

**Estructura y Variabilidad Genética Espacial de Poblaciones de *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés en las
Regiones Andina y Caribe de Colombia**

Pricelis Paulin Polanco Fontalvo

Trabajo de Grado para Optar al Título de Magister en Biología

Directora:

Carmenza Montoya Jaramillo

Ph.D. Biología Vegetal Integrativa

Corporación Centro de Investigación en Palma de Aceite - CENIPALMA

Co-director:

Sergio Marchant Rojas

Ph.D. en Ciencias Biológicas

Universidad Industrial de Santander

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias, Escuela de Biología

Maestría en Biología

Bucaramanga

2020

Dedicatoria

Con mucho amor dedicado a mi madre Rosa María Fontalvo Gómez, quien me ha apoyado siempre para hacer realidad mis sueños.

A mis hermanos Rafael Santos Polanco Fontalvo y Jorge Elías Guevara Fontalvo

A mis abuelos Justo Fontalvo e Isidora Gómez

Y finalmente dedicado a la memoria de mi padre Rafael Santos Polanco

Agradecimientos

A la **Universidad Industrial de Santander** y todas las personas que conforman el cuerpo administrativo y académico del programa, quienes me ayudaron y formaron en cada fase de este hermoso proceso.

A la **Corporación Centro de Investigación en Palma de Aceite – CENIPALMA**, por permitir mi participación en este proyecto co-financiado por el Fondo de Fomento Palmero y Colciencias (contrato 152 -2016) y cada uno de los profesionales que lograron la ejecución del mismo.

Al **Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación Colciencias**, por la financiación de mis estudios en el programa de maestría mediante el programa de formación de capital humano de alto nivel para las regiones - Guajira convocatoria 810 de 2018.

A la investigadora **Carmenza Montoya Jaramillo**, por brindarme su confianza, tiempo y experiencia en el desarrollo de este trabajo.

Al profesor **Sergio Marchant Rojas**, por su dedicación, enseñanza y apoyo en todas las etapas de formación de esta maestría.

A mis compañeros de trabajo **Andrea Torres, Jairo Tafur, Diana Ramos, María Camila Rodríguez, Laura Hernández y Sandra Vidal** por brindarme su conocimiento y amistad durante la ejecución de este trabajo.

Finalmente, a mis compañeros **Jesús Rueda Reyes y Leidy Pico Martínez**, quienes me brindaron su amistad y me acompañaron durante el proceso de formación.

Tabla de Contenido

Introducción.....	15
1. Hipótesis.....	18
2. Objetivos	19
2.1 General.....	19
2.2 Específicos.....	19
3. Marco Teórico	20
3.1 Descripción taxonómica de <i>E. oleifera</i> (Kunth) Cortés	20
3.2 Agentes polinizadores y dispersores	24
3.3 Distribución de la especie	25
3.4 Usos tradicionales de la especie	27
3.5 Agroindustria de la palma de aceite	29
3.6 Diversidad genética	30
3.6.1 Parámetros de genética poblacional.	32
3.6.2 Diversidad y estructura genética de <i>E. oleifera</i>	34
4. Metodología.....	37
4.1 Fase de campo	37
4.1.1 Área de estudio y colecta de muestras.....	37
4.2 Fase de Laboratorio	41

4.3	Análisis de datos.....	43
4.3.1	Metodología A.....	46
4.3.1.1	Diversidad genética.....	46
4.3.1.2	Estructura genética.....	47
4.3.2	Metodología B.....	49
4.3.2.1	Diversidad genética.....	49
4.3.2.2	Estructura genética.....	50
4.3.4	Modelo de distribución de <i>E. oleifera</i>	52
5	Resultados.....	54
5.1	Resultados metodología A.....	54
5.1.1	Diversidad genética.....	54
5.1.2	Estructura genética.....	59
5.2	Resultados Metodología B.....	74
5.2.1	Diversidad Genética.....	74
5.2.2	Estructura Genética.....	79
5.3	Modelo de Distribución de <i>Elaeis oleifera</i>	94
6	Discusión.....	94
6.1	Enfoques Metodológicos.....	94
6.2	Diversidad genética.....	96
6.3	Estructura genética.....	103

7 Conclusiones.....108

Referencias110

Apéndices123

Listado de Figuras

Figura 1. Ilustración individuo adulto de <i>E. oleifera</i> realizada por @xion_illustrator.	22
Figura 2. Individuo adulto encontrado en el municipio de Turbo	22
Figura 3. Grupo de individuos adultos pertenecientes al municipio de Cereté	23
Figura 4. Racimos de <i>E. oleifera</i> pertenecientes a individuo adulto de Necoclí	23
Figura 5. Morfología de frutos de <i>E. oleifera</i>	24
Figura 6. Datos de distribución de GBIF para <i>E. oleifera</i>	26
Figura 7. Paisaje donde usualmente se encuentra <i>E. oleifera</i>	27
Figura 8. Mapa de distribución de localidades de estudio	39
Figura 9. Mapa de distribución de localidades de estudio	44
Figura 10. Mapa de distribución de localidades de <i>E. oleifera</i> por municipio	45
Figura 11. Gráfica de calor a partir de los valores F_{ST} pareados	59
Figura 12. Gráfica de calor a partir de los valores F_{ST} pareados	60
Figura 13. Delta K obtenido a partir del método de Evanno <i>et al.</i> (2005)	61
Figura 14. Análisis bayesiano de las localidades de <i>E. oleifera</i>	62
Figura 15. Mapa geográfico con agrupamiento bayesiano espacial utilizando K=2.	63
Figura 16. Mapa geográfico con agrupamiento bayesiano espacial utilizando K=4.	64
Figura 17. Delta K obtenido a partir del método de Evanno <i>et al.</i> (2005)	65
Figura 18. Gráfico con análisis bayesiano de las poblaciones de <i>E. oleifera</i>	66
Figura 19. Riqueza alélica espacial calculada con Diva-Gis	67
Figura 20. Test de Mantel realizado con Genalex en los 58 sitios de estudio	68

Figura 21. Análisis de coordenadas principales de 58 sitios de <i>E. oleifera</i>	69
Figura 22. Análisis de coordenadas principales de 58 localidades de <i>E. oleifera</i>	70
Figura 23. Topología de agrupación de poblaciones con Neighbor-Joining.....	71
Figura 24. Representación topológica de los grupos considerando	72
Figura 25. Representación topológica de los grupos considerando	73
Figura 26. Delta K obtenido a partir del método de Evanno <i>et al.</i> (2005).....	82
Figura 27. Estructura genética de las poblaciones de estudio.	83
Figura 28. Estructura genética de las poblaciones de estudio.	84
Figura 29. Mapa de probabilidad posterior para la presencia de dos grupos genéticos.....	85
Figura 30. Test de Mantel realizado en 26 municipios de estudio con Genalex.	90
Figura 31. Análisis de coordenadas principales de poblaciones de <i>E. oleifera</i>	91
Figura 32. Análisis de coordenadas principales de poblaciones de <i>E. oleifera</i>	91
Figura 33. Representación topológica de los grupos	92
Figura 34. Representación topológica de los grupos.	93

Listado de Tablas

Tabla 1. Listado de localidades de recolecta de muestras vegetales de <i>E. oleifera</i>	39
Tabla 2. Listado de SSR para análisis de diversidad genética en <i>E. oleifera</i>	43
Tabla 3. Listado de municipios y número de muestras colectadas de <i>E. oleifera</i>	45
Tabla 4. Análisis de presencia de alelos nulos para el grupo uno.	54
Tabla 5. Parámetros de diversidad genética por locus en <i>E. oleifera</i> con Cervus.	55
Tabla 6. Parámetros poblacionales de diversidad genética de <i>E. oleifera</i>	57
Tabla 7. Parámetros generales de diversidad genética.	58
Tabla 8. Valores de F_{ST} pareados para los grupos de estudio.....	59
Tabla 9. Análisis Molecular de Varianza (AMOVA).	66
Tabla 10. Porcentaje de variación explicado por los tres ejes del análisis de PCoA.....	69
Tabla 11. Parámetros de diversidad genética por locus en <i>E. oleifera</i> con Cervus.	75
Tabla 12. Parámetros de diversidad genética a nivel poblacional de los municipios.	77
Tabla 13. Parámetros generales de diversidad genética total para los marcadores	78
Tabla 14. Valores de F_{ST} pareados para los municipios de estudio.	80
Tabla 15. Resultado de la tabla de Evanno <i>et al.</i> (2005).....	81
Tabla 16. Parámetros de diversidad genética por grupos genéticos	86
Tabla 17. Matriz de distancia Fst por grupos genéticos obtenidos	87
Tabla 18. AMOVA realizado por diferentes tipos de agrupamientos.....	88
Tabla 19. Porcentaje de variación explicado por los tres ejes del análisis PCoA.	90

Listado de Apéndices

Apéndice A. Frecuencia de alelos nulos entre loci	123
Apéndice B. Prueba de desequilibrio de ligamiento por locus	123
Apéndice C. Modelo de distribución geográfica para la especie <i>E. oleifera</i>	124

Resumen

Título: Estructura y Variabilidad Genética Espacial de Poblaciones de *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés en las Regiones Andina y Caribe de Colombia.*

Autor: Pricelis Paulín Polanco Fontalvo.**

Palabras clave: Palma americana, microsatélites, genética de paisaje, eco-regiones de los continentes, fragmentación de hábitat.

Descripción:

El género *Elaeis* pertenece a la familia Arecaceae y está compuesto por la palma americana *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés y la palma de aceite *Elaeis guineensis* (Jacq). Aunque *E. guineensis* es la especie de palma más utilizada para la producción de aceite en Colombia, su rendimiento se ve afectado por enfermedades como la pudrición del cogollo. Sin embargo, los híbridos del cruzamiento de *E. oleifera* y *E. guineensis* muestran resistencia a esta enfermedad, lo que establece a *E. oleifera* como un importante recurso para programas de mejoramiento. Este estudio evaluó la diversidad y estructura genética espacial de 280 individuos de *E. oleifera* considerando dos metodologías. En la primera se definieron dos agrupaciones *a priori*, la primera con base en las regiones y proximidad geográfica de los individuos colectados, y la segunda a partir de la intersección entre los datos de presencia de cada individuo y su ubicación dentro de los límites administrativos municipales de Colombia. Posteriormente se realizó un análisis sin información *a priori* mediante métodos de agrupamiento Bayesianos y de análisis multivariados. El análisis con 16 loci microsatélites permitió la identificación de poblaciones fuera del equilibrio de Hardy-Weinberg por déficit de heterocigotos y la presencia de alelos nulos. La riqueza alélica varió con la distribución geográfica, siendo menor en los municipios ubicados hacia el norte de la región Caribe y máxima en los municipios ubicados hacia el sur de la región Andina. Se identificaron cuatro grupos genéticos en *E. oleifera* con niveles de diferenciación moderados y altos. La estructura genética observada puede ser explicada por mecanismos de asilamiento por distancia, aislamiento ecológico y cuellos de botella. Los patrones de diversidad y estructura genética observados en este estudio son útiles para la creación de bancos de germoplasma y el diseño de estrategias de conservación para esta especie.

* Trabajo de grado de Maestría en Biología.

** Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Directora: Carmenza Montoya Ph. D. *Biología Vegetal Integrativa*, Codirector: Sergio Marchant Ph.D. *Ciencias Biológicas*.

Abstract

Title: Structure and Spatial Genetic Variability of Populations of *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés in the Andean and Caribbean Regions of Colombia.*

Author: Pricelis Paulin Polanco Fontalvo. **

Key words: American palm, microsatellites, landscape genetics, eco-regions of the continents, habitat fragmentation.

Description:

The *Elaeis* genus belongs to the Arecaceae family and is composed of the American palm *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés and the oil palm *Elaeis guineensis* (Jacq). Although *E. guineensis* is the most widely used palm species for oil production in Colombia, its performance is affected by diseases such as bud rot. However, the hybrids *E. oleifera* x *E. guineensis* show resistance to this disease, which establishes *E. oleifera* as an essential resource for breeding programs. This study evaluated the diversity and spatial genetic structure of 280 *E. oleifera* individuals considering two methodologies. Initially, two groups were defined a priori, the first based on the regions and geographical proximity of the individuals collected, and the second based on the intersection between the presence data of each individual and their location within the municipal administrative limits of Colombia. Subsequently, an analysis without prior information was performed using Bayesian grouping and multivariate analysis methods. Analysis with 16 microsatellite loci allowed the identification of populations outside the Hardy-Weinberg equilibrium due to heterozygote deficiency and the presence of null alleles. Allelic wealth varied with geographic distribution, being lower in the municipalities located to the north of the Caribbean region and maximum in the municipalities located to the south of the Andean region. Four genetic groups were identified in *E. oleifera* with moderate and high levels of differentiation. The observed genetic structure can be explained by isolation mechanisms by distance, ecological isolation, and bottlenecks. The patterns of diversity and genetic structure observed in this study are useful for the creation of genebanks and the design of conservation strategies for this species.

* Master's degree work

** Faculty of Sciences, School of Biology, Director: Carmenza Montoya *Ph. D. Integrative Plant Biology*, Co-director: Sergio Marchant *Ph.D. Biological Sciences*.

Introducción

El género *Elaeis* hace parte de la familia Arecaceae y está compuesto por dos especies: *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés y *Elaeis guineensis* (Jacq). *E. oleifera* es conocida comúnmente como palma americana o nolí, tiene un rango de distribución en la zona intertropical del continente americano, que va desde Guatemala hasta el norte de Brasil, incluyendo países como Colombia, Perú y Ecuador (Corley & Tinker, 2003). Actualmente se encuentra en estatus de conservación y en peligro de extinción (G. Galeano & Bernal, 2005; Murillo, 2017) por diversos factores antropogénicos que han generado un impacto negativo sobre sus poblaciones naturales (G. Galeano & Bernal, 2005).

Por otro lado, *E. guineensis* conocida comúnmente como palma de aceite, es originaria del continente africano y en la actualidad se cultiva en países tropicales de todo el mundo. Su amplio rango de distribución se presenta debido a la importancia económica del aceite que produce, ya que este es muy apetecido en industrias tales como la alimentaria, cosmética y energética (Corley & Tinker, 2003). Actualmente, es el cultivo de esta palma el que tiene mayor tasa de producción de aceite por hectárea en el mundo, representando así un importante recurso para la economía del país (Fedepalma, 2018). Sin embargo, extensas áreas de cultivo han sido devastadas por la enfermedad de la pudrición del cogollo (PC) (Bastidas, Peña, & Reyes, 2013), causada por el oomycete *Phytophthora palmivora* (Martínez, Sarria, Torres, & Varón, 2010). Esta enfermedad limita la producción de la palma de aceite, ya que genera infecciones necróticas en el meristemo de la base de las flechas, impidiendo el crecimiento de las hojas (Alegría *et al.*, 2015). Dado el

gran impacto que tiene la enfermedad en el cultivo se ha hecho necesaria la implementación de tecnologías para controlar la enfermedad desde diferentes frentes tales como manejo agronómico, búsqueda de resistencia genética, entre otros (Silva & Martínez, 2009).

En este sentido, aunque *E. oleifera* no tiene una buena producción de aceite por hectárea y no es viable su cultivo (Chaves, Ligarreto-Moreno, & Cayon-Salinas, 2018) la especie es importante para los programas de mejoramiento genético, debido a que *E. oleifera* es compatible reproductivamente con *E. guineensis*, aporta rasgos agronómicos importantes a los híbridos O x G (Chaves *et al.*, 2018) y además le otorga una resistencia parcial a la PC (Alegría *et al.*, 2015; Chinchilla, 2003; Meunier, 1989). Cabe resaltar que, aunque los híbridos son una alternativa para hacer frente a esta enfermedad, solo son viables económicamente en zonas con alta incidencia de la PC. Lo anterior, debido a que estos tienen una tasa de extracción de aceite de solo 18 %, mientras que la de *E. guineensis* es de 24 % (Bastidas *et al.*, 2013).

Ahora bien, dada la importancia de *E. oleifera* en la agroindustria se ha hecho necesario estudiar las características de esta especie no solo a nivel agronómico sino también a nivel genético, para conservar el pool génico de la misma. Es así como el uso de herramientas moleculares ha permitido hacer inferencias sobre la variabilidad, estructura y flujo génico entre poblaciones naturales de *E. oleifera* en Centroamérica y Suramérica. Por ejemplo, Barcelos *et al.* (2000, 2002) y Moretzsohn *et al.* (2002) mediante el uso de RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA), RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) y AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism), encontraron una baja variabilidad genética asociada a presiones selectivas por factores ambientales y eventos recientes de cuello de botella en sus poblaciones de estudio.

Adicionalmente, con el desarrollo e implementación de marcadores moleculares microsatélites específicos para el género *Elaeis* (Billotte *et al.* 2001, 2005; Zaki *et al.* 2010) se ha reportado que en países como Honduras, Costa Rica, Colombia y Panamá, la diversidad genética de *E. oleifera* presenta valores bajos con un rango de 0.06 a 0.26 (Ithnin, Teh, & Ratnam, 2017). No obstante, los reportes hechos para la Amazonía de Brasil, Perú y Ecuador muestran valores con rangos de diversidad más altos, es decir, desde 0.1 a 0.7 (Arias, González, Prada, *et al.*, 2015) y 0.02 a 0.8 (Natawijaya, Ardie, Syukur, & Maskromo, 2019). La diversidad de resultados en estos estudios corroboran que la moderada estructura genética de esta especie está asociada a la presencia de alelos específicos presentes en los países de origen, probablemente por un patrón de aislamiento por distancia (Arias, González, Prada, *et al.*, 2015; Ithnin *et al.*, 2017; Montoya, Arias, & Romero, 2010).

Para el caso colombiano ha sido la Corporación Centro de Investigación de Palma de Aceite – Cenipalma, con la financiación del Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación – Colciencias y el Fondo de Fomento Palmero, la institución que ha desarrollado proyectos enmarcados en la conservación de *E. oleifera* (Arias, González, Prada, *et al.*, 2015; Montoya *et al.*, 2010; Montoya, Daza, Rincón, Ayala-Díaz, & Romero, 2018). Cenipalma es una institución dedicada al desarrollo de tecnologías sostenibles, para contribuir a mejorar la sanidad y productividad de los cultivos de palma de aceite e híbridos O x G en Colombia. Igualmente, Cenipalma ha participado en investigaciones con marcadores moleculares microsatélites en *E. oleifera* en el marco de investigaciones a nivel internacional que le han permitido establecer

colecciones de esta especie *ex situ* (Arias, González, Prada, *et al.*, 2015; Ithnin *et al.*, 2017; Montoya *et al.*, 2010; Rey, Gómez, Ayala-Díaz, Delgado, & Rocha, 2004).

Sin embargo, la información genética de *E. oleifera* disponible es limitada y desarrollada con pocas localidades de estudio en Colombia. Por lo anterior, se hace prioritario investigar en aquellas regiones donde la especie se encuentra distribuida y que además no cuenta con estudios genéticos previos. Con este fin, estimar la diversidad y estructura genética espacial de la palma *E. oleifera* en zonas de tierras bajas de las regiones Andina y Caribe de Colombia se convierte en el principal objetivo de este trabajo. De esta manera se pretende generar información de línea base para los planes de manejo de la especie y conservación y generación de colecciones de germoplasma *ex situ* de la palma americana.

1. Hipótesis

La diversidad genética de *E. oleifera* no es uniforme en las regiones Andina y Caribe de Colombia.

Los individuos que se encuentran más cercanos entre ellos tendrán menor diferenciación genética que los que se encuentran más distanciados, evidenciando un patrón de aislamiento por distancia.

2. Objetivos

2.1 General

Estimar la estructura genética espacial de *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés en las zonas de distribución natural de las regiones Andina y Caribe de Colombia.

2.2 Específicos

Estimar la diversidad genética de las poblaciones de *E. oleifera* presentes en las regiones Andina y Caribe de Colombia.

Determinar la estructura genética poblacional en las poblaciones de *E. oleifera* presentes en las regiones Andina y Caribe de Colombia.

Relacionar la diversidad y estructura genética con la distribución espacial de las poblaciones de *E. oleifera* en las regiones Andina y Caribe de Colombia.

3. Marco Teórico

3.1 Descripción taxonómica de *E. oleifera* (Kunth) Cortés

E. oleifera se caracteriza por presentar un estípite usualmente largo y de crecimiento reptante (Figura 1, 2 y 3), aunque en algunos casos dependiendo del tipo de suelo, puede ser erecto (Corley & Tinker, 2003). Anualmente puede llegar a crecer entre cinco y diez centímetros, lo que representa menos de una quinta parte en comparación con su especie hermana *E. guineensis*. Las hojas son pinnadas compuestas, se caracterizan por presentar foliolos con una disposición en un solo plano y pequeñas espinas ubicadas en la base peciolar (Schultes, 1990).

Las inflorescencias de esta palma crecen siempre en las axilas de las hojas. En el caso de las inflorescencias masculinas, estas son similares a las de *E. guineensis*, aunque la longitud de las espiguillas varía entre cinco y quince centímetros, con anteras más cortas, el gineceo más desarrollado y con la presencia de tres crestas estigmáticas marcadas (Schultes, 1990). Por otro lado, las inflorescencias femeninas tienen espiguillas cortas que no están sostenidas por brácteas largas, como es el caso de *E. guineensis* (Corley & Tinker, 2003).

E. oleifera es monoica, alógama y puede llegar a poseer flores tanto masculinas como femeninas en un mismo periodo durante los cambios de ciclos de floración (Bastidas *et al.*, 2013). Cabe resaltar que la información sobre la biología de esta especie es limitada, por lo que ciertos procesos son descritos con base en estudios realizados en *E. guineensis* como modelo biológico de referencia. En este sentido, se ha observado que en la palma africana la proporción de sexos durante los ciclos de floración puede llegar a verse afectada, cuando la planta experimenta factores de estrés abiótico. Como resultado, la planta limita la producción de flores femeninas e inicia un proceso de sobreproducción de flores masculinas (Adam *et al.*, 2011; Mondragon & Roa, 1985).

Por otro lado, los racimos presentan usualmente una morfología redondeada de apariencia cónica, con un peso promedio entre ocho y doce kilogramos (Figura 4). A menudo forman una gran cantidad de frutos partenocárpicos, que pueden llegar a constituir hasta más del 80% del racimo (Ooi, Dasilva, Muller, & Nascimento, 1981). El pericarpio de cada fruto presenta una capa externa denominada exocarpo conformada por la piel o cascara, mesocarpo donde se almacena el aceite, endocarpo lignificado conocido como cuesco y en la semilla se encuentra el endospermo o almendra (Figura 5), del que se obtiene el palmiste (Corley & Tinker, 2003).

Esta especie puede llegar a desarrollar dos tipos de coloración en sus racimos. En este sentido, se ha observado que unas poblaciones presentan en estado inmaduro una coloración verde en el pericarpio y cuando maduran la coloración se torna amarilla, mientras que en otras poblaciones, la coloración en estado inmaduro es amarilla y en estado maduro se torna roja (Bastidas *et al.*, 2013).



