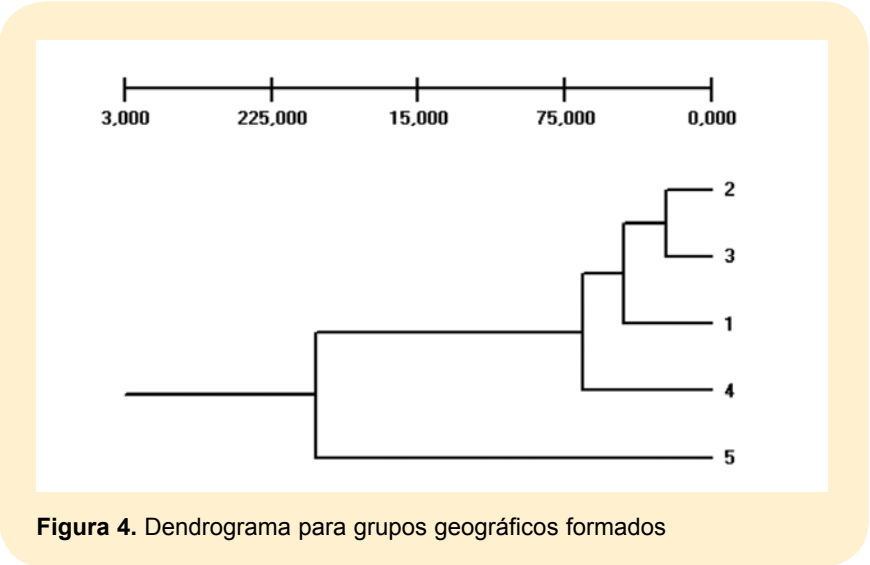


Figura 4. Dendrograma para grupos geográficos formados

La inflorescencia de *G. angustifolia* está formada por pseudoespiguillas multifloras con el androceo y gineceo dentro de un mismo flósculo (Londoño y Clark 2004). Sin embargo, cuando maduran, las anteras se salen del flósculo y se ubican por debajo de los estigmas. El exceso de heterocigotos parece indicar que existe auto-incompatibilidad en esta

especie; deben realizarse estudios más detallados para conocer con exactitud la causa o causas genéticas que la originan.

Conclusiones

G. angustifolia presentó alta diversidad genética en la región cafetera de Colombia lo que indica que la población tiene alta posibilidad de

Cuadro 5. Prueba de equilibrio por locus para marcadores microsatélites incluyendo los 30 sitios

Locus	Heterocigosidad observada	Heterocigosidad esperada	χ^2_e
1	53	43,60	4,273*
2	70	45,80	25,671**
3	41	32,95	5,489*
4	65	45,95	15,81**
5	9	13,00	11,061** μ
6	47	45,86	0,056 NS
07	79	45,56	49,564**
8	71	45,08	30,410**
9	78	45,91	44,934**

* $P(0,05 \leq \alpha \leq 0,001)$, ** $P(\alpha < 0,01)$, NS: $P(\alpha > 0,05)$, μ Desequilibrio a favor de los homocigotos.

tolerar cambios ambientales por su gran número de genotipos y cuenta con una base genética amplia para iniciar programas de mejoramiento.

La baja estructura poblacional indica que hay flujo genético entre grupos lo que podría explicarse por la producción de semillas, su disper-

sión y por el transporte de material vegetal por corrientes de agua.

La variación al interior de los guaduales y el exceso de heterocigotos pueden explicarse por la naturaleza alógama de la especie y la estructura de la flor que favorece la polinización cruzada, lo cual garantiza la heterocigosidad y explica en parte la supervivencia de la especie.

Agradecimientos

Al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural por la financiación de esta investigación mediante el proyecto MADR2008M6336-3616 de la convocatoria Investigación, Desarrollo Tecnológico e Innovación del 2008. A las doctoras Ana Cruz y Yacenia Morillo por sus valiosas contribuciones en la fase de laboratorio.