Figura 1. Ilustración individuo adulto de *E. oleifera* realizada por @xion_illustrator.



Figura 2. Individuo adulto encontrado en el municipio de Turbo-Antioquia ($7^{\circ}39.249'N$, $76^{\circ}51.541'W$).



Figura 3. Grupo de individuos adultos pertenecientes al municipio de Cereté-Córdoba (8°55.063'N, 75°48.151'W).



Figura 4. Racimos de *E. oleifera* pertenecientes a individuo adulto del municipio de Necoclí-Antioquia (8°23.314'N, 76°45.122'W).

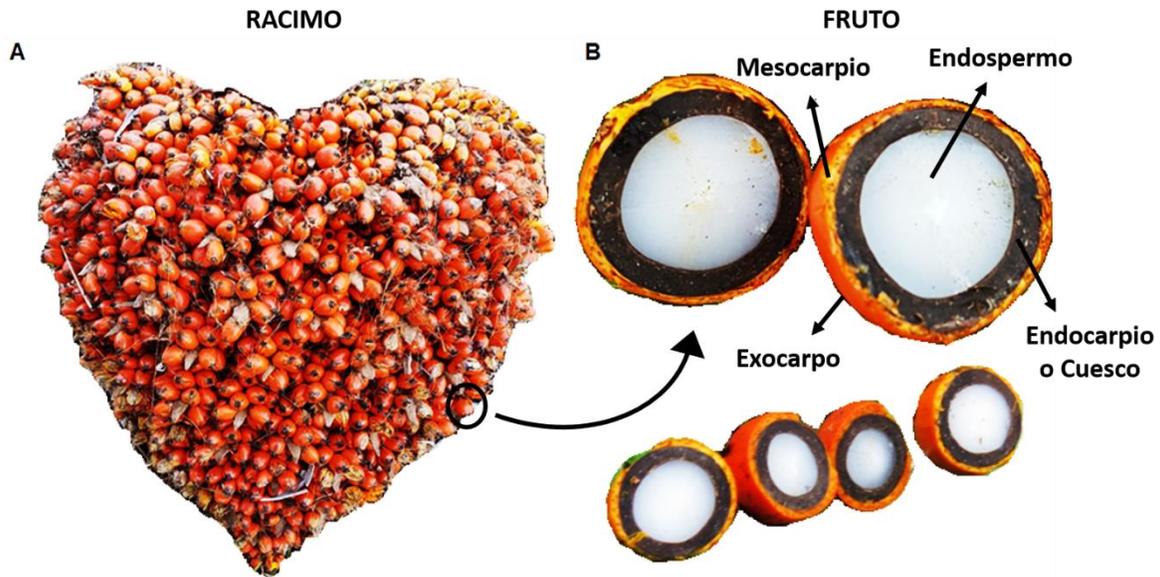


Figura 5. Morfología de frutos de *E. oleifera*.

3.2 Agentes polinizadores y dispersores

Debido a la forma de reproducción alógama tanto de *E. oleifera* como de *E. guineensis*, la polinización (predominantemente entomófila aunque puede ser también anemófila) resulta ser un aspecto importante de la biología de ambas especies para la industria (Bastidas *et al.*, 2013). En *E. guineensis* este proceso se da de manera natural mediante la interacción con varias especies de escarabajos polinizadores tales como *Elaeidobius kamerunicus* (Curculionidae), *Elaeidobius subvittatus* (Curculionidae), *Mystrops costaricensis* (Nitidulidae) y *Thrips hawaiiensis* (Corley & Tinker, 2003).

Del éxito del proceso de transferencia de polen entre flores dependerá la cantidad de frutos que producirá un racimo y finalmente se traducirá a la obtención de mejores dividendos (Sánchez,

Daza, Ruiz, & Romero, 2011). Sin embargo, en los cultivares híbridos la polinización representa una desventaja ya que las inflorescencias desarrollan unas brácteas pedunculares o espatas que las recubren e impiden el ingreso de polinizadores naturales (Meléndez & Ponce, 2016). Esto obliga a los productores a realizar aplicaciones manuales de polen, lo cual genera costos adicionales, para poder obtener una buena producción de aceite en este tipo de cultivares (Sánchez *et al.*, 2011).

Cabe resaltar que en las inflorescencias tanto de híbridos como de *E. oleifera* se han encontrado insectos polinizadores de *E. guineensis*, cuando las poblaciones de los híbridos y *E. oleifera* se ubican cerca de plantaciones comerciales de *E. guineensis* (Mondragon & Roa, 1985). Mientras que en poblaciones naturales de *E. oleifera* se han encontrado insectos polinizadores específicos como *Mystrops beserrai* y *Couturierius spp*, que no han sido detectados en *E. guineensis*, pero sí en híbridos como insectos visitantes (Kirejtshuk & Couturier, 2010).

Por otro lado, se ha documentado que grupos de aves y mamíferos como monos serían los responsables de la dispersión por fauna de *E. oleifera* (Serrano, 2015). Sumado a lo anterior, mecanismos tales como la flotación también contribuyen en este proceso dispersión por corrientes de agua, debido a que el fruto cuando cae de la palma mantiene la pieza floral del sépalo que le permitiría mantenerse en la superficie de los cuerpos de agua.

3.3 Distribución de la especie

Dado que *E. oleifera* es originaria de la franja intertropical del continente americano (Figura 6) se han registrado poblaciones de individuos con una distribución desde el sur de Nicaragua hasta

la zona norte de Brasil, donde se incluyen países como Colombia, Perú y Ecuador (Corley & Tinker, 2003). Así mismo, se ha descrito que el hábitat de esta especie usualmente se asocia a zonas húmedas tales como áreas riparias, pantanosas, aluviones, márgenes de ríos y lagunas (De Granville 1989; Corley y Tinker 2003; Rey *et al.* 2004). Sumado a lo anterior, también se ha documentado en la actualidad que algunos relictos poblacionales se encuentran en hábitats de paisajes fragmentados (Figura 7) de regiones cálidas húmedas y en ocasiones en zonas calientes y secas (Montoya *et al.*, 2018).

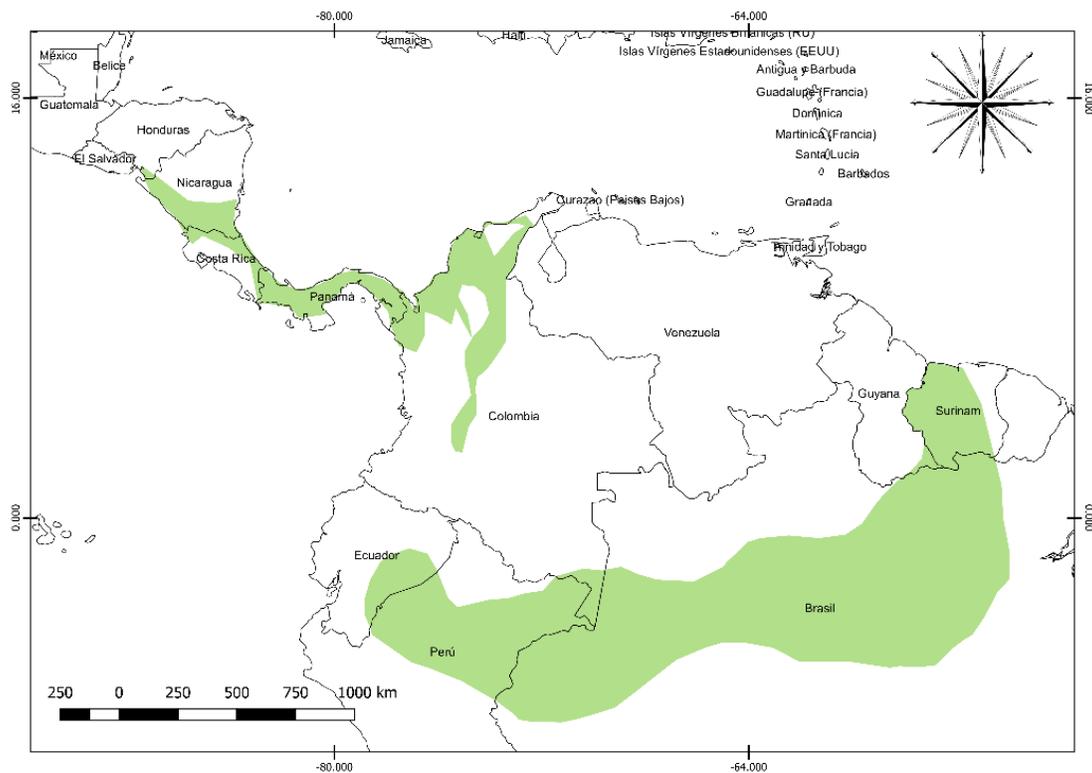


Figura 6. Datos de distribución de GBIF para *E. oleifera* en la zona intertropical del continente americano (Datos de descarga: <https://doi.org/10.15468/dl.1f3un8>).



Figura 7. Paisaje donde usualmente se encuentran poblaciones de *E. oleifera*. Municipio de Montería-Córdoba (8°27.747'N, 75°54.963'W).

3.4 Usos tradicionales de la especie

Se ha documentado que a mediados del siglo XIX el aceite de *E. oleifera* era extraído y comercializado en pequeñas escalas por algunas empresas en la región Caribe de Colombia, para su uso como fuente de iluminación en casas, iglesias y avenidas. Asimismo, se reportó para esta misma época que la pulpa del fruto era utilizada para la elaboración de bebidas criollas conocidas como chicha y que el aceite también era usado para tratar padecimientos helmínticos (Corley & Tinker, 2003; G. Galeano & Bernal, 2005). Por otro lado, en Brasil hacia principios del siglo XX se reportó que el aceite extraído de los frutos eran utilizados para procesar alimentos, producir jabón y velas (Schultes, 1990; Smith, 2015).

En años recientes, el uso y procesamiento de los frutos de esta palma se ha intensificado para diferentes objetivos en América Latina. En Nicaragua, por ejemplo, se reportó el consumo de estos

como alimento por parte de las comunidades indígenas Garífuna y Miskitu, quienes también los procesaban para producir aceite de cocina (Coe & Anderson, 1996, 1997). En Brasil y Colombia se ha documentado que los frutos son procesados artesanalmente, para obtener acondicionador de cabello conocido como manteca negrita o manteca colorada (Montoya *et al.*, 2018), repelente de insectos o productos anticasca (Plotkin & Balick, 1984; Smith, 2015). Mientras que los frutos sin procesar se utilizan como forraje para ganado, cerdos y gallinas (Estupiñan, 2014; Jiménez-Escobar & Estupiñán-González, 2011; Montoya *et al.*, 2018).

En Colombia se ha reportado también que el aceite extraído se usa con fines medicinales para hacer purgas (Jiménez-Escobar & Estupiñán-González, 2011), tratar inflamaciones estomacales (Plotkin & Balick, 1984; Smith, 2015), problemas helmínticos (G. Galeano & Bernal, 2005), quemaduras y como expectorante (Estupiñan, 2014). Por otro lado, las estructuras foliares son útiles para el diseño de manualidades como bolsos y sombreros (Estupiñan, 2014) o para la creación de herramientas domésticas como abanicos, escobas, esteras y techos (Bernal, Galeano, García, Olivares, & Cocomá, 2010; Estupiñan, 2014; Jiménez-Escobar & Estupiñán-González, 2011; Montoya *et al.*, 2018; Smith, 2015).

Dada su asociación con asentamientos humanos se ha llegado a considerar como una especie indicadora de lugares arqueológicos en Brasil. Por otra parte, algunas comunidades amazónicas las consideran como refugios de “Curupira” o entidades sobrenaturales que habitan en áreas pantanosas aledañas al río Tefe (Smith, 2015).

3.5 Agroindustria de la palma de aceite

La agroindustria de la palmicultura en el mundo está sustentada en la especie *E. guineensis* Jacq, conocida como palma de aceite y es originaria del continente africano (Corley & Tinker, 2003). La distribución de esta especie no es exclusiva de su continente de origen, dado que su cultivo se ha extendido e intensificado en los países tropicales a nivel global. Lo anterior, debido a que el aceite que produce esta palma es muy apetecido en diferentes industrias tales como la cosmética, alimentaria y la energética (Carter, Finley, Fry, Jackson, & Willis, 2007).

En este sentido, los primeros monocultivos de esta especie fueron diseñados e implementados considerando características previamente seleccionadas para obtener una mayor producción de aceite, sin tener en cuenta la resistencia a enfermedades como la PC (Corley & Tinker, 2003). Esta enfermedad, es producida por el oomiceto *Phytophthora palmivora* que ha afectado extensas áreas de cultivos, generando grandes pérdidas en el sector económico de la industria (Silva & Martínez, 2009). Para mitigar los efectos de la PC en la industria se han desarrollado e implementado estrategias para controlar esta enfermedad desde frentes tales como: búsqueda de resistencia genética, manejo agronómico adecuado para evitar factores de predisposición y el corte de hojas y cogollo en avanzado estado de descomposición, sin perjudicar el meristemo (Chinchilla, 2003; Silva & Martínez, 2009; Torres *et al.*, 2008).

Ahora bien, la estrategia implementada para la búsqueda de resistencia genética a la enfermedad de la PC posiciona a *E. oleifera* como un importante recurso genético, dada su resistencia parcial a esta enfermedad y su compatibilidad reproductiva con *E. guineensis* para la generación de

híbridos. Además, esta especie también resulta importante para el mejoramiento genético *E. guineensis* ya que tiene rasgos agronómicos importantes como menor tasa de crecimiento del estípite, mayor cantidad de yodo, carotenos y de vitamina E, con respecto a la palma de aceite (Chaves *et al.*, 2018; Hardon & Tan, 1969). Cabe resaltar que de acuerdo con su origen geográfico existe variabilidad en los rasgos agronómicos de *E. oleifera*. Es así como los genotipos de las poblaciones de *E. oleifera* pertenecientes a Coari en Brasil y Sinú en Colombia han demostrado ser mejores materiales para la generación de híbridos con *E. guineensis* ya que tienen una mejor tasa de producción de aceite, que los híbridos generados con materiales de *E. oleifera* provenientes de Perú (Chaves *et al.*, 2018).

No obstante, los híbridos en general poseen una tasa de extracción entre 16 y 18 %, lo cual resulta ser bajo considerando que la tasa de extracción de *E. guineensis* se posiciona entre 22 y 24 % (Bastidas *et al.*, 2013). Por lo que los cultivares híbridos son viables sólo en aquellas regiones que se ven fuertemente afectadas por la enfermedad de la PC (Chaves *et al.*, 2018).

3.6 Diversidad genética

La diversidad genética puede ser definida como la variabilidad que se encuentra presente dentro de los genes de una especie y puede ser estimada entre individuos, poblaciones y otras especies (Caruso, Broglia, & Pocovi, 2015). A través de los parámetros de la diversidad se pueden hacer inferencias sobre la manera como las presiones evolutivas moldean procesos adaptativos en una especie (Piñero, Caballero-Mellado, *et al.*, 2008). Los parámetros usualmente usados para medir la diversidad genética son: número de alelos, heterocigosidad observada, heterocigosidad

esperada, índice de fijación, riqueza alélica, entre otros (Piñero, Barahona, Eguiarte, Rocha-Olivares, & Lizana, 2008).

Sumado a lo anterior, mediante el uso de marcadores moleculares, estos análisis permiten hacer estimaciones a nivel poblacional sobre el estatus de conservación de una especie y las posibles medidas de manejo para la protección de estas. En la actualidad, los microsatélites SSR (por sus siglas en inglés Simple Sequence Repeat) son los marcadores más utilizados para estimaciones de parámetros genéticos. Estos se caracterizan por ser secuencias cortas de ADN entre una y seis bases repetidas en tándem, que se encuentran distribuidas densamente en el genoma de los eucariontes (Hedrick, 2011).

Estos marcadores se consideran como los más apropiados para hacer estimaciones génicas, ya que son tan específicos que pueden diferenciar entre individuos pertenecientes a una misma población, mediante la detección de patrones de polimorfismo genético. Son generalmente utilizados debido a su tipo de herencia que permite establecer diferencias entre el homocigoto y el heterocigoto (codominantes); además su alto polimorfismo permite la detección de los diferentes estados de un alelo (Eguiarte, Souza, & Aguirre, 2007).

3.6.1 Parámetros de genética poblacional. Los parámetros genéticos son implementados para cuantificar la variabilidad e identificar la forma como se encuentra distribuida dentro y entre las poblaciones (Eguiarte *et al.*, 2007). Por lo anterior, estos son medidos por medio de las siguientes fórmulas (Hedrick, 2011): El número de alelos por locus (A) muestra la cantidad de alelos detectados por un marcador dado en una población.

$$A = a_l \forall l (l = 1, \dots, L) (A \geq 1)$$

El número promedio de alelos por locus (N_A) es la cantidad media de alelos detectados por n cantidad de marcadores en una población.

$$\overline{N_A} = \frac{1}{L} \sum_{l=1}^L a_l$$

El número efectivo de alelos por locus (N_e) es la cantidad de alelos presentes en una población, capaces de ser heredados a la siguiente generación.

$$N_e = 1 + 4N_{eU}$$

Heterocigosidad observada (H_O): Es la proporción de individuos heterocigotos que se encuentran presentes en una población.

$$H_O = \frac{\text{Individuos heterocigotos}}{\text{Número total de individuos}}$$

Heterocigosidad esperada (H_E): Es la cantidad de variabilidad que, por probabilidad, se espera encontrar en una población.

$$H_E = \frac{1}{L} \sum_{l=1}^L \left(1 - \sum_{j=1}^n P_{ij}^2 \right)$$

Por otro lado, para detectar diferentes grados de estructura entre poblaciones y dentro de estas generalmente se utilizan los estadísticos de Wright (1965), los cuales permiten medir niveles de endogamia, diferenciación y/o divergencia genética, a través de variables como H_S (promedio de heterocigosidad esperada) H_I (Heterocigosidad observada) y H_T (Heterocigosidad esperada total), como se muestra en las siguientes fórmulas;

F_{IS} : índice de fijación para individuos dentro de las subpoblaciones, muestra un índice de endogamia presente en una población.

$$F_{IS} = \frac{H_S - H_I}{H_S}$$

Mientras que el índice de fijación F se calcula considerando las variables H_E (Heterocigosidad esperada) y H_O (Heterocigosidad observada), de la siguiente manera:

$$F = \frac{H_E - H_O}{H_E}$$

Por otro lado, el índice F_{IT} se calcula para individuos en relación con la población total como se muestra en la siguiente fórmula:

$$F_{IT} = \frac{H_T - H_I}{H_T}$$

Finalmente, para entender la estructura genética medida a través del estadístico F_{ST} (índice de fijación para subpoblaciones relativas al total) de Wright (1965), se consideran una serie de intervalos medidos entre cero y uno, dependiendo del resultado que se obtenga de la fórmula que se muestra a continuación:

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T}$$

Dicho resultado es interpretado considerando el siguiente rango de datos; *i*) valores pareados entre 0 - 0.05 evidencian baja divergencia; *ii*) valores entre 0.06 - 0.15 muestran moderada divergencia; *iii*) valores entre 0.16 - 0.25 muestran alta divergencia y finalmente *iv*) valores por encima de 0.26 muestran gran divergencia genética entre poblaciones (Wright, 1965).

3.6.2 Diversidad y estructura genética de *E. oleifera*. Los trabajos que se han realizado para estudiar la diversidad y estructura genética de la palma americana inicialmente se desarrollaron con poblaciones de la especie ubicadas en Brasil, Colombia, Costa Rica, Guayana Francesa, Nicaragua, Panamá, Perú y Surinam (Barcelos *et al.* 2000, 2002).

En estas investigaciones mediante el uso de marcadores AFLP y RFLP se encontró que existe baja diversidad y fuerte estructuración en las poblaciones de *E. oleifera* determinada por el origen geográfico. Barcelos *et al.* (2000, 2002) afirman que en los nichos de *E. oleifera* podrían existir barreras geográficas que impiden una mayor dispersión y es por esto que la diversidad genética en *E. oleifera* es baja.

Por su parte, Moretzsohn *et al.* (2002) mediante el uso de marcadores RAPD analizaron accesiones de palma americana provenientes del bosque amazónico encontrando que la diferenciación presentada en sus localidades de estudio puede ser explicada por la dispersión de las corrientes de los ríos y que probablemente el nuevo establecimiento en otras zonas se dio por efecto fundador.

La implementación de marcadores moleculares microsatélites en *E. oleifera* (Billotte *et al.*, 2005) se dio posterior a la publicación de los primeros microsatélites diseñados para *E. guineensis* por Billotte *et al.* (2001). Autores como Teh *et al.* (2009), analizaron poblaciones naturales de *E. oleifera* en Costa Rica, Colombia, Honduras y Panamá, encontrando que a pesar de que las poblaciones compartían el 57% de los alelos, permanecía una fuerte deriva genética, lo que hace que con el tiempo las poblaciones tiendan a perder o fijar alelos, aunque no detectaron diferencia significativa entre las poblaciones.

Zaki *et al.* (2012) diseñaron y probaron la amplificación cruzada de microsatélites de palmas en Centro y Suramérica, incluyendo el género *Elaeis*, y encontraron que en las poblaciones de la palma americana se presentó menor diversidad genética ($H_o=0.164$) que la palma de aceite ($H_o=0.220$) y esta variabilidad puede estar relacionada con el transporte manual de las semillas de *E. guineensis* entre países.

Los microsatélites diseñados por Billotte *et al.* (2001) aplicados en *E. oleifera* han mostrado diferencias significativas entre regiones de origen en países de América, que incluye Colombia,

debido a la presencia de alelos específicos en cada país de origen para sus poblaciones distribuidas naturalmente (Arias, González, Prada, *et al.*, 2015; Ithnin *et al.*, 2017). Por lo tanto, la diversidad genética encontrada en general para las localidades analizadas en estos trabajos muestra valores relativamente bajos, que varían desde 0.1 a 0.6 en el mejor de los casos. Sumado a lo anterior, entre las localidades analizadas que se encontraron geográficamente más distantes en los trabajos de Arias *et al.* (2015) e Ithnin *et al.* (2017) se presenta una fuerte estructuración que varía entre 0.15 y 0.25 en la escala de Wright (1965). Este tipo de estructuración es característica de esta especie y se ha evidenciado también con el uso de otros marcadores (Barcelos *et al.*, 2002; C. Galeano, 2005; Moretzsohn *et al.*, 2002).

En Colombia el uso de marcadores moleculares para analizar la diversidad genética de *E. oleifera* se ha dado principalmente en el marco de proyectos internacionales en cooperación con el Centro de Investigación de Palma de Aceite – CENIPALMA en el Amazonas (Rey *et al.*, 2004; Montoya *et al.*, 2010; Arias *et al.*, 2015). Sin embargo, debido a la problemática existente por la disminución progresiva en las poblaciones naturales de esta especie (Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, 2015; Murillo, 2017) se hace prioritario investigar aquellas zonas de tierras bajas de las regiones Andina y Caribe de Colombia, donde previamente no se han realizado estudios de genética de poblaciones.

4. Metodología

4.1 Fase de campo

4.1.1 Área de estudio y colecta de muestras. Este trabajo hace parte del proyecto “Estudio de la estructura genética espacial de la palma *Elaeis oleifera* (Kunth) en zonas de distribución natural de Colombia con fines de conservación *ex situ*” cofinanciado por COLCIENCIAS y CENIPALMA (Contrato 152-2016).

Entre los meses de octubre del 2017 a abril del 2018, se realizaron cuatro salidas de campo y se seleccionaron 58 sitios de las regiones Andina y Caribe de Colombia como se muestra en la Figura 8 y Tabla 1. La principal referencia para la búsqueda de los ejemplares fue su distribución de acuerdo con hábitos lacustres previamente reportados (de Granville, 1989; Montoya *et al.*, 2018; Rey *et al.*, 2004).

En este sentido, se prospectaron zonas de tierras bajas, cálidas y asociadas a cuerpos de agua de acuerdo con el nicho ecológico de la especie (Montoya *et al.*, 2018). Por cada sitio de estudio

se seleccionó un máximo de diez palmas y para los análisis de estructura y diversidad genética fueron escogidas cinco palmas o menos al azar.

El reconocimiento de los ejemplares de *E. oleifera* se realizó de acuerdo con los conocimientos de la morfología de la especie. Esta palma se caracteriza por tener el estípite más corto que la especie *E. guineensis* debido al lento crecimiento y tiene un hábito reptante o semiprostrado cuando supera dos o tres metros de altura. Los frutos en estado inmaduro son de color verde o amarillo para madurar a un color amarillo intenso o naranja, respectivamente (Bastidas *et al.*, 2013). Los folíolos de las hojas están en un mismo plano y los racimos están cubiertos por brácteas pedunculares (Corley & Tinker, 2003).

Durante la colecta se tomaron muestras de tejido foliar de la hoja número uno, siendo esta la hoja más joven de la palma. Seis folíolos del tercio medio de la hoja número uno, se cortaron en pedazos de aproximadamente 20 cm y se preservaron en 200 gr de sílica gel hasta su envío al laboratorio de biología molecular del Campo Experimental Palmar de la Vizcaína. Este procedimiento fue realizado a un total de 280 individuos, distribuidos en los 58 sitios de colecta en 26 municipios.

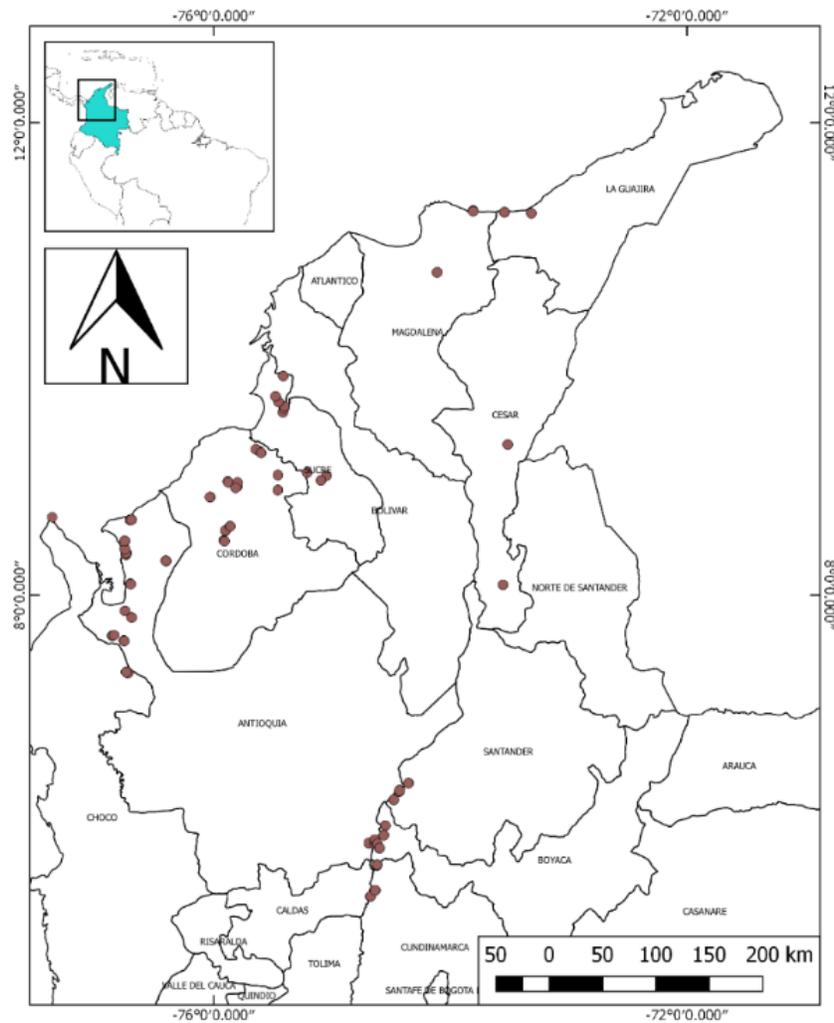


Figura 8. Mapa de distribución de localidades de estudio de *E. oleifera* en las regiones Andina y Caribe de Colombia.

Tabla 1.

Listado de localidades de recolecta de muestras vegetales de *E. oleifera*.

N°	Sitio	Municipio	Departamento
1	Finca Aguas Claras	San Benito Abad	Sucre
2	Finca Buenos Aires	San Benito Abad	Sucre
3	Finca Nicaragua	San Benito Abad	Sucre
4	Finca Costa Rica	Momil	Córdoba

5	Finca Santa Teresa	Momil	Córdoba
6	Sin Nombre	Chima	Córdoba
7	Finca No Te Arrepientas Finca Bonito Viento Finca La Esperanza	San Pelayo	Córdoba
8	Finca La Libertad Finca Calderón	San Pelayo	Córdoba
9	Finca Villa Rosario	Sahagún	Córdoba
10	Finca San Quirre	Chinú	Córdoba
11	Finca La Ilusión	Tolú Viejo	Sucre
12	Finca San Agustín	Río de oro	Cesar
13	Finca Porto Bello	Curumaní	Cesar
14	Finca El Paraíso	Tolú Viejo	Sucre
15	Cerca de Finca La Ilusión	Tolú Viejo	Sucre
16	Finca Villa Marta	Tolú Viejo	Sucre
17	Finca Puerto Aníbal	San Onofre	Sucre
18	Finca El Zulia	San Onofre	Sucre
19	Finca Beraca	San Onofre	Sucre
20	Campo Experimental Palmar de la Sierra	Zona Bananera	Magdalena
21	Finca Villa Iliana	Santa Marta	Magdalena
22	Vía entre Mingueo y Dibulla	Dibulla	Guajira
23	Finca La Mello	Dibulla	Guajira
24	Finca Buena Dicha	Apartadó	Antioquia
25	Finca Criadero el Trópico	Carepa	Antioquia
26	Finca La Plana	Turbo	Antioquia
27	Finca El Proyecto Finca Mi Recuerdo Finca La India	Belén de Bajirá	Chocó
28	Finca de Daría Montoya	Belén de Bajirá	Chocó
29	Finca Sobre las Olas	Turbo	Antioquia
30	Finca Mareiba	Turbo	Antioquia
31	Finca Dios te Salve	San Pedro de Urabá	Antioquia
32	Finca Dios te Salve	Necoclí	Turbo
33	Finca Oro Verde	Turbo	Antioquia
34	Finca Santa Mónica	Necoclí	Antioquia
35	Finca El Descanso	Necoclí	Antioquia
36	Finca La Posada	Acandí	Chocó
37	Finca La Providencia	Necoclí	Antioquia
38	Finca La Cordobesa	Necoclí	Antioquia
39	Finca La Cordobesa	Necoclí	Antioquia
40	Finca El Escudo	Montería	Córdoba
41	Finca Nueva Jerusalén	Montería	Córdoba

42	Hacienda Jamaica	Montería	Córdoba
43	Finca Arizona	Montería	Córdoba
44	Finca Samarkanda	La Dorada	Caldas
45	Vía la Dorada - Puerto Libre	Puerto Salgar	Cundinamarca
46	Vía la Dorada - Puerto Libre	Puerto Salgar	Cundinamarca
47	Vereda San Fermín	Puerto Salgar	Cundinamarca
48	Finca Santa María	Puerto Triunfo	Antioquia
49	Finca La Esperanza	Puerto Triunfo	Antioquia
50	Vía de Santiago Berrio a la Magdalena	Puerto Triunfo	Antioquia
51	Vía Doradal a Peaje de Puerto Triunfo	Puerto Triunfo	Antioquia
52	Finca Alcázares	Puerto Boyacá	Boyacá
53	Vía la Dorada - Puerto Boyacá	Puerto Boyacá	Boyacá
54	Vía Puerto Boyacá - Barrancabermeja	Puerto Boyacá	Boyacá
55	Vía Puerto Boyacá - Puerto Araújo	Cimitarra	Santander
56	Los Almendros	Cimitarra	Santander
57	Finca Chachafruto	Cimitarra	Santander
58	Vía a Puerto Araujo	Cimitarra	Santander

4.2 Fase de Laboratorio

Una vez las muestras llegaron al laboratorio fueron liofilizadas durante dos días para la posterior extracción de ADN y amplificación de los microsatélites. Para la extracción del ADN se maceró el tejido con nitrógeno líquido y se extrajeron tres réplicas por cada palma.

La extracción de ADN se llevó a cabo con el Kit GeneJET Plant Genomic DNAPurification Kit (Catalog number: K0792) de ThermoScientific™. El ADN fue visualizado mediante electroforesis (140 voltios/ 30 minutos) en gel de agarosa al 1 %, usando como marcador de tinción el reactivo Z visión al 1x. El resultado fue visualizado en un transiluminador UV. El ADN de cada muestra

fue cuantificado mediante espectrofotometría (Espectrofotómetro BIO-TEK Synergy 2) y cada muestra fue diluida a una concentración de 5 ng/μL, para los posteriores procedimientos de reacción en cadena de la polimerasa (en adelante, PCR).

Se amplificaron 16 microsatélites (Tabla 2) exclusivos del género *Elaeis* distribuidos en el genoma (Billotte *et al.*, 2005, 2001), con un SSRs por grupo de ligamiento. La selección de estos marcadores se realizó con base al éxito de amplificación en la especie y amplio uso en diferentes poblaciones de América (Arias *et al.*, 2015; Ithnin *et al.*, 2017). Las reacciones de amplificación se realizaron siguiendo las condiciones propuestas por Billotte *et al.* (2001) y Arias *et al.* (2015). El volumen final de cada reacción fue de 15 μL, conteniendo 2.5 μL de ADN con una concentración de 5 ng/μL, 1.5 μL de buffer de reacción, 0.9 μL de MgCl₂ a 2.5 mM, 1.2 μL de dNTPs, 0.3 μL de cada cebador y 0.2 μL de Taq polimerasa. Se consideraron las siguientes condiciones para la PCR: 1 minuto a 95 °C, 35 ciclos con 30 s a 94 °C, 40 s para la temperatura de alineamiento, que de acuerdo al SSR varió entre 50 y 58°C (ver Tabla 2), 1:30 min a 72 °C y una temperatura de extensión final de 72 °C por diez minutos. Las reacciones de amplificación fueron realizadas en un termociclador C1000 Thermal Cycler.

Los productos de amplificación fueron visualizados con el Fragment Analyzer de Advanced Analytical, el cual realiza electroforesis capilar y detección mediante fluorescencia. Se usó el kit de alta resolución para SSR (dsDNA 900 Reagent Kit, 35 bp - 500 bp y dsDNA 905 Reagent Kit, 1 bp - 500 bp). El tamaño de cada producto amplificado fue determinado con el programa Prosize Advanced Analyzer, el cual permitió obtener el tamaño en pares de bases de cada alelo.

Tabla 2.

Listado de SSR para análisis de diversidad genética en *E. oleifera*.

Nombre Locus	T ^a °C	Grup ^b	SSR	5'-3' Forward primer	5'-3' Reverse primer
mEgCIR0173	52	3	(GA) ₁₈	TGAACAAGAAGGCGGAAAGAGA	TGCGGGCGAGGAAAGGT
mEgCIR0353	51	16	(GT) ₁₁ (GA) ₁₅	AGAGAGAGAGAGTGCGTATG	GTCCCTGTGGCTGCTGTTTC
mEgCIR0802	52	1	(GA) ₁₂	CTCCTTTGGCGTATCCTTTA	TACGTGCAGTGGGTTCTTTC
mEgCIR0832	52	13	(GA) ₁₉	CTCCGATGGTCAAGTCAGA	AAATGGGGAAGGCAATAGTG
mEgCIR0886	57	8	(GA) ₉	GATCTGCCGGTGCTCCTA	CTCAGTTTAGTCGATCCTTCCATTG
mEgCIR0894	52	7	(GA) ₁₈	TGCTTCTTGTCCTTGATAACA	CCACGTCTACGAAATGATAA
mEgCIR2414	51	12	(ACAG) ₄ (GA) ₉	CAATCATTGGCGAGAGA	CGTCACCTTTCAGGATATG
mEgCIR2813	52	5	(GT) ₇ (GA) ₁₁	GCTTTGTTGCAGTTTACTA	GTTTAGGATGTTGCGTGAT
mEgCIR3282	58	2	(GA) ₂₀	GTAACAGCATCCACACTAAC	GCAGGACAGGAGTAATGAGT
mEgCIR3292	52	15	(GA) ₁₉	AGCCATGAGTGAATCATATC	ACCACGATGTCAATCTCTAT
mEgCIR3362	52	11	(GA) ₁₉	CCCATCATCTGCTCAGGATAGAC	ACCCTCTCCTCTGGGAAGA
mEgCIR3533	52	4	(GA) ₁₅	TCTATGGCTCTGTCGTGTAT	CGAGCCGGTAGAAACTAT
mEgCIR3543	50	6	(GA) ₁₇	GTTCCCTGACCATCTTTGAG	GTCGGCGATTGATTAGATTC
mEgCIR3546	52	14	(GA) ₁₅	GCCTATCCCCTGAACTATCT	TGCACATACCAGCAACAGAG
mEgCIR3785	52	10	(GA) ₂₁	AAGCAATATAGGTTTCAGTTC	TCATTTTCTAATTCCAAACAAG
mEgCIR3886	52	9	(GA) ₅ gt(GA) ₂₀	TTCTAGGGTCTATCAAAGTCATAAG	AGCCACCACCACCATCTACT

Nota: ^a: Temperatura de anillamiento de cada SSR. ^b: Grupo de ligamiento en que se encuentran estos loci según la publicación de Billotte *et al.* (2005).

4.3 Análisis de datos

El agrupamiento de los 58 sitios de estudio de *E. oleifera* para los análisis genéticos se realizó teniendo en cuenta dos metodologías. La primera metodología (Metodología A) se desarrolló agrupando a los individuos por sub-regiones geográficas, en cuatro grandes grupos como se muestra en la Figura 9.

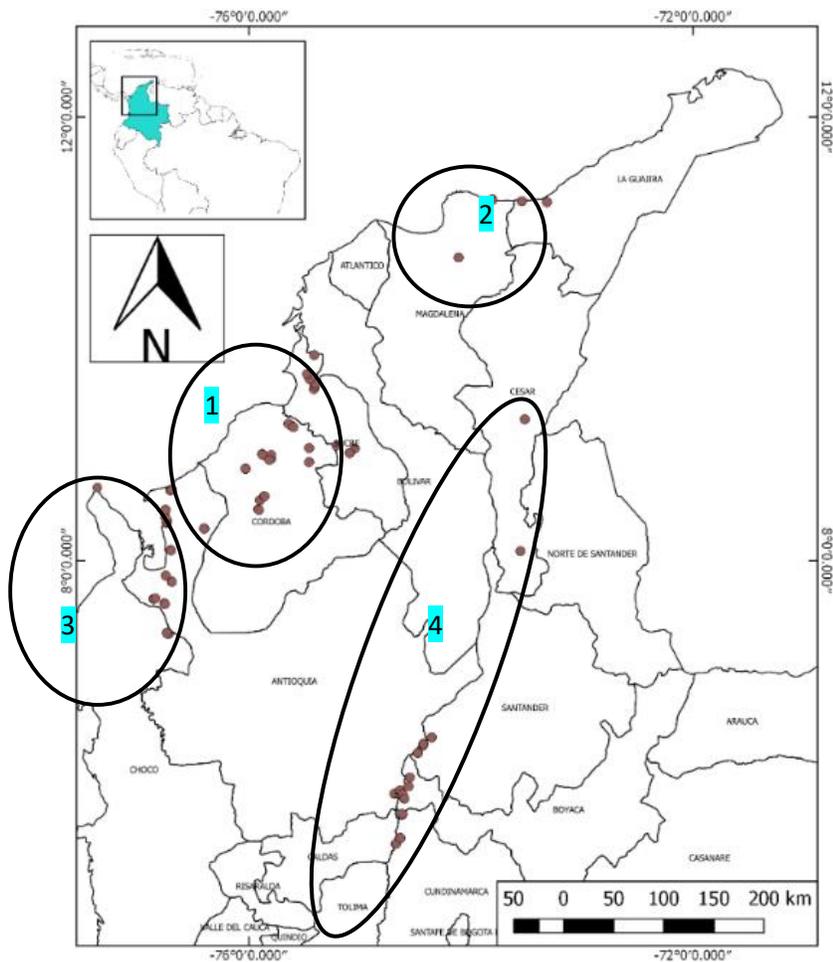


Figura 9. Mapa de distribución de localidades de estudio de *E. oleifera* formando cuatro grupos de estudio.

La segunda metodología (Metodología B) se realizó considerando la intersección entre datos de presencia de cada individuo y la ubicación de estos datos dentro de los límites administrativos municipales de Colombia, como se muestra en la Figura 10. Así mismo, en este último agrupamiento se codificaron los nombres de cada municipio, tal como se presenta en la Tabla 3.

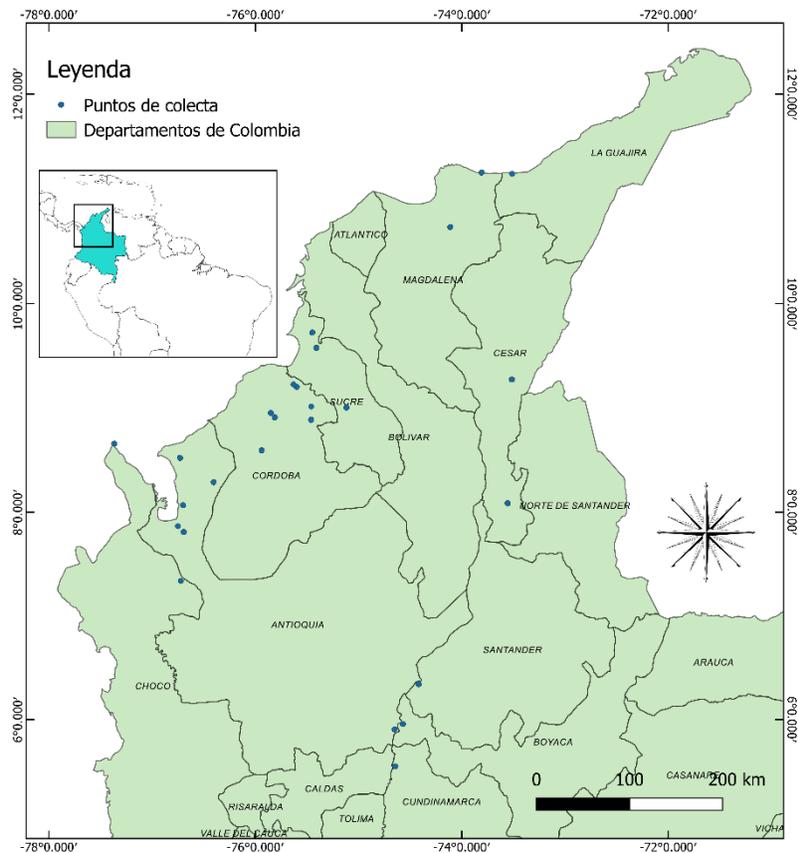


Figura 10. Mapa de distribución de localidades de estudio de *E. oleifera* por municipio.

Tabla 3.

Listado de municipios y número de muestras colectadas de *E. oleifera* por localidad para estudios de diversidad.

Departamento	Municipio	Código	Número de palmas
La Guajira	Dibulla	DIB	10
Magdalena	Santa Marta	SMR	5
Magdalena	Zona Bananera	ZON	5
Sucre	San Onofre	ONO	14
Sucre	Toluviejo	TOL	15
Cesar	Curumaní	CUR	5
Córdoba	Chima	CHM	5
Córdoba	Momil	MOM	10
Sucre	San Benito de Abad	BEN	15

Córdoba	Chinú	CHN	5
Córdoba	San Pelayo	PEL	6
Córdoba	Cerete	CER	4
Córdoba	Sahagún	SAG	5
Córdoba	Montería	MON	20
Antioquia	Necoclí	NEC	20
Choco	Acandí	ACA	1
Antioquia	Turbo	TUR	26
Antioquia	San Pedro de Urabá	URA	9
Cesar	Rio de Oro	RIO	5
Antioquia	Apartado	APA	5
Antioquia	Carepa	CAR	5
Choco	Belén de Bajirá	BAJ	10
Santander	Cimitarra	CIM	20
Boyacá	Puerto Boyacá	BOY	15
Antioquia	Puerto Triunfo	TRI	20
Cundinamarca	Puerto Salgar	SAL	20

4.3.1 Metodología A

4.3.1.1 Diversidad genética. Para estimaciones de diversidad genética se definieron *a priori* cuatro grupos de palmas de acuerdo con la proximidad geográfica de los individuos en las sub-regiones (Figura 9). El primer grupo se conformó con 99 individuos del valle Sinú-San Jorge en los departamentos de Córdoba y Sucre. El segundo grupo se conformó con 20 individuos en el piedemonte de la Sierra Nevada de Santa Marta, en los departamentos de Magdalena y La Guajira. El tercer grupo se conformó con 76 individuos de la sub-región del Urabá en inmediaciones de los departamentos Antioquia y Chocó. Finalmente, el cuarto grupo se conformó con 85 individuos pertenecientes al valle interandino del Magdalena, en inmediaciones de los departamentos de Antioquia, Boyacá, Cesar, Caldas, Cundinamarca y Santander.