Literatura citada

- Camargo, JC. 2006. Growth and productivity of the bamboo species *Guadua angustifolia* Kunth in the coffee region of Colombia. Tesis Doctorado. Gottingen, Alemania, Universidad de Gottingen. 205 p.
- Castaño, F; Moreno, RD. 2004. Guadua para todos: cultivo y aprovechamiento. Bogotá, DC. Colombia. 190 p.
- Dellaporta, SL; Wood, J; Hicks, JB. 1983. A plant DNA minipreparation: Versión II. Plan. Molec Biol Rep 14:19-21.
- Held, C.; Manzano, ID. 2004. El sector productivo y el mercado regional de la guadua en el eje cafetero colombiano. Beijing, China. 61 p. (Working Paper No. 51, International Network for Bamboo and Rattan).
- Joseph, JD; Anderson, R; Tatham, R; Black, W. 1992. Multivariate data analysis with readings. 3 ed. New York, USA, Prentice-Hall. 554 p.
- Londoño, X. 1991. Estudio botánico, ecológico, silvicultural y económico-industrial de las Bambusoideae de Colombia. Cespdesia 16-17 (59):51-78.
- Londoño, X. 2010. Identificación taxonómica de los bambúes de la región noroccidental del Perú. Lima, Perú, PerúBambú, Proyecto PD428/06 Rev.2 (F): Informe Final.
- Londoño, X; Clark, LG. 2004. Distribución, morfología, taxonomía, anatomía, silvicultura y usos de los bambúes del Nuevo Mundo. [III Congreso Colombiano de Botánica, Popayán, 7 al 12 de Noviembre de 2004]. Disponible en www.bambuaguadua.org
- Marulanda, ML; Márquez, P; Londoño, X. 2002. AFLP's analysis of *Guadua angustifolia* (Poaceae: Bambusoideae) in Colombia with emphasis in the Coffee Region. Bamboo, Science & Culture. J. Amer. Bamboo Sc.16 (1): 32-42.
- Marulanda, ML; López, AM; Claroz, JL. 2007. Analyzing the genetic diversity of *Guadua* spp. in Colombia using rice and sugarcane microsatellites. Crop Breeding and Applied Biotechnology. 7: 43 – 51
- Morales, D; Kleinn, C. 2004. Inventario de las existencias de *Guadua angustifolia* en el Eje Cafetero de Colombia. In Universidad Tecnológica de Pereira. Memorias Simposio Internacional Guadua, Septiembre 27-Octubre 2, 2004. Pereira, Colombia. p. 85-105.
- Moreno, RD. 2006. Lineamientos generales para la conformación y operación de núcleos forestales productivos para la guadua. Pereira, Colombia Proyecto Manejo Sostenible de Bosques en Colombia, Programa Ambiental GTZ. 64 p.
- Muñoz, JE. 2011. Diversidad genética, estructura poblacional y selección de clones superiores de *Guadua angustifolia* Kunth en la ecoregión cafetera de Colombia. Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Agropecuarias. Palmira, Colombia, Universidad Nacional de Colombia. 151 p.
- Muñoz, JE; Morillo, CA; Morillo, CY. 2008. Microsatélites amplificados al azar (RAM) en estudios de diversidad genética vegetal. Acta Agron (Palmira) 57(4): 219-226.
- Nei, M. 1973. Analysis of genetic diversity in subdivided populations. Proc Nat Acad Sci USA 70: 3321-3326.
- Pérez-Galindo, P; Carlos-Andrés, C; González, G; Iván-Andrés, I; Cárdenas, H. 2009. Cloning and isolation of tetra nucleotide microsatellite clones from *Guadua angustifolia* (Poaceae: Bambusoideae). Molecular Ecology Resources 9(5):1375-1379.
- Raymond, M; Rousset, F. 1995. GenePop (version 1.2) population genetic software for exact tests and ecumenicism. Journal of Heredity 86: 248-249.
- Rugeles, PA. 2011. Genotipificación mediante marcadores moleculares RAMs (microsatélites amplificados al azar) y multiplicación de materiales superiores de *Guadua angustifolia* Kunth. Tesis para optar al título de Magister en Ciencias con énfasis en Recursos Filogenéticos. Palmira, Colombia, Universidad Nacional de Colombia. 140 p.
- Sambrook, J; Fritsch, EF; Maniatis, T. 1989. Molecular cloning: a laboratory manual. 2 ed. New York, USA, Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Torres, MK. 2008. Evaluación del polimorfismo de marcadores microsatélites en *Guadua angustifolia* (Poaceae: Bambusoideae) para la caracterización molecular de las accesiones del Banco de Germoplasma de Bambusoideae del Jardín Botánico Juan María Céspedes de Tuluá. Trabajo de grado. Valle del Cauca, Colombia, Universidad del Valle. 63 p.
- Torres, L; López, DC; Palacio, JD; Duque, MC; Pérez-Galindo, CA; González-Vargas, A; Cárdenas-Henao, H. 2009. Evaluation of the polymorphic of microsatellites markers in *Guadua angustifolia* (Poaceae: Bambusoideae). [VIII World Bamboo Congress held in Bangkok, Tailandia del 16 al 18 de Septiembre de 2009. Proceedings]. p. 64 – 79
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. Genetics 16: 97-159.