Una vez construida la matriz de datos, los archivos de entrada de los análisis posteriores fueron generados con el programa MSTOOLS (Park, 2001). Para verificar la presencia de alelos nulos o errores de tipificación se usó el programa MICRO-CHECKER (Van Oosterhout, Hutchinson, Wills, & Shipley, 2004). El equilibrio de Hardy-Weinberg fue calculado con la prueba exacta de Fisher y la segregación independiente de los genotipos fue calculada con el método de cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) mediante el uso del programa GENEPOP (Rousset, 2008). Para estimar los parámetros de diversidad genética a nivel de marcador molecular se utilizó el programa CERVUS 3.0.7 (Marshall, Slate, Kruuk, & Pemberton, 1998) y para estimar parámetros de diversidad genética por población se utilizó el programa Genalex 6.5 (Peakall & Smouse, 2006).

4.3.1.2 Estructura genética. Para verificar si existe estructura genética se consideraron dos análisis a partir del estadístico F_{ST} de Wright (1965): el primero para los cuatro grupos como se muestran en la Figura 9 y el segundo para las 58 localidades de estudio que se muestran en la Tabla 1. Estos dos análisis se hicieron con el programa ARLEQUÍN 3.5 (Excoffier, Laval, & Schneider, 2005).

Para identificar grupos de individuos genéticamente similares y determinar el nivel de estructura genética mediante agrupamiento bayesiano se usó el programa STRUCTURE versión 2.3.3 (Hubisz, Falush, Stephens, & Pritchard, 2009). Con este programa se realizaron tres pruebas: la primera considerando información geográfica *a priori* de cada una de los grupos, la segunda sin considerar la información geográfica *a priori* y la tercera considerando la metodología propuesta por Rico *et al.* (2017) para el tratamiento de alelos nulos reportados previamente por el programa MICRO-CHECKER.

En este último análisis se incorporó la opción RECESSIVEALLELES, que le permite al programa STRUCTURE suponer que el alelo recesivo nunca se observa en estado homocigoto, pero podría estar presente. En ambos análisis se utilizaron los parámetros predeterminados para el modelo de mezcla con 100000 iteraciones para el periodo de *burnin* y 500000 iteraciones de MCMC (Markov Monte Carlo).

El método de Evanno *et al.* (2005) fue implementado para determinar el número de poblaciones (K) presentes con el programa STRUCTURE HARVESTER 0.56.3 (Earl & VonHoldt, 2012). Los resultados del agrupamiento bayesiano obtenidos fueron resumidos y graficados utilizando el programa Culpak (Kopelman, Mayzel, Jakobsson, Rosenberg, & Mayrose, 2015). Se realizó un AMOVA considerando cada agrupación como un grupo genético independiente con el software Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2005).

Para detectar la riqueza alélica espacial entre localidades se utilizó el programa Diva-Gis (Hijmans, Guarino, & Mathur, 2012). Se realizó un análisis de coordenadas principales (PCoA) y se analizó la estructura genética espacial, mediante la prueba de Mantel a partir de las 58 localidades de estudio con el programa Genalex 6.5 (Peakall & Smouse, 2006). La matriz de distancia para el test de mantel fue obtenida mediante el programa QGIS (QGIS Development Team, 2018). Finalmente para generar las relaciones topológicas entre los grupos de estudio se utilizó el programa DarWin 6.0.20 (Perrier, Flori, & Bonnot, 2003) con un bootsrap de 1000, usando el método “*unweighted*” para la construcción del dendograma.

4.3.2 Metodología B

4.3.2.1 Diversidad genética. El agrupamiento de los 58 sitios de estudio de *E. oleifera* para los análisis genéticos se realizó teniendo en cuenta el municipio de colecta, tal como se encuentran relacionados en la Tabla 3. Una vez generada la matriz de datos, los archivos de entrada de los análisis posteriores fueron realizados con el programa GenAlex 6.5 (Peakall & Smouse, 2006) y MSTools (Park, 2001).

Para verificar la presencia de alelos nulos o errores de tipificación se usó el algoritmo de Brookfield con el programa MICRO-CHECKER (Van Oosterhout *et al.*, 2004). El equilibrio de Hardy-Weinberg fue calculado con la prueba exacta de Fisher y el desequilibrio de ligamiento de los genotipos fue calculado con el método de cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) mediante el uso del programa GENEPOP (Rousset, 2008).

Para estimar los parámetros de diversidad genética a nivel de marcador molecular se utilizó el programa CERVUS 3.0.7 (Marshall *et al.*, 1998) y para estimar parámetros de diversidad genética por municipio se utilizó el programa Genalex 6.5 (Peakall & Smouse, 2006) omitiendo el sitio de Acandí (ACA) en este caso por conformarse por un individuo.

4.3.2.2 Estructura genética. Para verificar si existe estructura genética se utilizaron los estadísticos F de Wright (1965) con el programa ARLEQUÍN 3.5 (Excoffier *et al.*, 2005), considerando los grupos por municipios haciendo omisión del sitio Acandí (ACA) por presentar un solo individuo.

Para determinar el peso de los alelos nulos en la inferencia de la estructura genética de las poblaciones se siguió la metodología propuesta por Rico *et al.* (2017), quienes consideran dos tipos de análisis usando el método de agrupamiento bayesiano con el programa STRUCTURE versión 2.3.4 (Hubisz *et al.*, 2009). El primer análisis se realizó suponiendo que no hay estructura genética, ni presencia de alelos nulos *a priori* usando la opción LOCPRIOR.

El segundo análisis se realizó considerando la presencia de alelos nulos reportados previamente por el programa MICRO-CHECKER. Para este análisis se incorporó la opción RECESSIVEALLELES, que le permite al programa STRUCTURE suponer que el alelo recesivo nunca se observa en estado homocigoto, pero podría estar presente. En ambos análisis se utilizaron los parámetros predeterminados para el modelo de mezcla, con 100,000 iteraciones para el periodo de *burnin* y 500,000 iteraciones de MCMC (Markov Monte Carlo).

Para determinar el número de poblaciones (K) con el programa STRUCTURE HARVESTER 0.56.3 (Earl & VonHoldt, 2012) se siguió el método de Evanno *et al.* (2005). Los resultados obtenidos en los análisis de agrupamiento bayesiano fueron resumidos y graficados utilizando el programa Clumpak (Kopelman *et al.*, 2015). Una vez determinados los valores Delta K con mayor

probabilidad de agrupamiento, se procedió a calcular los parámetros de diversidad y estructura genética para los grupos observados. Para comprender mejor la distribución geográfica de la diversidad genética se implementó una segunda prueba de análisis bayesiano, utilizando el programa Geneland v4.0.7 (Guillot, Santos, & Estoup, 2008), diseñado para el lenguaje de programación R (R Core Team, 2018). Este programa fue corrido usando un modelo de frecuencias de alelos correlacionados, aplicados en dos corridas independientes con 100,000 iteraciones MCMC y un *thinning* de 100 para cada K. Con este método se probó la presencia de discontinuidades genéticas presentes a lo largo de los sitios de estudio considerando el uso de datos espaciales de cada individuo.

La distribución de la varianza molecular (AMOVA) se analizó teniendo en cuenta cinco criterios de agrupamientos entre los individuos. En este sentido, los primeros dos criterios de agrupamiento se realizaron considerando: *i*) primer Delta K más probable obtenido con el método de Evanno *et al.* (2005) y *ii*) segundo Delta K más probable obtenido con el método de Evanno *et al.* (2005). Los siguientes dos criterios se realizaron considerando la intersección entre los puntos de colecta geo-referenciados y la distribución espacial desde un enfoque temporal reciente dadas las formaciones de: *iii*) las eco-regiones terrestres del mundo (por su siglas en inglés TEWO) diseñadas por Olson *et al.* (2001), quienes delimitan estas regiones con base en la descripción de hábitats y la clasificación de vegetación asociada. El siguiente enfoque reciente subyace en *iv*) las eco-regiones de los continentes descritas por Bailey (2018) quienes se apoyan en las condiciones climáticas, vegetación asociada y la variación de la altitud dentro de los tipos de climas para delimitar las eco-regiones. Finalmente el último criterio de agrupamiento se realizó con base en un enfoque histórico de: *v*) la vegetación del mundo en el último máximo glacial (Ray & Adams,

2001) donde la clasificación se realiza a partir de evidencia fósil que sugieren patrones de diversidad. Estos agrupamientos se realizaron con la herramienta *intersect*” del programa ArcGIS v10.4 (ESRI, 2011).

Se realizó un análisis de PCoA y se analizó la estructura genética espacial, mediante la prueba de Mantel a partir de los 26 municipios con el programa Genalex 6.5 (Peakall & Smouse, 2006). En esta prueba, la matriz de distancia fue calculada a través de la generación de centroides en cada uno de los municipios de estudio, con el paquete *geosphere* (Hijmans, 2017) en el programa R (R Core Team, 2018). Finalmente para generar las relaciones topológicas entre los grupos de estudio se utilizó el programa DarWin 6.0.20 (Perrier *et al.*, 2003) con un *bootstrap* de 1000, usando el método *unweighted* para la construcción del dendograma.

4.3.4 Modelo de distribución de *E. oleifera*. Con el objetivo de conocer la distribución potencial de *E. oleifera* en la zona intertropical del continente americano se desarrolló un modelo de distribución para la especie con el algoritmo Maxent, desarrollado en el entorno de programación R (R Core Team, 2018). La metodología aplicada para este ejercicio se desarrolló considerando los siguientes pasos:

- 1) Obtención de datos de ocurrencia: se consideraron los datos de ocurrencia de *E. oleifera* colectados para el presente trabajo, sumado con los datos de herbarios de América reportados de Global Biodiversity Information Facility (GBIF, Download

<https://doi.org/10.15468/dl.1f3un8>).

2) Obtención de datos ambientales: se descargaron 19 capas con datos de variables bioclimáticas de precipitación y temperatura para un periodo comprendido entre los años 1970 y 2010 en la zona intertropical del continente americano (Fick & Hijmans, 2017).

3) Modelo de distribución: la proyección de la distribución geográfica potencial de *E. oleifera* se realizó con base en el algoritmo de máxima entropía MaxEnt v3.4.1 (Phillips, Dudík, & Schapire, 2018) y la visualización del mismo se realizó con el programa QGIS (QGIS Development Team, 2018).

Los resultados de este trabajo se encuentran consignados en el Apéndice C de este trabajo.

5 Resultados

5.1 Resultados metodología A

5.1.1 Diversidad genética. Los resultados obtenidos con el programa MICRO-CHECKER mostraron que no hubo errores de tipificación y todos los loci evaluados presentaron alelos nulos en los grupos de estudio, con frecuencias en general por debajo de 0.5 (Tabla 4). Adicionalmente, se encontró que todas las localidades evaluadas presentaron desviaciones del equilibrio de Hardy – Weinberg y desequilibrio de ligamiento.

Tabla 4.

Análisis de presencia de alelos nulos para el grupo uno.

Locus	Cod.	Null Present	Pop 1	Pop 2	Pop 3	Pop 4
mEgCIR0173	SSR2	yes	0.34	0.17	0.43	0.41
mEgCIR0353	SSR3	yes	0.30	0.21	0.40	0.45
mEgCIR0802	SSR4	yes	0.43	0.41	0.46	0.46
mEgCIR0832	SSR5	yes	0.36	0.39	0.42	0.45
mEgCIR0886	SSR6	yes	0.36	0.30	0.34	0.37
mEgCIR0894	SSR7	yes	0.29	0.23	0.35	0.44
mEgCIR2414	SSR8	yes	0.45	0.43	0.44	0.46
mEgCIR2813	SSR9	yes	0.34	0.19	0.35	0.36
mEgCIR3282	SSR10	yes	0.40	0.40	0.42	0.44
mEgCIR3292	SSR11	yes	0.36	0.41	0.44	0.41

mEgCIR3362	SSR12	yes	0.43	0.15	0.37	0.33
mEgCIR3533	SSR14	yes	0.38	0.38	0.45	0.45
mEgCIR3543	SSR15	yes	0.42	0.35	0.38	0.47
mEgCIR3546	SSR16	yes	0.38	0.36	0.40	0.42
mEgCIR3785	SSR17	yes	0.43	0.38	0.44	0.43
mEgCIR3886	SSR18	yes	0.37	0.39	0.36	0.35

Con los 16 microsatélites evaluados se pudieron registrar un total de 201 alelos. El locus que menos alelos detectó fue mEgCIR3546 (SSR16) con seis alelos, mientras que el locus que más alelos detectó fue mEgCIR0802 (SSR4) con 20 (Tabla 5)

La heterocigosidad observada (H_o) presentó un rango de 0 a 0.16 siendo mEgCIR0832 (SSR5) el locus que presentó menor valor y mEgCIR2414 (SSR8) el que presentó mayor valor (Tabla 5). El valor mínimo detectado en el contenido de información polimórfica (PIC) fue de 0.41 para el locus mEgCIR3362 (SSR12) y el valor máximo detectado fue de 0.90 para el locus mEgCIR0802 (SSR4) (Tabla 5).

Tabla 5.

Parámetros de diversidad genética por locus en E. oleifera con Cervus.

Locus	Consecutivo	Motivo de repetición	Rango de alelos	Na	N	H_o	PIC
mEgCIR0173	SSR2	(GA) ₁₈	108-154	12	280	0.05	0.80
mEgCIR0353	SSR3	(GT) ₁₁ (GA) ₁₅	82-116	14	280	0.00	0.66
mEgCIR0802	SSR4	(GA) ₁₂	200-240	20	280	0.01	0.90
mEgCIR0832	SSR5	(GA) ₁₉	128-160	17	280	0.00	0.71
mEgCIR0886	SSR6	(GA) ₉	138-182	12	280	0.02	0.59

mEgCIR0894	SSR7	(GA) ₁₈	178-203	14	280	0.16	0.85
mEgCIR2414	SSR8	(ACAG) ₄ (GA) ₉	350-368	10	280	0.00	0.83
mEgCIR2813	SSR9	(GT) ₇ (GA) ₁₁	212-240	12	280	0.03	0.62
mEgCIR3282	SSR10	(GA) ₂₀	216-260	17	280	0.03	0.80
mEgCIR3292	SSR11	(GA) ₁₉	126-164	13	275	0.01	0.66
mEgCIR3362	SSR12	(GA) ₁₉	132-176	9	269	0.02	0.41
mEgCIR3533	SSR14	(GA) ₁₅	130-158	15	280	0.06	0.86
mEgCIR3543	SSR15	(GA) ₁₇	198-224	11	278	0.00	0.73
mEgCIR3546	SSR16	(GA) ₁₅	284-316	6	280	0.00	0.67
mEgCIR3785	SSR17	(GA) ₂₁	270-298	11	279	0.00	0.76
mEgCIR3886	SSR18	(GA) ₅ gt(GA) ₂₀	166-194	8	280	0.01	0.58

Nota: Na: Número de alelos, N: Tamaño de muestra, Ho: Heterocigosidad observada y PIC: Contenido de información polimórfica.

A nivel poblacional se encontró que el valor promedio mínimo en el número de alelos fue de 4.87 para el grupo 2, ubicada hacia el norte de Colombia, en los departamentos de La Guajira y Magdalena. A su vez, el valor máximo para el promedio de alelos detectado fue de 10.37 en el grupo cuatro, ubicada hacia el valle interandino en el Magdalena Medio, como se observa en la Tabla 6. Los valores más bajos registrados para la heterocigosidad observada (Ho) fueron de 0.01 y 0.02 correspondientes a los grupos tres y cuatro, mientras que los valores más altos fueron de 0.03 y 0.04 para los grupos dos y uno respectivamente (Tabla 6).

En este sentido, para el caso de la heterocigosidad esperada (He) los valores más bajos registrados fueron de 0.54 y 0.67 para los grupos uno y dos respectivamente, mientras que los valores más altos fueron de 0.76 y 0.71 para los grupos cuatro y tres respectivamente (Tabla 6).

En un rango de 0 a 1 todas las localidades presentaron valores altos en el índice de endogamia F_{IS} (< 0.9) lo que permitiría inferir poco flujo genético entre sitios, como se observa en la Tabla 6.

Tabla 6.

Parámetros poblacionales de diversidad genética de E. oleifera.

Grupo		Na	Ne	Ho	He	F_{IS}
Grupo_1	Mean	7.31	3.72	0.04	0.67	0.94
N= 99	SE	0.83	0.46	0.01	0.03	0.02
Grupo_2	Mean	4.87	2.57	0.03	0.54	0.93
N=20	SE	0.54	0.26	0.01	0.04	0.03
Grupo_3	Mean	7.68	4.02	0.01	0.71	0.97
N=76	SE	0.69	0.40	0.01	0.02	0.01
Grupo_4	Mean	10.37	4.95	0.02	0.76	0.96
N=85	SE	0.77	0.46	0.00	0.02	0.01

Nota: N: Tamaño de muestra, Na: Número promedio de alelos, Ne: Número efectivo promedio de alelos, Ho:

Heterocigosidad observada, He: Heterocigosidad esperada, F_{IS} : Índice de fijación.

La heterocigosidad total esperada (H_t) por locus mostró que mEgCIR3362 (SSR12) presentó menor valor con 0.44, mientras que mEgCIR0802 (SSR4) presentó el mayor valor con 0.90 (Tabla 7). La media de H_o por locus mostró un intervalo entre 0 y 0.175 siendo el locus mEgCIR0832 (SSR5) el que presentó menor valor y mEgCIR0894 (SSR7) el que presentó mayor valor (Tabla 7). El coeficiente de endogamia F_{IS} y el coeficiente general de endogamia F_{IT} detectaron un rango de variación en todos los loci entre 0.77 y 1.0, donde el valor más bajo registrado fue del locus mEgCIR0894 (SSR7) y el valor más alto fue para los loci mEgCIR0832 (SSR5) y mEgCIR2414 (SSR8), como se muestra en la Tabla 7. No obstante, el valor de divergencia genética F_{ST} registró un rango de variación en los loci que estuvo entre 0.03 y 0.18 siendo los loci mEgCIR3785

(SSR17) y mEgCIR3533 (SSR14) los que registraron menor divergencia, mientras que el locus mEgCIR0173 (SSR2) mostró mayor divergencia.

Tabla 7.

Parámetros generales de diversidad genética total para los marcadores evaluados de E. oleifera con GenAlex.

Locus	Consecutivo	Ht	Media Ho	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
mEgCIR0173	SSR2	0.78	0.06	0.90	0.92	0.18
mEgCIR0353	SSR3	0.63	0.00	0.99	0.99	0.11
mEgCIR0802	SSR4	0.90	0.01	0.98	0.98	0.09
mEgCIR0832	SSR5	0.75	0.00	1.00	1.00	0.07
mEgCIR0886	SSR6	0.60	0.02	0.95	0.95	0.05
mEgCIR0894	SSR7	0.85	0.17	0.77	0.79	0.09
mEgCIR2414	SSR8	0.84	0.00	1.00	1.00	0.03
mEgCIR2813	SSR9	0.63	0.03	0.93	0.94	0.16
mEgCIR3282	SSR10	0.80	0.02	0.96	0.96	0.03
mEgCIR3292	SSR11	0.68	0.01	0.98	0.98	0.08
mEgCIR3362	SSR12	0.44	0.01	0.95	0.96	0.05
mEgCIR3533	SSR14	0.87	0.06	0.91	0.92	0.03
mEgCIR3543	SSR15	0.74	0.00	0.99	0.99	0.08
mEgCIR3546	SSR16	0.71	0.00	0.99	0.99	0.08
mEgCIR3785	SSR17	0.78	0.01	0.98	0.98	0.03
mEgCIR3886	SSR18	0.64	0.00	0.98	0.98	0.06

Nota: Ht: Heterocigosidad esperada total, Media Ho: Media de Heterocigosidad observada, F_{IS} : Coeficiente de endogamia, F_{IT} : Coeficiente general de endogamia F_{ST} : Divergencia genética.

5.1.2 Estructura genética. Se encontró moderada estructura genética según la escala de Wright (1965) entre los grupos cuatro y dos (Valle interandino de la región Andina y Norte del Caribe hacia el departamento de La Guajira, respectivamente) con un valor F_{ST} de 0.14, siendo este el valor más alto detectado. En este sentido, los grupos uno y tres (Magdalena Medio y la región de Urabá) presentaron menor estructura con un valor detectado de 0.05, tal como se observa en la Tabla 8 y Figura 11 (a mayor tono, mayor valor de estructura genética).

Tabla 8.

Valores de F_{ST} pareados para los grupos de estudio. Por encima de la diagonal se encuentran los valores de significancia.

	Grupo_1	Grupo_2	Grupo_3	Grupo_4
Grupo_1	0.00	<0.00	<0.00	<0.00
Grupo_2	0.07	0.00	<0.00	<0.00
Grupo_3	0.05	0.08	0.00	<0.00
Grupo_4	0.09	0.14	0.07	0.00

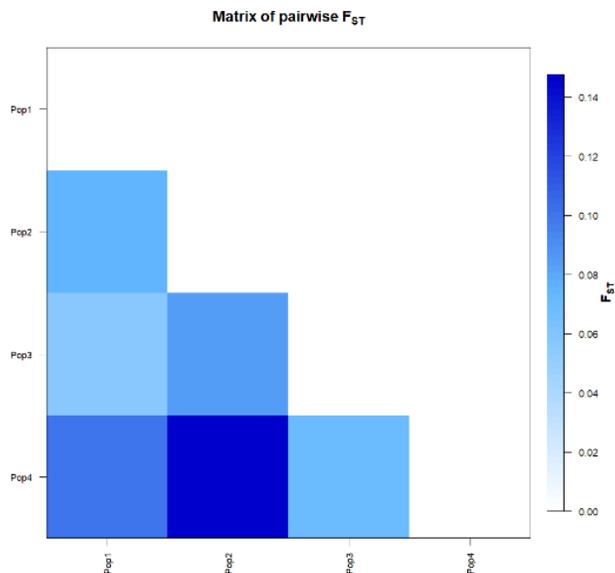


Figura 11. Gráfica de calor a partir de los valores F_{ST} pareados de los cuatro grupos.

Ahora bien, cuando se realizó el análisis de estructura considerando los agrupamientos entre localidades de colecta se encontró que los sitios 36 y 54, correspondientes a las localidades de Acandí (Chocó) y Puerto Boyacá (Boyacá), pertenecientes a los grupos tres y cuatro respectivamente; presentan mayor diferenciación genética con respecto a las demás. Cabe resaltar que, sitios tales como 14, 15 de Tolú Viejo (Sucre) y 18, 19 de San Onofre (Sucre), pertenecientes al grupo uno; también presentan una moderada estructuración, tal como se muestra en la Figura 12.

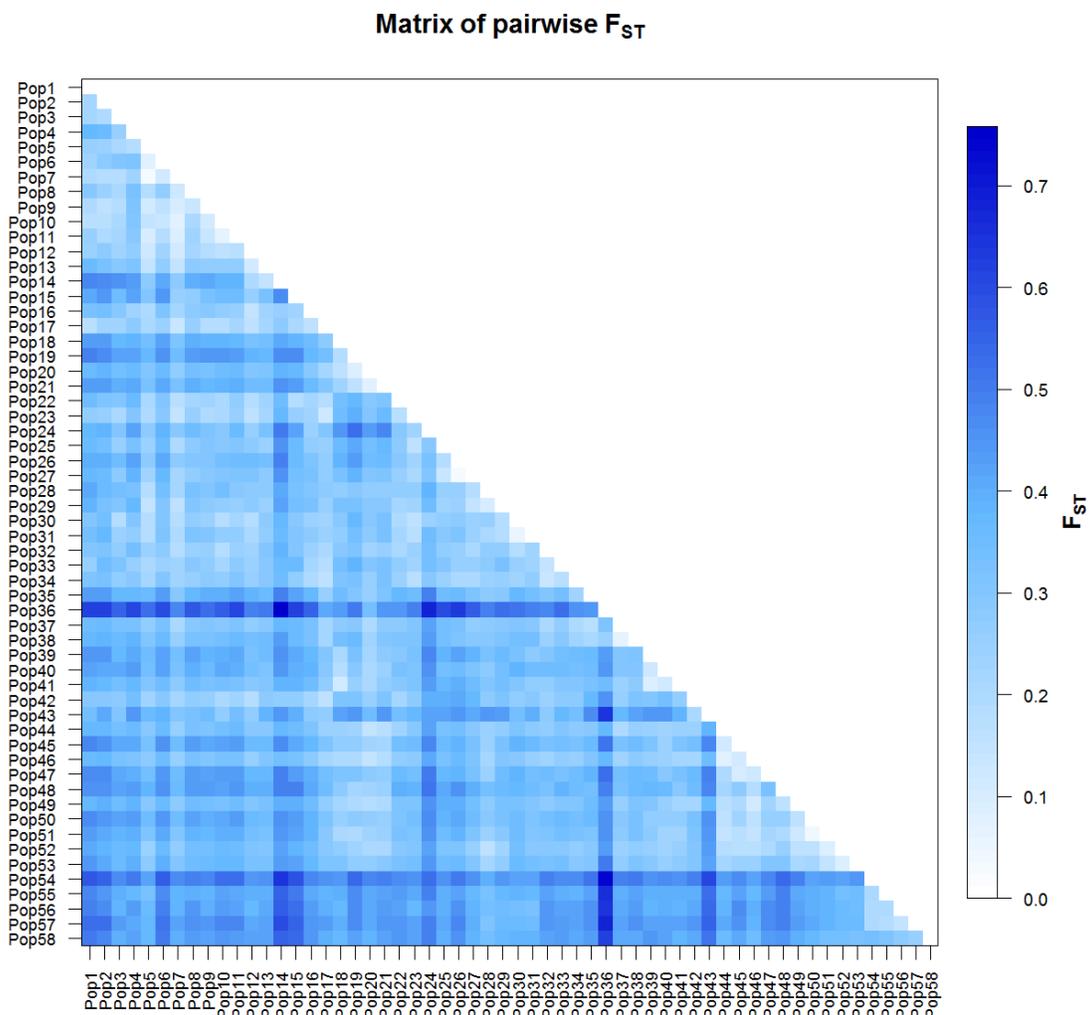


Figura 12. Gráfica de calor a partir de los valores F_{ST} pareados entre 58 sitios de colecta.

El resultado del análisis de agrupamiento bayesiano, realizado en conjunto con el método de Evanno *et al.* (2005), revelaron a través del Delta K presentado en la Figura 13, la probabilidad de presentar entre dos y cuatro grupos genéticos a lo largo de las localidades de estudio. Es importante mencionar que, el mayor valor Delta K = 91.04, corresponde a dos grupos genéticos, seguido del Delta K= 12.03 para cuatro grupos genéticos.

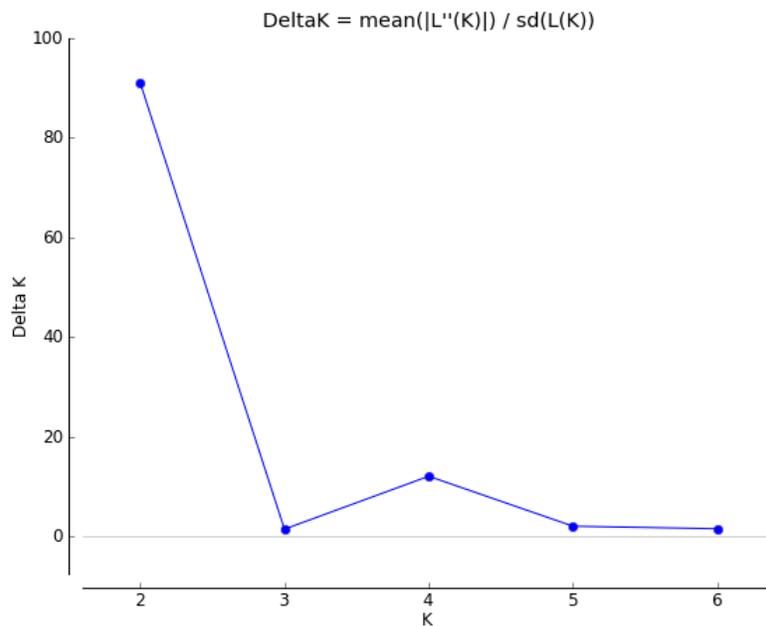


Figura 13. Delta K obtenido a partir del método de Evanno *et al.* (2005), considerando la formación de grupos *a priori*.

En este sentido, cuando se considera la probabilidad de K=2 del agrupamiento bayesiano de la Figura 14 las localidades de la población dos tienden a agruparse con las localidades ubicadas al

norte de las poblaciones uno y cuatro (color azul), mientras que el resto de localidades conformarían el segundo grupo genético (color naranja), tal como se observa en la

Figura 15.

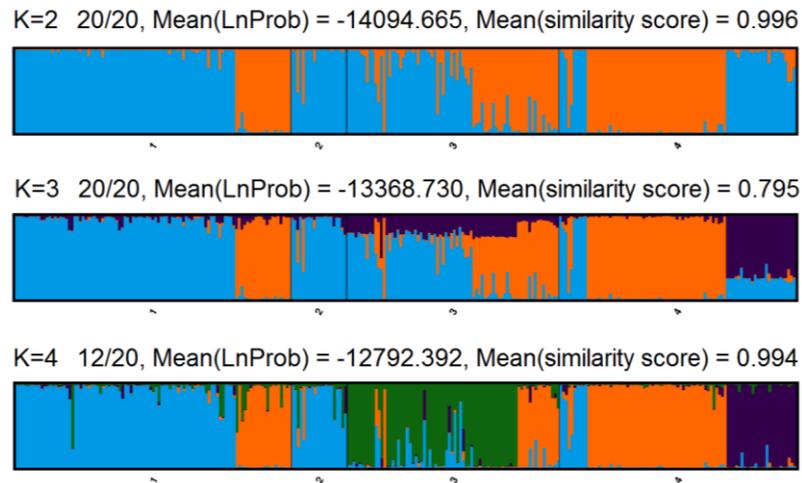


Figura 14. Análisis bayesiano de las localidades de *E. oleifera*, considerando agrupamiento de poblaciones *a priori*.

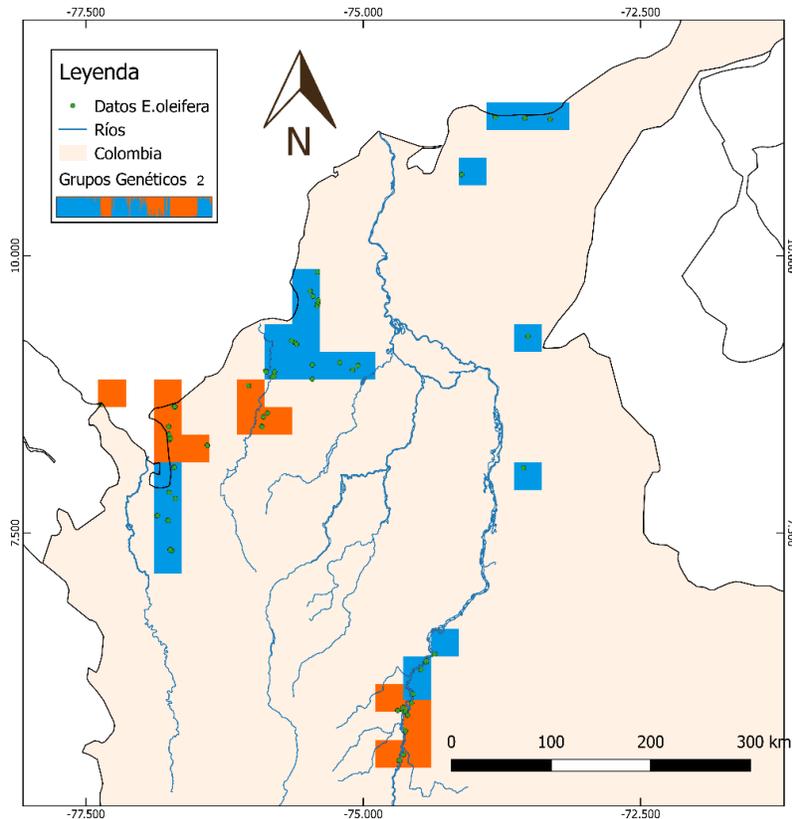


Figura 15. Mapa geográfico con agrupamiento bayesiano espacial utilizando $K=2$.

No obstante, cuando se considera el segundo agrupamiento con mayor Delta K de la Figura 13, se observa sub-estructuración dada la presencia de cuatro grupos genéticos. En este caso, se mantienen como un grupo genético la población dos, con los sitios ubicados más hacia el norte de la población uno y cuatro, tal como se observa en la Figura 16 (color azul).

De este modo, también se observa diferenciación genética entre los sitios que conforman la población tres, debido a que aquellos que se encuentran al norte de esta población, y se agrupan con aquellos que se encuentran más al sur de la población uno (color naranja), mientras que los

sitios ubicados hacia el sur de la población tres conforman un grupo genético diferente (color verde).

Finalmente, la población cuatro comparte asociación genética con algunos sitios de la población uno (color naranja) y también presenta un grupo al norte de esta población, genéticamente diferenciado de los demás (color morado).

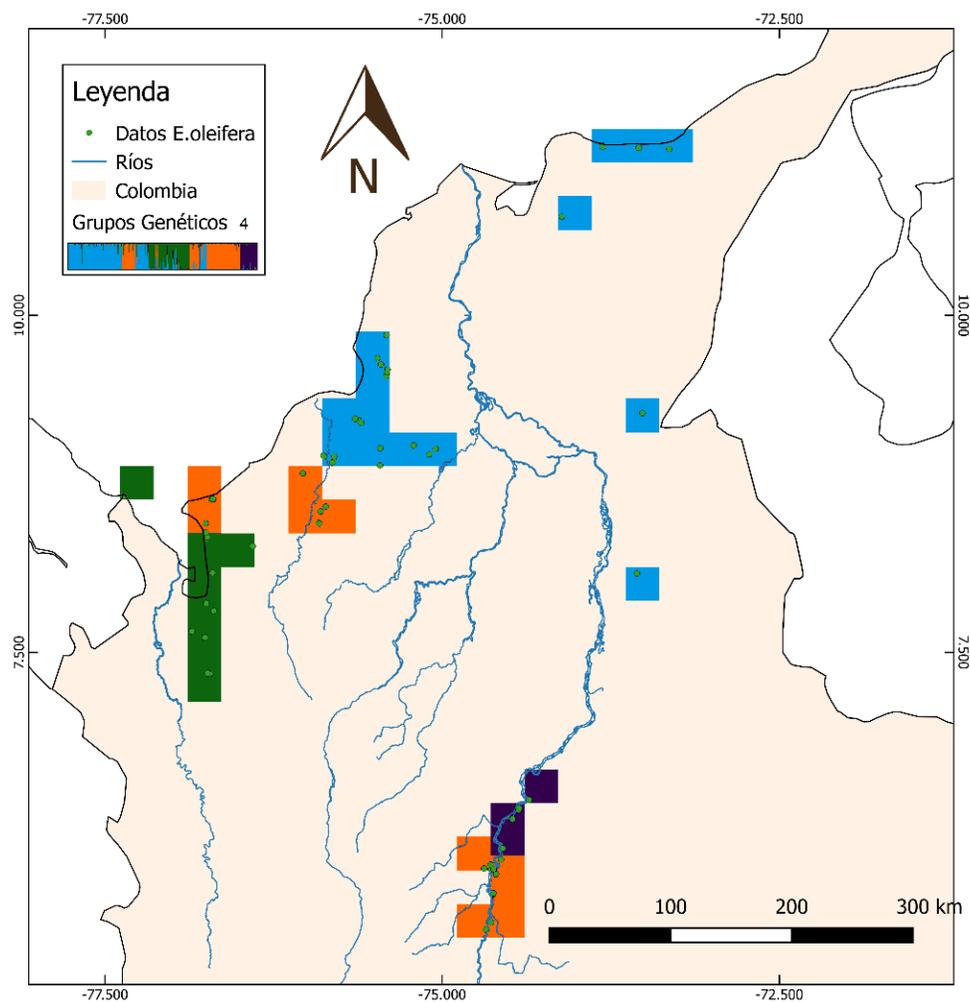


Figura 16. Mapa geográfico con agrupamiento bayesiano espacial utilizando $K=4$.

Cuando se consideran el análisis bayesiano sin una estructura poblacional previa, el resultado en cuanto a la asignación de grupos genéticos no cambia (Figura 18). Sin embargo, los resultados varían en cuanto al Delta K, ya que en la Figura 13 el delta para $K=4$ presenta un valor de 12.03, mientras que en la Figura 17 el valor disminuye a 11.62. El tercer análisis de agrupamiento bayesiano realizado, teniendo en cuenta la presencia de alelos nulos en las poblaciones analizadas, no muestra un patrón de diferenciación ni agrupamiento diferente del presentado por las inferencias bayesianas realizadas anteriormente.

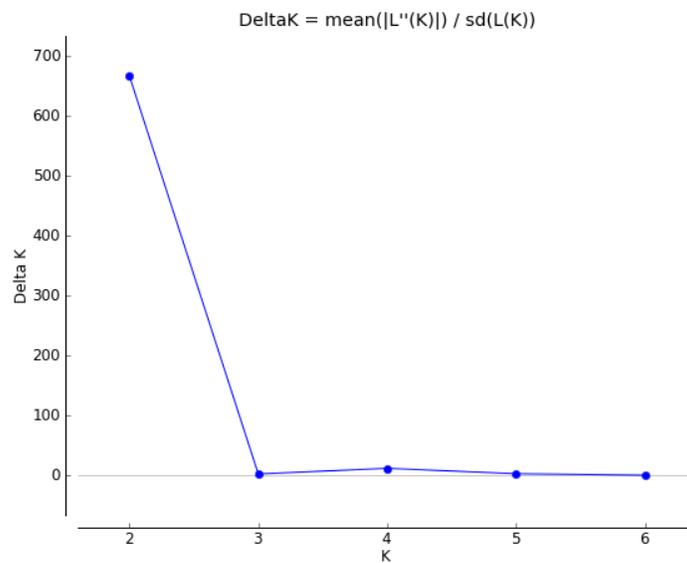


Figura 17. Delta K obtenido a partir del método de Evanno *et al.* (2005) sin considerar agrupamiento *a priori* en los sitios de estudio.

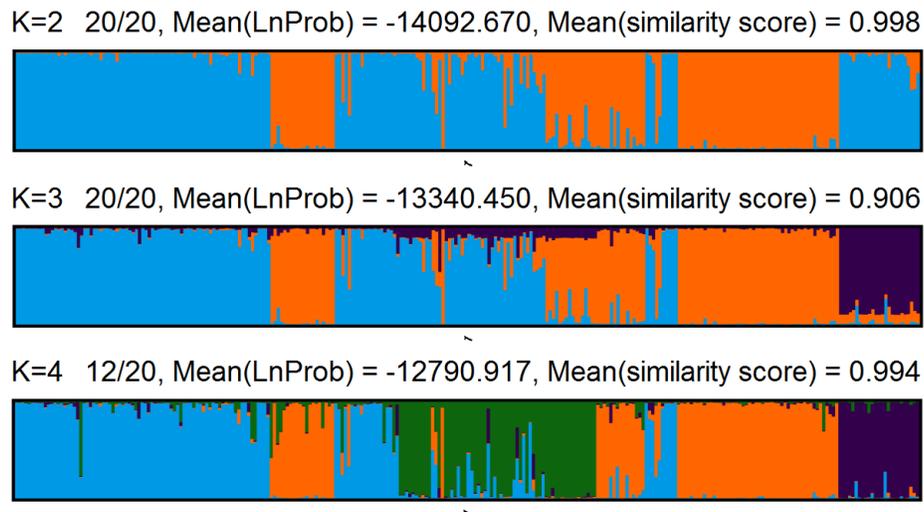


Figura 18. Gráfico con análisis bayesiano de las poblaciones de *E. oleifera* sin considerar agrupamiento *a priori*.

El resultado del análisis molecular de varianza (AMOVA) mostró que el mayor porcentaje de variación se encontró entre individuos, con un 82%, mientras que el menor porcentaje de variación se encontró entre poblaciones con 7%, tal como se presenta en la Tabla 9.

Tabla 9.

Análisis Molecular de Varianza (AMOVA) de las cuatro poblaciones de estudio.

Fuente de Variación	df	SS	MS	Est. Var.	%	<i>p-Value</i>
Entre poblaciones	3	207,24	69.08	0.44	7%	
Entre individuos	276	3066,18	11.10	5.19	82%	
Entre individuos dentro de las poblaciones	280	203,50	0.72	0.72	11%	<0.001
Total	559	3476,92		6.35	100	

Con el programa Diva-Gis se pudo detectar a nivel espacial aquellas zonas con mayor riqueza alélica, siendo las poblaciones uno y cuatro las que presentaron mayor concentración de alelos, tal como se evidencia en la Figura 19. Cabe resaltar que en esta Figura los tonos más oscuros representan localidades con mayor riqueza de alelos.

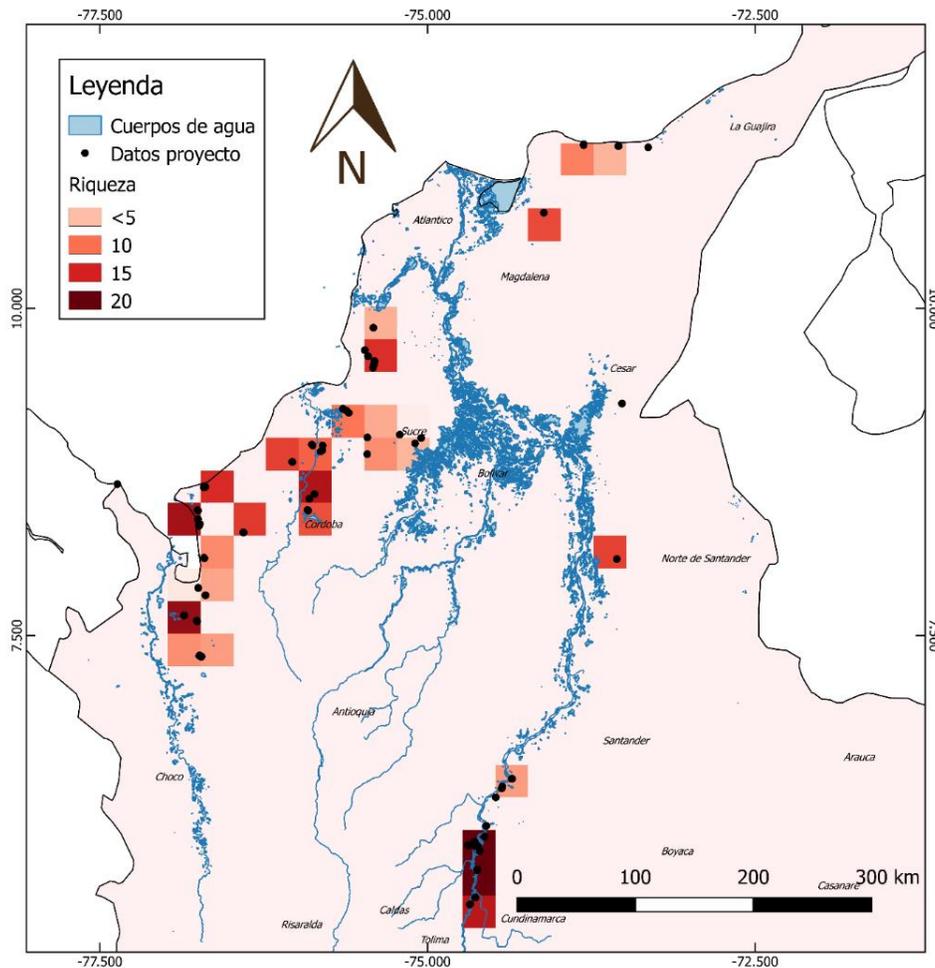


Figura 19. Riqueza alélica espacial calculada con Diva-Gis. Los puntos con tonos más oscuros indican mayor concentración de alelos.

Con el test de Mantel ($R^2=0.05$ y $P=0.00$) se observa que la diferenciación genética que experimentan los sitios de estudios no se debe exclusivamente a un fenómeno de aislamiento por

distancia (Figura 20). Si bien, los sitios de estudio localizados hacia el norte de Colombia, que conforman la población dos, presentan mayor estructuración con respecto a los sitios ubicados hacia el sur, que conforman la población cuatro, se evidencia que hay sitios con alta diferenciación genética no asociada a la distancia como es el caso de la población cuatro.

En esta población colindan sitios pertenecientes a los departamentos de Antioquia, Boyacá, Cesar y Santander. Estas localidades de estudio, a pesar de encontrarse cerca en el espacio geográfico, se encuentran asociadas a grupos genéticos distintos tal como se muestran en las

Figura 15 y Figura 16. Así mismo, individuos de esta población ubicados en el Magdalena Medio evidencian relaciones genéticas con individuos localizados en la región del Urabá Antioqueño a pesar de la distancia geográfica entre ellos.

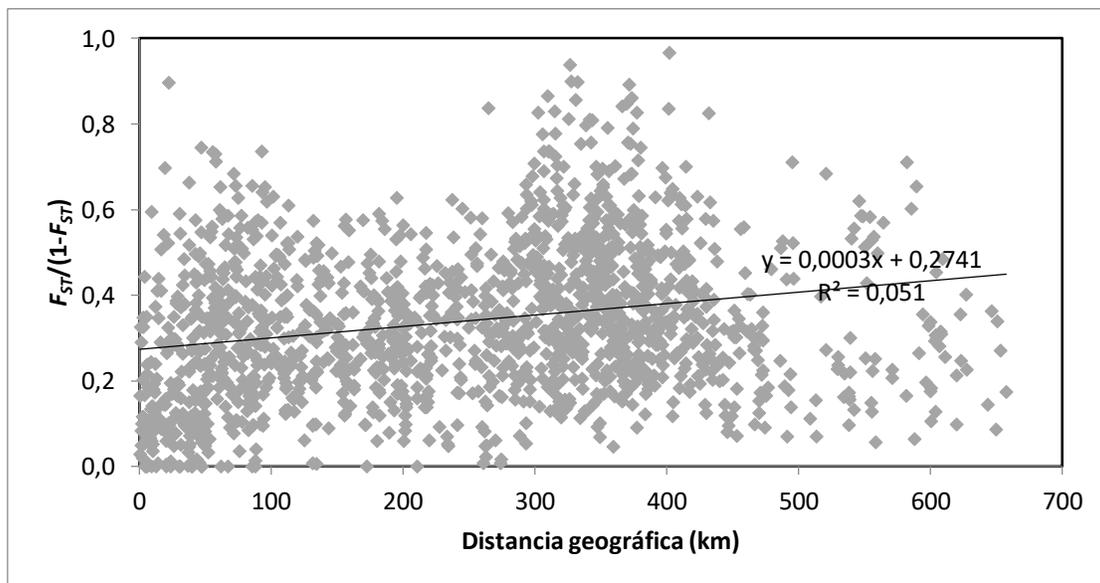


Figura 20. Test de Mantel realizado con Genalex en los 58 sitios de estudio.

El PCoA realizado con los 16 microsatélites reveló que el mayor porcentaje de variación se encuentra explicado en el primer eje con un 11.19% (Tabla 10). No se presentó agrupamiento marcado entre las distintas poblaciones de estudio. Sin embargo, sí se observa que la población dos (viñetas naranjas) tienden a posicionarse cerca de las muestras pertenecientes a la población uno (viñetas azules).

Tabla 10.

Porcentaje de variación explicado por los tres ejes del análisis de coordenadas principales.

Axis	1	2	3
%	11.19	6.92	4.54
Cum %	11.19	18.11	22.66

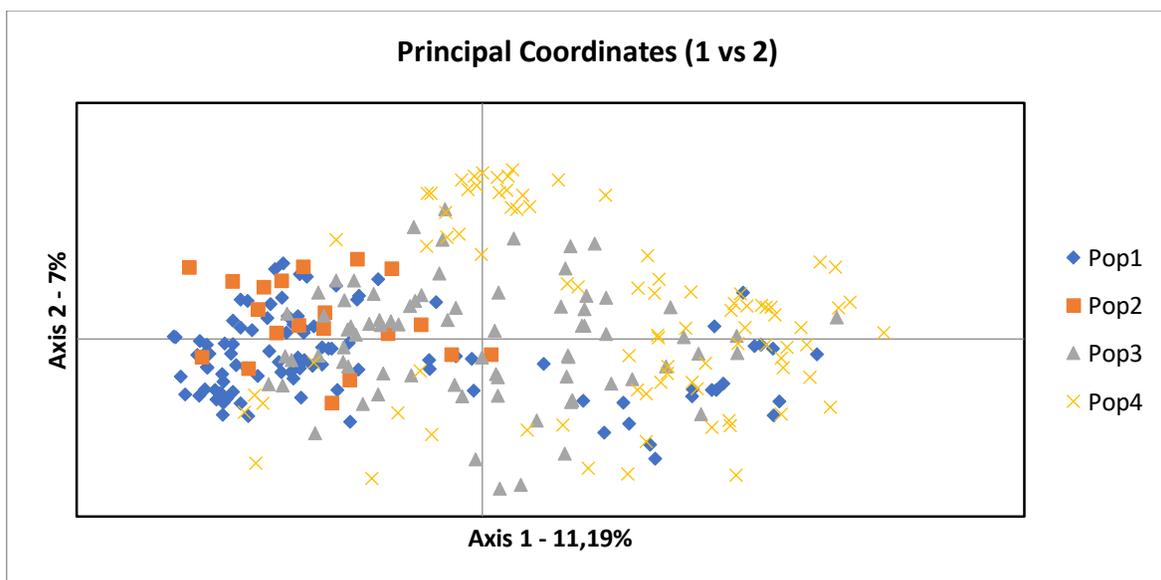


Figura 21. Análisis de coordenadas principales de 58 sitios de *E. oleifera* para cuatro poblaciones de las regiones Andina y Caribe de Colombia.

Por otro lado, cuando se analiza el agrupamiento realizado por el PCoA, respecto al eje uno y tres de la Figura 22 se observa la misma tendencia de asociación que se presenta en la Figura 21. No obstante, se presenta la tendencia de agrupamiento entre individuos de las poblaciones tres y cuatro (viñetas grises y amarillas respectivamente).

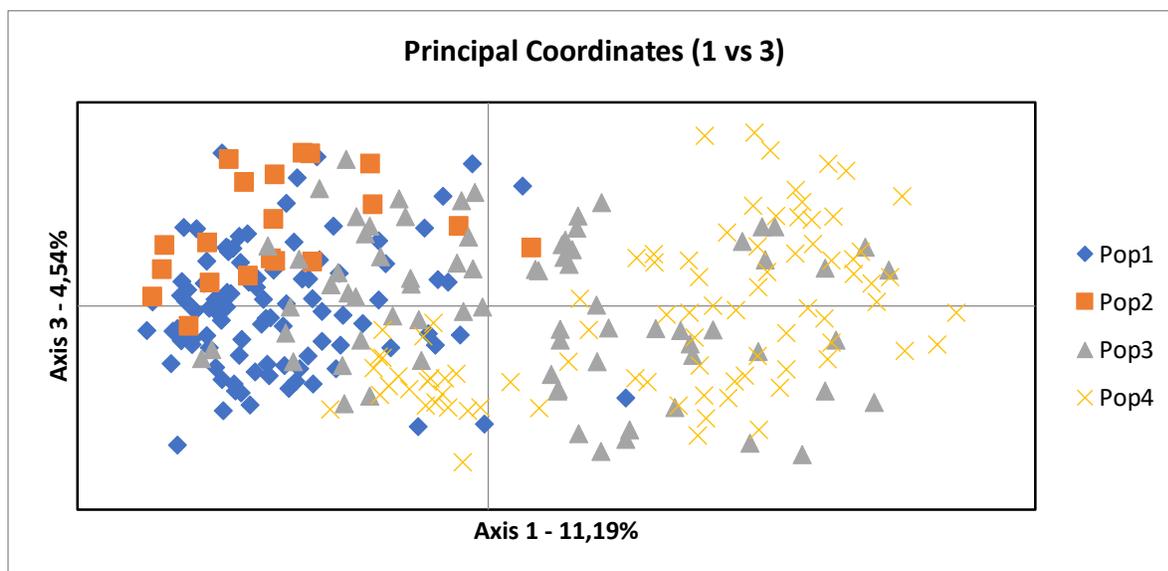


Figura 22. Análisis de coordenadas principales de 58 localidades de *E. oleifera* de cuatro poblaciones en las regiones Andina y Caribe de Colombia.

Las relaciones topológicas obtenidas con el programa DarWin mostraron dos agrupamientos generales entre los individuos muestreados. En este sentido, en el primer agrupamiento se observa una asociación entre la mayoría de los individuos de la población uno con la mayoría de los de la dos, tal como se muestra en la Figura 23. De este modo, también se presentó asociación entre la

mayoría de los individuos de la población tres con los de la cuatro. Cabe resaltar que, aunque estas asociaciones incluyen a la mayoría de los individuos de las respectivas poblaciones, en el primer agrupamiento (población uno y dos) persiste la relación con individuos de la tres.

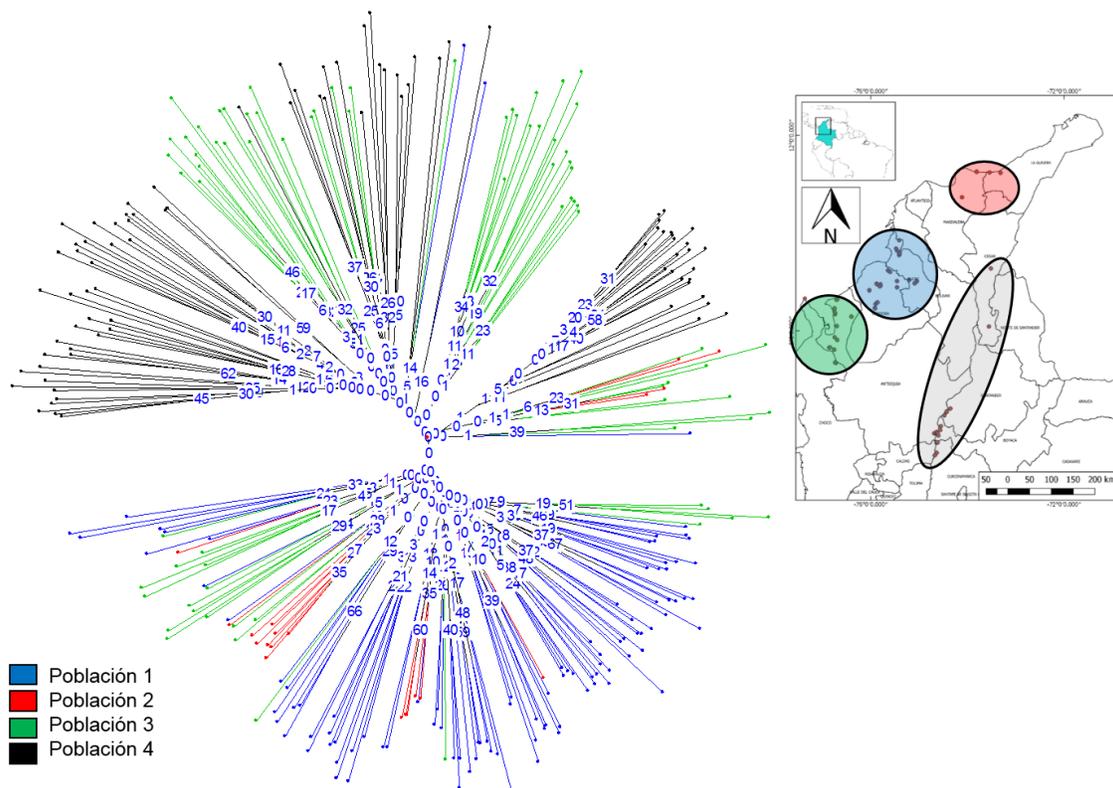


Figura 23. Topología de agrupación de poblaciones con *Neighbor-Joining* método *unweighted* con el programa DarWin.

En la Figura 24, se observan las relaciones topológicas cuando se considera el agrupamiento genético de Delta K=2 obtenido por STRUCTURE. Estas observaciones fueron consistentes con

los resultados anteriores, ya que cuando se proyectan los dos grupos dentro de la topología se tienen como resultado las relaciones que se muestran en el dendograma de la Figura 24.

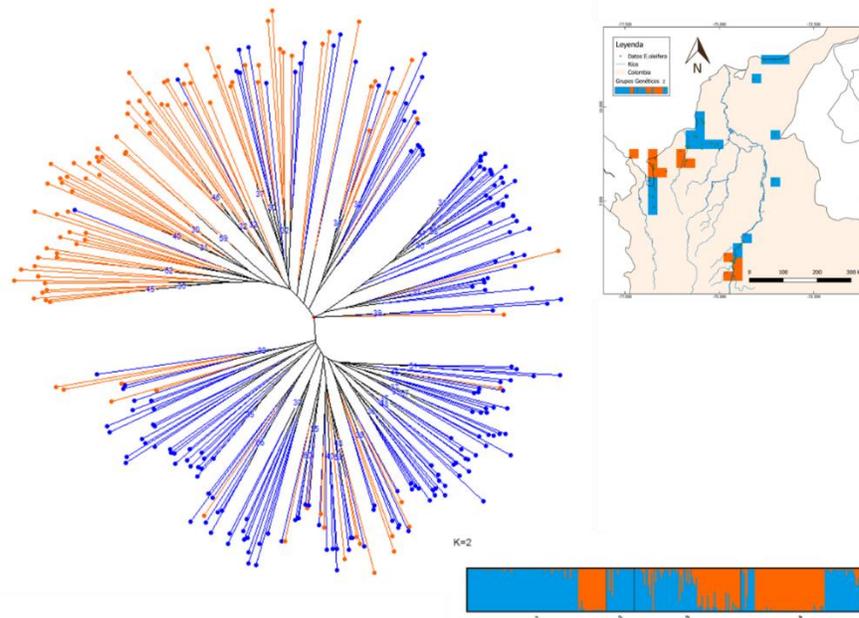


Figura 24. Representación topológica de los grupos considerando $K=2$, con Delta $K= 91.046$ de Clumpak.

Claramente se puede observar la relación que existe entre los individuos del clúster azul con respecto a la del clúster naranja, considerando la estructura geográfica de este K en la Figura 24. En este sentido, se registró que tanto en el clúster azul (el cual agrupa los sitios de los departamentos de Antioquia, Boyacá, Cesar, Córdoba, La Guajira, Magdalena, Santander y Sucre) como en el naranja (el cual agrupa sitios de los departamentos de Antioquia, Boyacá, Córdoba y Cundinamarca) se evidencia la presencia de individuos asignados a grupos contrarios, lo que sugiere que sigue habiendo información genética compartida entre las poblaciones, aunque estén presentando moderada estructura genética.

Ahora bien, cuando se toma en consideración el agrupamiento genético de $K=4$ obtenido con STRUCTURE se observa homogeneidad en las relaciones en un grupo de sitios de la población cuatro (color morado) ubicados en el valle interandino del Magdalena Medio, en cercanías del departamento del Cesar. No obstante, los individuos del grupo verde, que pertenecen a la región del Urabá, se encuentran distribuidos en toda la topología sin mostrar tendencia de agrupamiento como se observa en la Figura 25.

Finalmente, los individuos del clúster azul que hacen parte de los departamentos de Cesar, Córdoba, La Guajira, Magdalena y Sucre en la Región Caribe, sí presentan tendencia de agrupamiento tal como se observa en la Figura 25, pero al igual que el clúster naranja comparten individuos de otras grupos genéticos.

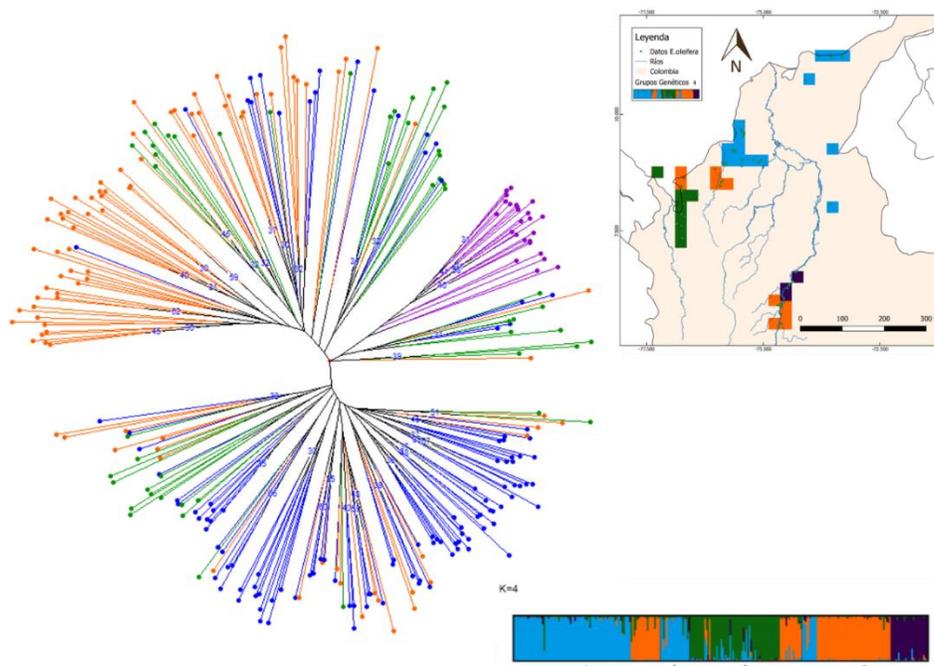


Figura 25. Representación topológica de los grupos considerando el $K=4$, con Delta $K= 12.031$ de Clumpak.

5.2 Resultados Metodología B

5.2.1 Diversidad Genética. Con el programa MICRO-CHECKER se encontró que no hubo errores de tipificación en la matriz de datos. Sin embargo, se detectó déficit de heterocigotos causado por la presencia de alelos nulos en todos los marcadores, aunque la presencia de estos no fue consistente en todas las poblaciones (Apéndice A). El locus con menor presencia de alelos nulos fue mEgCIR3362 (12) y el de mayor fue mEgCIR0802 (13), mientras que la mayor frecuencia se presentó en el locus mEgCIR3362 (0.52). La prueba de Fisher mostró que hubo desviaciones significativas en el equilibrio de Hardy – Weinberg en todas las poblaciones de estudio.

Aunque las pruebas de detección confirman que existe ligamiento en varios loci, estas asociaciones no fueron consistentes dentro de las poblaciones estudiadas con excepción de los loci mEgCIR0802 y mEgCIR2414 (Apéndice B), los cuales presentaron la menor cantidad de loci en equilibrio de ligamiento. No obstante, debido a que los marcadores mEgCIR0802 y mEgCIR2414 se mapean en los grupos de ligamiento uno y doce del genoma de la especie, se mantuvieron en conjunto con los demás marcadores para los análisis posteriores.

Todos los loci evaluados revelaron productos de amplificación en todas las muestras analizadas. Un total de 201 alelos fueron detectados en las 280 muestras evaluadas y estos presentaron tamaños de amplicones semejantes a los reportados previamente en la literatura. El locus que menos alelos

detectó fue el mEgCIR3546 (6), mientras que el locus que más alelos detectó fue mEgCIR0802 (20) (Tabla 11). La heterocigosidad observada (Ho) presentó un rango de 0 a 0.161, siendo mEgCIR0832 el locus que presentó menor valor y el de mayor el mEgCIR2414 (Tabla 11). El valor mínimo detectado en el PIC fue de 0.417 para el locus mEgCIR3362 (SSR12) y el valor máximo detectado fue de 0.905 para el locus mEgCIR0802 (SSR4) (Tabla 11).

Tabla 11.

Parámetros de diversidad genética por locus en E. oleifera con Cervus.

Locus	Consecutivo	Motivo de repetición	Rango de alelos	Na	N	Ho	PIC
mEgCIR0173	SSR2	(GA) ₁₈	108-154	12	280	0.057	0.802
mEgCIR0353	SSR3	(GT) ₁₁ (GA) ₁₅	82-116	14	280	0.004	0.662
mEgCIR0802	SSR4	(GA) ₁₂	200-240	20	280	0.014	0.905
mEgCIR0832	SSR5	(GA) ₁₉	128-160	17	280	0.000	0.714
mEgCIR0886	SSR6	(GA) ₉	138-182	12	280	0.029	0.598
mEgCIR0894	SSR7	(GA) ₁₈	178-203	14	280	0.161	0.856
mEgCIR2414	SSR8	(ACAG) ₄ (GA) ₉	350-368	10	280	0.000	0.837
mEgCIR2813	SSR9	(GT) ₇ (GA) ₁₁	212-240	12	280	0.032	0.620
mEgCIR3282	SSR10	(GA) ₂₀	216-260	17	280	0.039	0.801
mEgCIR3292	SSR11	(GA) ₁₉	126-164	13	275	0.015	0.665
mEgCIR3362	SSR12	(GA) ₁₉	132-176	9	269	0.022	0.417
mEgCIR3533	SSR14	(GA) ₁₅	130-158	15	280	0.068	0.865
mEgCIR3543	SSR15	(GA) ₁₇	198-224	11	278	0.004	0.739
mEgCIR3546	SSR16	(GA) ₁₅	284-316	6	280	0.004	0.676
mEgCIR3785	SSR17	(GA) ₂₁	270-298	11	279	0.007	0.762
mEgCIR3886	SSR18	(GA) ₅ gt(GA) ₂₀	166-194	8	280	0.011	0.580

Nota: Na: Número de alelos, N: Tamaño de muestra, Ho: Heterocigosidad observada y PIC: Contenido de información polimórfica.

Los principales resultados de la diversidad genética a nivel poblacional se encuentran consignados en la Tabla 12. Al respecto se encontró que el municipio con menor promedio en el número alelos (N_a) fue Curumaní (CUR) con 1.88. Mientras que los municipios que reportaron mayor promedio en el número de alelos fueron Montería (MON), Puerto Boyacá (BOY), Turbo (TUR) y Puerto Salgar (SAL) con 5.50, 5.56, 5.94 y 6.38 respectivamente. Esta relación se mantiene para la variable de número efectivo

Los municipios con mayor heterocigosidad observada fueron Momil (MOM) y Río de Oro (RIO), con 0.08 y 0.09 respectivamente. Por otro lado, la heterocigosidad esperada en los municipios revelaron valores por encima de 0.3. De esta manera, Puerto Triunfo (TRI), Puerto Salgar (SAL) y Turbo (TUR) fueron los municipios con mayor heterocigosidad esperada con 0.67, 0.68 y 0.71 respectivamente.

El índice de endogamia F_{IS} mostró alta endogamia entre las localidades evaluadas en un rango de 0 – 1, donde todas las localidades revelaron valores por encima de 0.8, siendo las localidades de Curumaní (CUR), Cimitarra (CIM) y Puerto Triunfo (TRI), las que presentaron valores F_{IS} de uno. En cuanto a la presencia de alelos privados (A_p), Puerto Salgar (SAL) fue el municipio con mayor presencia de alelos privados, registrando 17.

Tabla 12.

Parámetros de diversidad genética a nivel poblacional de los municipios.

Municipio	N	Na	Ne	Ho	He	F_{IS}	A_P
DIB	10	2,88 (0.30)	1,88 (0.14)	0.03 (0.01)	0.42 (0.05)	0.95 (0.03)	0
SMR	5	2,63 (0.26)	2,13 (0.21)	0.04 (0.03)	0.46 (0.06)	0.93 (0.05)	0
ZON	5	2,94 (0.25)	2,47 (0.27)	0.05 (0.02)	0.52 (0.05)	0.82 (0.09)	4
ONO	14	4,19 (0.56)	2,72 (0.45)	0.04 (0.02)	0.53 (0.05)	0.94 (0.03)	1
TOL	15	4,25 (0.49)	2,83 (0.36)	0.03 (0.01)	0.56 (0.05)	0.96 (0.02)	0
CUR	5	1,88 (0.15)	1,63 (0.14)	0.00 (0.00)	0.32 (0.05)	1,00 (0.00)	0
CHM	5	2,25 (0.21)	1,73 (0.15)	0.06 (0.04)	0.36 (0.05)	0.86 (0.07)	0
MOM	10	3,13 (0.33)	2,39 (0.22)	0.09 (0.04)	0.52 (0.05)	0.85 (0.06)	0
BEN	15	2,81 (0.23)	2,00 (0.17)	0.02 (0.01)	0.44 (0.05)	0.96 (0.02)	0
CHN	5	2,38 (0.34)	2,14 (0.31)	0.05 (0.03)	0.39 (0.07)	0.89 (0.05)	0
PEL	6	2,75 (0.25)	2,21 (0.19)	0.04 (0.03)	0.48 (0.05)	0.93 (0.05)	0
CER	4	2,06 (0.23)	1,88 (0.22)	0.02 (0.02)	0.36 (0.07)	0.97 (0.03)	0
SAG	5	2,56 (0.33)	2,20 (0.29)	0.01 (0.01)	0.42 (0.07)	0.98 (0.02)	0
MON	20	5,50 (0.71)	3,77 (0.50)	0.06 (0.03)	0.66 (0.04)	0.92 (0.04)	5
NEC	20	4,69 (0.44)	3,35 (0.30)	0.01 (0.01)	0.66 (0.03)	0.99 (0.01)	0
TUR	26	5,94 (0.47)	3,64 (0.24)	0.02 (0.01)	0.71 (0.02)	0.96 (0.02)	8
URA	9	3,44 (0.36)	2,72 (0.37)	0.03 (0.02)	0.54 (0.05)	0.96 (0.03)	0
RIO	5	3,00 (0.22)	2,41 (0.21)	0.08 (0.03)	0.53 (0.05)	0.84 (0.06)	3
APA	5	2,06 (0.25)	1,73 (0.19)	0.01 (0.01)	0.33 (0.06)	0.97 (0.03)	0
CAR	5	2,38 (0.24)	2,00 (0.19)	0.01 (0.01)	0.42 (0.06)	0.97 (0.03)	1
BAJ	10	3,31 (0.28)	2,36 (0.21)	0.03 (0.03)	0.53 (0.03)	0.95 (0.03)	2
CIM	20	3,31 (0.31)	2,13 (0.21)	0.00 (0.00)	0.46 (0.05)	1,00 (0.00)	0
BOY	15	5,56 (0.46)	3,72 (0.40)	0.04 (0.01)	0.66 (0.05)	0.88 (0.07)	8
TRI	20	4,75 (0.49)	3,49 (0.36)	0.00 (0.00)	0.67 (0.03)	1,00 (0.00)	4
SAL	20	6,38 (0.41)	3,67 (0.38)	0.05 (0.02)	0.68 (0.03)	0.92 (0.03)	17

Nota: N: Tamaño de muestra, Na: Número promedio de alelos, Ne: Número efectivo promedio de alelos, Ho:

Heterocigosidad Observada, He: Heterocigosidad Esperada, F_{IS} : Índice de Fijación y A_P : número de alelos privados.

La heterocigosidad esperada total (Ht) por locus, mostró que mEgCIR3362 presentó menor valor con 0.44, mientras que mEgCIR0802 presentó el mayor valor con 0.90 (Tabla 13). La media

de H_o por locus, mostró un intervalo entre 0 y 0.175 siendo el locus mEgCIR0832 el que presentó menor valor y mEgCIR0894 el que presentó mayor valor (Tabla 13).

El coeficiente de endogamia F_{IS} y coeficiente general de endogamia F_{IT} detectaron un rango de variación en todos los loci entre 0.77 y 1.0, donde el valor más bajo registrado fue del locus mEgCIR0894 y el valor más alto fue para los loci mEgCIR0832 y mEgCIR2414, como se muestra en la Tabla 13. No obstante, el valor de divergencia genética F_{ST} registró un rango de variación en los loci, que estuvo entre 0.03 y 0.18 siendo los loci mEgCIR3785 y mEgCIR3533 quienes registraron menor divergencia, mientras que el locus mEgCIR0173 mostró mayor divergencia (Tabla 13).

Tabla 13.

Parámetros generales de diversidad genética total para los marcadores evaluados de E. oleifera con GenAlex.

Locus	Consecutivo	Ht	Media H_o	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
mEgCIR0173	SSR2	0.780	0.061	0.904	0.922	0.182
mEgCIR0353	SSR3	0.635	0.003	0.994	0.995	0.115
mEgCIR0802	SSR4	0.900	0.010	0.988	0.989	0.091
mEgCIR0832	SSR5	0.751	0.000	1.000	1.000	0.074
mEgCIR0886	SSR6	0.603	0.025	0.957	0.959	0.050
mEgCIR0894	SSR7	0.853	0.175	0.774	0.795	0.092
mEgCIR2414	SSR8	0.848	0.000	1.000	1.000	0.035
mEgCIR2813	SSR9	0.630	0.037	0.930	0.942	0.162
mEgCIR3282	SSR10	0.800	0.029	0.962	0.963	0.038
mEgCIR3292	SSR11	0.688	0.012	0.981	0.983	0.083
mEgCIR3362	SSR12	0.449	0.018	0.958	0.960	0.056
mEgCIR3533	SSR14	0.876	0.069	0.918	0.921	0.034
mEgCIR3543	SSR15	0.745	0.003	0.996	0.996	0.081
mEgCIR3546	SSR16	0.715	0.003	0.996	0.996	0.085

mEgCIR3785	SSR17	0.785	0.015	0.980	0.980	0.038
mEgCIR3886	SSR18	0.646	0.009	0.985	0.986	0.063

Nota: Ht: Heterocigosidad esperada total, Media Ho: Media de Heterocigosidad observada, F_{IS} : Coeficiente de endogamia, F_{IT} : Coeficiente general de endogamia F_{ST} : Divergencia genética.

5.2.2 Estructura Genética. En general se encontró moderada estructura genética entre pares de poblaciones, teniendo en cuenta que el intervalo propuesto por Wright (1965) propone los siguientes rangos: valores pareados con un intervalo de 0 – 0.05 sugieren baja divergencia genética, valores entre 0.06 – 0.15 sugieren moderada divergencia genética, valores entre 0.16 – 0.25 sugieren alta divergencia genética y finalmente valores pareados por encima de 0.26 revelan gran divergencia genética entre poblaciones.

En este sentido, las poblaciones de los municipios de Cimitarra (CIM), Puerto Boyacá (BOY), Puerto Triunfo (TRI) y Puerto Salgar (SAL) fueron las más distantes genéticamente del resto. Mientras que las poblaciones con mayor similaridad genética correspondieron a los municipios de Tolúviejo (TOL), Chinú (CHN) y San Pelayo (PEL).

Tabla 14.

Valores de F_{ST} pareados para los municipios de estudio. Por debajo de la diagonal, los valores F_{ST} y por encima de la diagonal, los valores de significancia.

	DIB	SMR	ZON	ONO	TOL	CUR	CHM	MOM	BEN	CHN	PEL	CER	SAG	MON	NEC	TUR	URA	RIO	APA	CAR	BAJ	CIM	BOY	TRI	SAL
DIB	0	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
SMR	0.13	0	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
ZON	0.24	0.17	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
ONO	0.17	0.16	0.17	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
TOL	0.16	0.14	0.17	0.1	0	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
CUR	0.35	0.38	0.34	0.22	0.24	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
CHM	0.31	0.29	0.3	0.25	0.14	0.39	0	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
MOM	0.21	0.2	0.25	0.16	0.1	0.34	0.14	0	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
BEN	0.2	0.19	0.29	0.19	0.15	0.27	0.2	0.18	0	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
CHN	0.22	0.21	0.21	0.19	0.09	0.27	0.14	0.17	0.11	0	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
PEL	0.19	0.15	0.18	0.15	0.06	0.29	0.13	0.11	0.13	0.09	0	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
CER	0.31	0.31	0.25	0.24	0.21	0.4	0.32	0.24	0.23	0.26	0.2	0	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
SAG	0.25	0.2	0.23	0.21	0.12	0.35	0.16	0.16	0.11	0.11	0.11	0.18	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
MON	0.31	0.27	0.26	0.27	0.25	0.31	0.31	0.27	0.31	0.3	0.25	0.33	0.3	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
NEC	0.26	0.22	0.22	0.23	0.21	0.29	0.27	0.23	0.26	0.25	0.21	0.29	0.24	0.11	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
TUR	0.16	0.12	0.15	0.15	0.13	0.24	0.19	0.14	0.18	0.16	0.11	0.2	0.18	0.13	0.11	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+
URA	0.2	0.18	0.22	0.14	0.19	0.29	0.2	0.16	0.21	0.19	0.18	0.27	0.22	0.24	0.2	0.08	0	+	+	+	+	+	+	+	+
RIO	0.36	0.28	0.22	0.17	0.18	0.2	0.29	0.25	0.25	0.21	0.24	0.29	0.26	0.23	0.22	0.18	0.25	0	+	+	+	+	+	+	+
APA	0.17	0.23	0.29	0.23	0.25	0.45	0.41	0.29	0.3	0.34	0.27	0.35	0.3	0.27	0.25	0.13	0.18	0.41	0	-	+	+	+	+	+
CAR	0.15	0.21	0.26	0.26	0.23	0.4	0.37	0.26	0.28	0.3	0.21	0.32	0.28	0.24	0.22	0.1	0.19	0.37	0.03	0	-	+	+	+	+
BAJ	0.16	0.14	0.16	0.19	0.14	0.32	0.24	0.17	0.21	0.17	0.13	0.27	0.21	0.21	0.22	0.07	0.2	0.25	0.19	0.14	0	+	+	+	+
CIM	0.31	0.35	0.4	0.36	0.31	0.45	0.42	0.28	0.35	0.37	0.36	0.38	0.35	0.31	0.28	0.23	0.34	0.38	0.37	0.32	0.27	0	+	+	+
BOY	0.23	0.23	0.25	0.26	0.22	0.34	0.3	0.21	0.28	0.28	0.24	0.26	0.25	0.18	0.15	0.13	0.22	0.25	0.23	0.19	0.19	0.13	0	+	+
TRI	0.32	0.26	0.28	0.3	0.27	0.34	0.32	0.28	0.32	0.3	0.26	0.33	0.3	0.12	0.16	0.16	0.25	0.24	0.31	0.27	0.24	0.31	0.13	0	+
SAL	0.3	0.25	0.25	0.26	0.26	0.33	0.32	0.26	0.31	0.3	0.25	0.33	0.29	0.14	0.17	0.16	0.23	0.24	0.27	0.24	0.24	0.32	0.15	0.1	0

Nota: Los datos pareados con el símbolo “+” indican resultados significativos, mientras que los datos con el símbolo

“-” indican resultados no significativos.

Los resultados obtenidos por las pruebas realizadas con el programa STRUCTURE y STRUCTURE HARVESTER, en la asignación de grupos genéticos considerando la presencia de alelos nulos y sin considerar la presencia de estos, revelaron que no existe diferencia significativa

entre métodos. Por lo anterior se presentan los resultados de las pruebas, considerando la presencia de alelos nulos.

En este sentido, los resultados obtenidos por el método de Evanno *et al.* (2005), muestran que el mayor Delta K se asoció a la presencia de dos grupos genéticos (Delta K = 2923,83). Mientras que el segundo resultado posible correspondió a un Delta K asociado a la presencia de cuatro grupos genéticos (Delta K = 12.11) a lo largo de las poblaciones de estudio, como se muestra en la Tabla 15 y Figura 26.

Tabla 15.

Resultado de la tabla de Evanno et al. (2005) para la asignación del número de poblaciones mediante el Delta K más probable.

K	Reps	Mean LnP(K)	Stdev LnP(K)	Ln'(K)	 Ln''(K) 	Delta K
1	15	-15699.04	0.58	NA	NA	NA
2	15	-14093.31	0.29	1605.73	840.65	2923.83
3	15	-13328.24	58.01	765.07	222.00	3.83
4	15	-12785.17	15.43	543.07	186.91	12.11
5	15	-12429.00	30.13	356.17	47.70	1.58
6	15	-12120.53	136.08	308.47	14.53	0.11
7	15	-11826.60	47.98	293.93	90.84	1.89
8	15	-11623.51	144.76	203.09	16.92	0.12
9	15	-11403.49	86.14	220.01	40.08	0.47
10	15	-11223.56	51.43	179.93	40.43	0.79
11	15	-11084.05	94.79	139.51	74.85	0.79
12	15	-10869.69	63.71	214.36	96.35	1.51
13	15	-10751.68	63.23	118.01	4.75	0.08

14	15	-10628.91	117.85	122.77	1.09	0.01
15	3	-10507.23	94.98	121.68	NA	NA

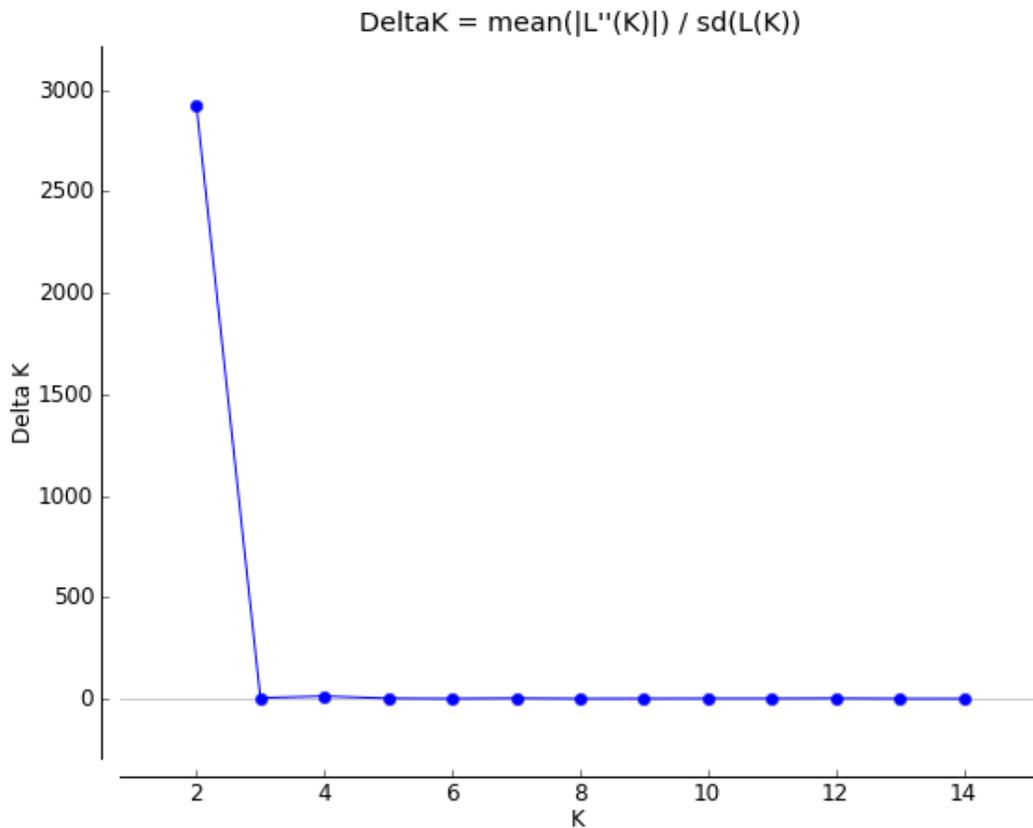


Figura 26. Delta K obtenido a partir del método de Evanno *et al.* (2005), considerando la presencia de alelos nulos.

Es así como el primer grupo genético teniendo en cuenta el Delta K = 2, se conforma por los municipios de Cereté (CER), Chimá (CHM), Chinú (CHN), Momil (MOM), Sahagún (SAG), San Pelayo (PEL), Turbo (TUR), Apartadó (APA), Carepa (CAR), San Pedro de Urabá (URA), Cimitarra (CIM), Belén de Bajirá (BAJ) y todos los municipios de estudio pertenecientes a los

departamentos de Cesar, La Guajira, Magdalena y Sucre, tal como se muestra en la Figura 27 resaltados con color azul. Mientras que los municipios que hacen parte del segundo grupo genético son Acandí (ACA), Montería (MON), Necoclí (NEC), Puerto Triunfo (TRI) y Puerto Salgar (SAL) como se muestra en la Figura 27 resaltados con color naranja.

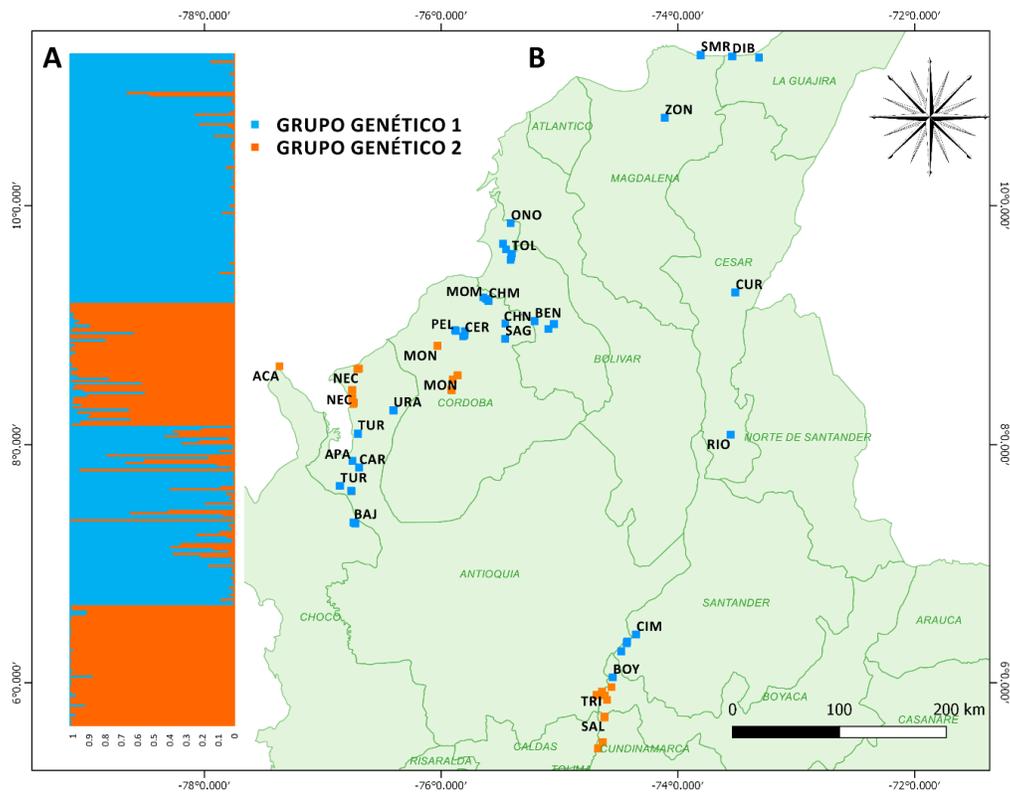


Figura 27. Estructura genética de las poblaciones de estudio. A) Gráfico de resultado de agrupamiento de STRUCTURE obtenido con K = 2. B) Distribución de grupos genéticos en las localidades de estudio.

Por otro lado, la conformación de cuatro grupos genéticos (Figura 28) como segundo agrupamiento más probable sugiere en este caso que, el primer grupo genético (color azul) se

reduce a sólo los municipios de estudio pertenecientes a los departamentos de Cesar, La Guajira, Magdalena y Sucre en conjunto con los municipios de Cereté (CER), Chimá (CHM), Chinú (CHN), Momil (MOM), Sahagún (SAG) y San Pelayo (PEL) del departamento de Córdoba. El segundo grupo genético (color naranja) se ve conformado por los municipios de Montería (MON), Necoclí (NEC), Puerto Triunfo (TRI), Puerto Salgar (SAL) y Puerto Boyacá (BOY) como se muestra en la Figura 28. El municipio de Cimitarra (CIM) en conjunto con algunos individuos de Puerto Boyacá (BOY), conforman el tercer grupo genético (color morado), mientras que los municipios de Acandí (ACA), Belén de Bajirá (BAJ), Apartadó (APA), Carepa (CAR) y San Pedro de Urabá (URA) conforman el cuarto grupo genético (color verde) como se observa en la Figura 28.

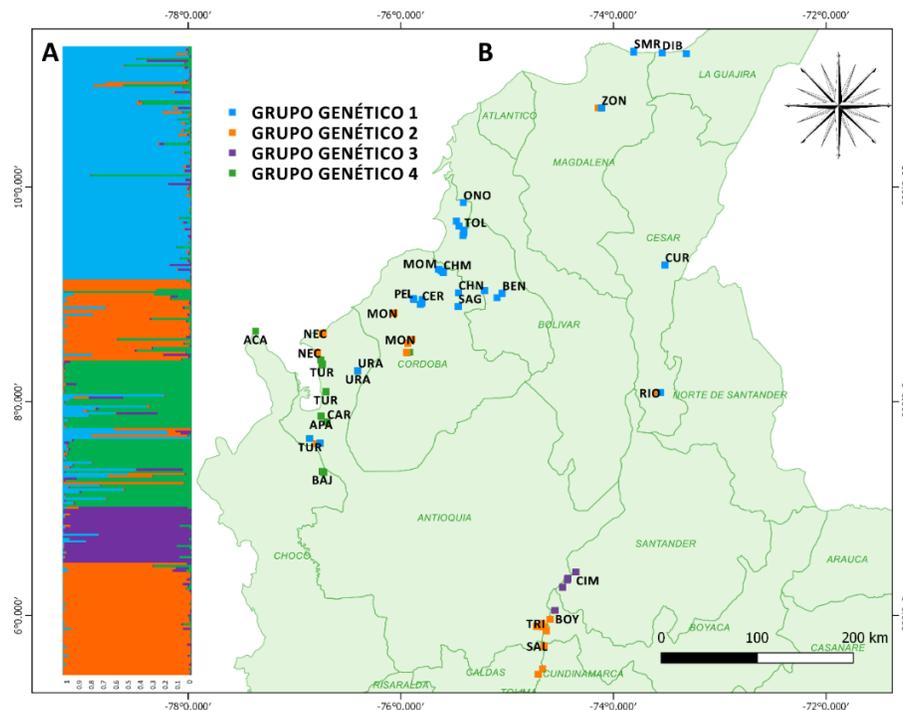


Figura 28. Estructura genética de las poblaciones de estudio. A) Gráfico de resultado de agrupamiento de STRUCTURE obtenido con $K = 4$. B) Distribución de grupos genéticos en las localidades de estudio.

El análisis realizado con el programa Geneland (Figura 29) registró dos clústeres genéticos. De esta manera, los municipios que tuvieron mayor probabilidad de pertenecer al clúster genético azul fueron Cereté (CER), Chimá (CHM), Chinú (CHN), Momil (MOM), Sahagún (SAG), San Pelayo (PEL), Turbo (TUR), Apartadó (APA), Carepa (CAR), San Pedro de Urabá (URA), Cimitarra (CIM), Belén de Bajirá (BAJ) y todos los municipios de estudio pertenecientes a los departamentos de Cesar, La Guajira, Magdalena y Sucre. Mientras que los municipios que tuvieron mayor probabilidad de pertenecer al clúster naranja fueron Acandí (ACA), Montería (MON), Necoclí (NEC), Puerto Triunfo (TRI) y Puerto Salgar (SAL). Es así como en la distribución espacial de estos clústeres de la Figura 29, se observa consistencia con los resultados obtenidos con el método de Evanno *et al.* (2005).

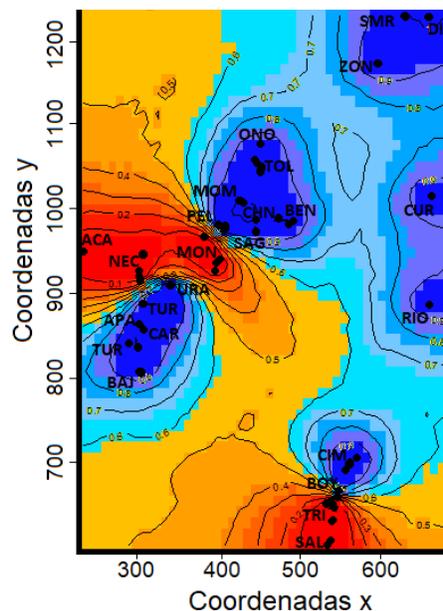


Figura 29. Mapa de probabilidad posterior para la presencia de dos grupos genéticos en las poblaciones de *E. oleifera*.

Los parámetros de diversidad calculados a partir de los dos valores Delta K más probables de Evanno *et al.* (2005) (Tabla 15), mostraron en ambos casos que el segundo grupo genético es el que tiene mayor diversidad genética (Tabla 16). De esta manera, este grupo genético en ambos casos se encuentra conformado por los municipios de Acandí (ACA), Montería (MON), Necoclí (NEC), Puerto Triunfo (TRI) y Puerto Salgar (SAL), a excepción de Acandí (ACA) que no hace parte del segundo grupo genético cuando el Delta K = 4.

Tabla 16.

Parámetros de diversidad genética por grupos genéticos obtenidos por el método de Evanno et al. (2005).

A) GRUPO GENÉTICO DELTA K = 2						
Pop	N	Na	Ne	Ho	He	F
Grupo 1	169	8.12 (0.81)	3.64 (0.48)	0.02 (0.01)	0.64 (0.04)	0.96 (0.01)
Grupo 2	111	11.68 (0.87)	5.57 (0.65)	0.03 (0.00)	0.78 (0.02)	0.95 (0.00)
B) GRUPO GENÉTICO DELTA K = 4						
Pop	N	Na	Ne	Ho	He	F
Grupo 1	109	6.81 (0.71)	3.23 (0.41)	0.03 (0.01)	0.60 (0.04)	0.95 (0.02)
Grupo 2	88	11.12 (0.91)	5.39 (0.69)	0.03 (0.00)	0.76 (0.02)	0.94 (0.01)
Grupo 3	25	3.56 (0.38)	2.05 (0.19)	0.00 (0.00)	0.44 (0.05)	0.99 (0.00)
Grupo 4	58	6.56 (0.66)	3.45 (0.37)	0.01 (0.01)	0.66 (0.02)	0.97 (0.01)

Nota: N: Tamaño de muestra, Na: Número de alelos, Ne: Número efectivo de alelos, Ho: Heterocigosidad observada, He: Heterocigosidad esperada y F: índice de fijación.

Así mismo, la estructura genética asociada al agrupamiento genético con Delta K = 2 presentó un valor de 0.12 que representa una moderada estructura genética en la escala de Wright (1965).

Mientras que en los grupos obtenidos por el Delta $K = 4$, la mayor estructura genética se presenta en el grupo cuatro con respecto a los demás, con valores entre 0.23 y 0.26 tal como se observa en la Tabla 17.

Tabla 17.

Matriz de distancia F_{st} por grupos genéticos obtenidos por el método de Evanno et al. (2005).

A) Delta $K = 2$ y B) Delta $K = 4$.

A) DELTA $K = 2$			B) DELTA $K = 4$			
	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4
Grupo 1	0		Grupo 1	0		
			Grupo 2	0.18	0	
Grupo 2	0.12	0	Grupo 3	0.08	0.11	0
			Grupo 4	0.26	0.23	0.23
						0

Los AMOVA realizados teniendo en cuenta los agrupamientos por grupos genéticos y por las diferentes capas espaciales, mostraron en todos los casos que el mayor porcentaje de variación se presentó entre individuos dentro de las poblaciones, mientras que el menor porcentaje de variación se dio entre individuos (Tabla 18).

Tomando como referencia los valores de varianza reportados por los grupos genéticos en la Tabla 18, sección *i* y *ii* (12.02 % y 15.25 % respectivamente), el agrupamiento espacial realizado por ecorregiones de los continentes (Tabla 18, sección *iv*) fue el que mejor explicó la varianza entre los grupos conformados (9.73 %).

Mientras que los agrupamientos espaciales realizados con las capas Ecorregiones Terrestres del Mundo y Vegetación del Último Máximo Glacial no explicaron bien la varianza entre los grupos formados (4.95 % y 3.24 % respectivamente) (Tabla 18, sección *iii* y *v*).

Tabla 18.

Análisis molecular de varianza realizado por diferentes tipos de agrupamientos.

<i>i)</i> DOS GRUPOS GENÉTICOS DELTA K = 2				
Fuente de variación	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	p - valor	% de variación
Entre grupos	22<0.23	<0.77	<0.00	12.02
Entre poblaciones dentro de los grupos	1112.53	1.14	<0.00	17.78
Entre individuos dentro de las poblaciones	1952.83	4.29	<0.00	66.58
Entre individuos	65.00	<0.23	<0.00	3.60
<i>ii)</i> CUATRO GRUPOS GENÉTICOS DELTA K = 4				
Fuente de variación	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	p - valor	% de variación
Entre grupos	427.81	<0.96	<0.00	15.25
Entre poblaciones dentro de los grupos	905.04	<0.82	<0.00	13.06
Entre individuos dentro de las poblaciones	1952.83	4.29	<0.00	67.99
Entre individuos	65.00	<0.23	<0.00	3.68
<i>iii)</i> GRUPOS POR ECO-REGIONES TERRESTRES DEL MUNDO				
Fuente de variación	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	p - valor	% de variación
Entre grupos	119.47	<0.31	<0.00	4.95
Entre poblaciones dentro de los grupos	1.213.38	1.40	<0.00	22.53
Entre individuos dentro de las poblaciones	1952.83	4.29	<0.00	68.77
Entre individuos	65.00	<0.23	<0.00	3.72
<i>iv)</i> GRUPOS POR ECO-REGIONES DE LOS CONTINENTES				
Fuente de variación	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	p - valor	% de variación
Entre grupos	368.11	<0.55	<0.00	9.08

Entre poblaciones dentro de los grupos	964.74	1.05	<0.00	17.13
Entre individuos dentro de las poblaciones	1952.83	4.29	<0.00	69.99
Entre individuos	65.00	<0.23	<0.00	3.78

v) GRUPOS POR VEGETACIÓN DEL MUNDO EN EL ÚLTIMO MÁXIMO GLACIAL				
Fuente de variación	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	<i>p</i> - valor	% de variación
Entre grupos	76.10	<0.19	<0.00	3.24
Entre poblaciones dentro de los grupos	1256.75	1.41	<0.00	23.04
Entre individuos dentro de las poblaciones	1952.83	4.29	<0.00	69.92
Entre individuos	65.00	<0.23	<0.00	3.78

Con el test de Mantel, se pudo encontrar que la diferenciación presentada en los sitios de estudios, no se debe exclusivamente a un fenómeno de aislamiento por distancia ($R^2 = 0.11$, P -valor = 0.001) (Figura 30).

Si bien, los municipios de estudio localizados hacia el norte de Colombia, presentan mayor estructuración con respecto a los sitios ubicados hacia el sur, se evidencia que hay sitios con alta diferenciación genética no asociada a la distancia como es el caso del municipio de Cimitarra (CIM) que presenta una alta diferenciación con los municipios de Puerto Salgar (SAL) y Puerto Triunfo (TRI), los cuales se encuentran ubicados a una distancia más cercana entre ellos con respecto a los demás municipios.

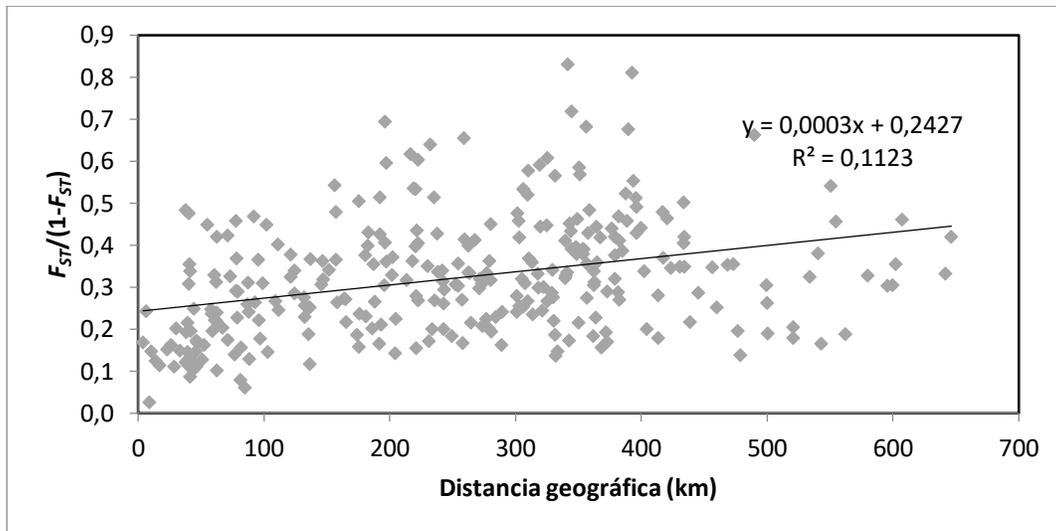


Figura 30. Test de Mantel realizado en 26 municipios de estudio con Genalex.

El análisis de coordenadas principales (PCoA), realizado con los 16 microsatélites reveló que el mayor porcentaje de variación se encuentra explicado en el primer eje con un 32,74% (Tabla 19). En este análisis, se observa que los municipios que conforman los departamentos del norte de Colombia como DIB, SMR, ZON, RIO, CUR, ONO, TOL, PEL, SAG, BEN, CHN, Y CHM, se encuentran mejor agrupados entre ellos, que con aquellos que se encuentran geográficamente ubicados más hacia el sur del país (Figura 31).

Tabla 19.

Porcentaje de variación explicado por los tres ejes del análisis de coordenadas principales.

Axis	1	2	3
%	32.74	18.61	11.84
Cum %	32.74	51.35	63.19

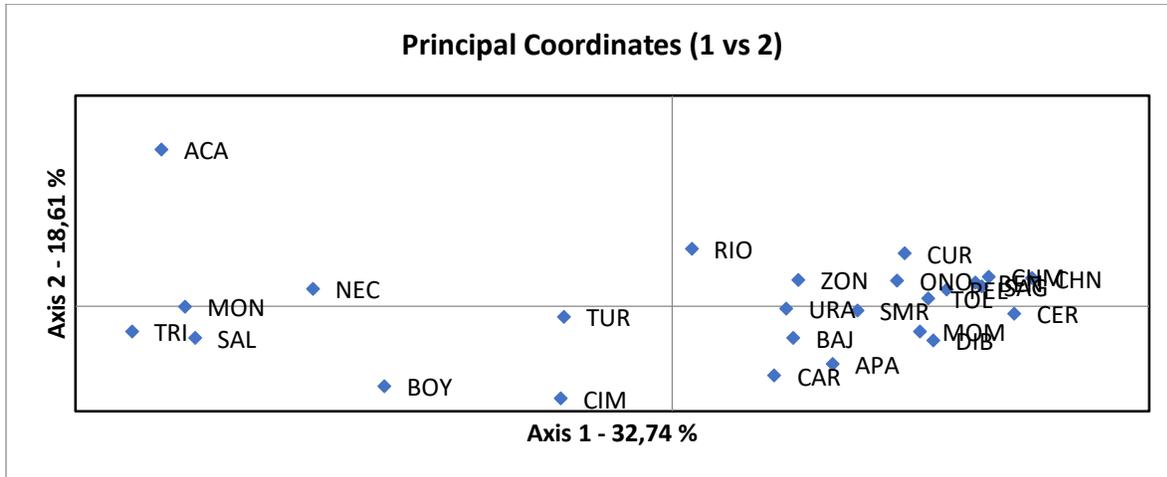


Figura 31. Análisis de coordenadas principales de poblaciones naturales de *E. oleifera* en 26 municipios de las regiones Andina y Caribe de Colombia.

Así mismo, cuando se analiza el agrupamiento realizado por el PCoA, con respecto al eje uno y tres de la Figura 32, se observa la misma tendencia de asociación que se presenta en la Figura 31.

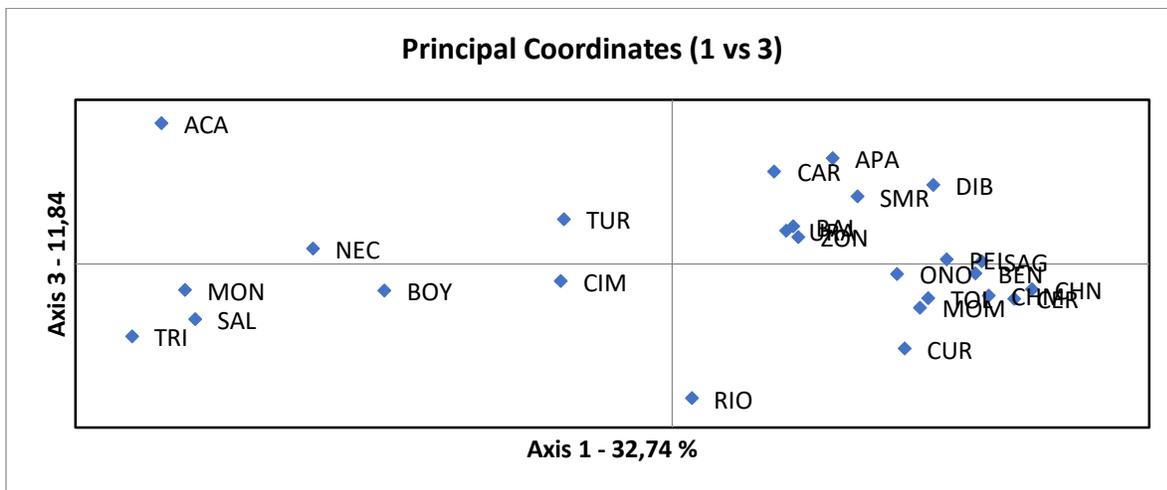


Figura 32. Análisis de coordenadas principales de poblaciones naturales de *E. oleifera* en 26 municipios de las regiones Andina y Caribe de Colombia.

En el análisis de relaciones topológicas para el Delta K = 2, se puede observar la relación que existe entre los individuos del clúster azul con respecto a la del clúster naranja, considerando la estructura geográfica de este K en la Figura 33.

Tanto en el clúster azul (DIB, SMR, ZON, RIO, CUR, ONO, TOL, BEN, CHN, MOM, PEL, TUR, CAR, BAJ, APA, CIM) como en el naranja (TRI, SAL, BOY, APA, NEC, MON), se evidencia la presencia de individuos asignados de grupos contrarios, lo que sugiere que sigue habiendo información genética compartida entre las poblaciones, aunque estén presentando moderada estructura genética.

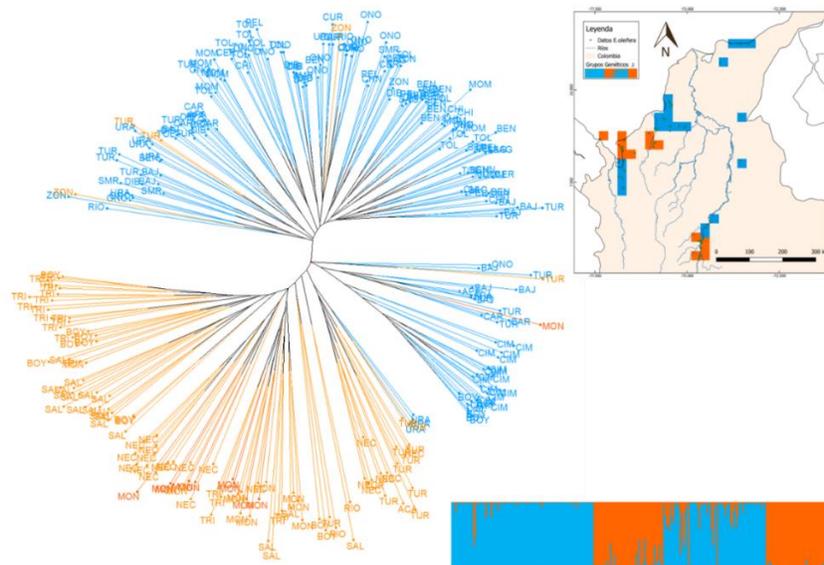


Figura 33. Representación topológica de los grupos considerando K=2, con Delta K= 91.046 de Clumpak.

Ahora bien, cuando se toma en consideración el agrupamiento genético de Delta K=4, se observa homogeneidad en las relaciones para el grupo conformado por individuos de los municipios CIM y BOY (color morado) ubicados en el valle interandino del Magdalena Medio. No obstante, los individuos del grupo verde, que pertenecen a la región del Urabá, se encuentran distribuidos en gran parte de la topología sin mostrar tendencia de agrupamiento como se observa en la Figura 34.

Finalmente, los individuos del clúster azul (correspondientes a los municipios DIB, SMR, ZON, RIO, CUR, PEL, TOL, CHN, CHM, MOM, BEN), si presentan tendencia de agrupamiento tal como se observa en la Figura 34, pero al igual que el clúster naranja, comparte dos individuos con otro grupo genético.

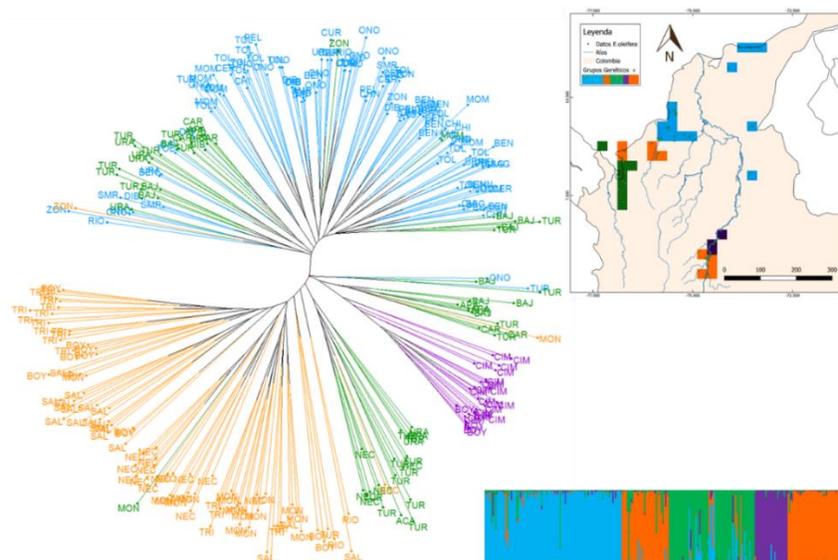


Figura 34. Representación topológica de los grupos considerando el Delta K=4 y una media de similitud de 0.997 obtenido con Clumpak.

5.3 Modelo de Distribución de *Elaeis oleifera*

Estudiar la distribución potencial de la especie *E. oleifera* permite obtener información valiosa para conocer el área geográfica en donde se pueden desarrollar sus poblaciones y adicionalmente, conocer rutas probables de dispersión, como información complementaria para los análisis de estructura genética espacial del presente trabajo. La metodología y los resultados completos de este ejercicio se encuentran en prensa para ser publicados en la revista Ceniavances. Mientras que para efectos del presente trabajo, los resultados de este ejercicio se encuentran consignados en el Apéndice C.

6 Discusión

6.1 Enfoques Metodológicos

Parámetros de diversidad: Aunque la principal diferencia entre metodologías fue el tamaño de los grupos formados *a priori*, los resultados observados fueron similares. En el caso de los parámetros evaluados por marcador molecular no hubo diferencia entre método, ya que los programas utilizados no hacen distinción entre poblaciones y las consideran como un todo. En el caso de los parámetros evaluados por población los resultados obtenidos sí presentaron variaciones por causa de los tamaños por sitio de estudio, aunque estas no fueron considerables.

En este sentido, la heterocigosidad observada se registró por debajo de 0.1 en ambos casos, siendo menor en la metodología A (H_o entre 0.017 – 0.042) y mayor en la metodología B (H_o entre 0.00 – 0.09). Mientras que la heterocigosidad esperada fue más alta en la metodología A (H_e entre 0.54 – 0.76) que en la B (H_e entre 0.39 – 0.71). Las variaciones observadas en el número promedio de alelos mostraron que en la metodología A presentó un rango mayor entre 4.87 – 10.37, mientras que en la metodología B se observó un rango menor entre 1 – 6.38.

En ambos casos la mayor diversidad se registró en las poblaciones ubicadas en el Magdalena Medio y la región del Urabá, mientras que la menor diversidad se registró en las poblaciones ubicadas en la región Caribe hacia el norte de Colombia. Ahora bien, como los agrupamientos de individuos se realizan de manera artificial, es importante definir claramente el criterio con el cual se desarrolla un estudio genético. En este sentido, ambas metodologías permiten conocer aspectos importantes de la biología de la especie, aunque los grupos formados por municipio permiten establecer lineamientos de conservación desde un enfoque político, en cada uno de los entes estatales y municipales de Colombia.

Estructura genética: En cuanto a la estructura genética medida a través de los estadísticos F de Wright (1965), se encontró que en la metodología A la diferenciación presentó un rango entre poblaciones de 0.055 – 0.147. Mientras que la metodología B presentó un rango de variación entre municipios de 0.09 – 0.64. Aunque los mayores valores de diferenciación fueron reportados por la metodología B, algunos de estos no fueron significativos.

Los grupos genéticos obtenidos por los programas STRUCTURE, Geneland y DarWin no presentaron variación alguna en ninguna de las dos metodologías desarrolladas. En este sentido, dos grupos genéticos fueron detectados a lo largo de los sitios de estudio indistintamente de su organización *a priori*. En estos no se encontró evidencia de un aislamiento por distancia, dado el bajo R reportado en el test de Mantel. Esto comprueba que mientras los individuos colectados mantengan su información genética intacta, el criterio de agrupamiento *a priori* no cambiará la probabilidad posterior de pertenencia a un grupo genético.

6.2 Diversidad genética

Los marcadores moleculares utilizados en este trabajo demostraron ser de utilidad para la evaluación de parámetros genéticos en la especie *E. oleifera*. Estos microsatélites diseñados por Billotte *et al* (2001) se han usado en otros trabajos para estudiar el género, lo que les ha permitido ser validados exitosamente hasta la actualidad (Billotte *et al.* 2005; Cochard *et al.* 2009; Bakoumé *et al.* 2014; Arias *et al.* 2015; Ithnin *et al.* 2017; Natawijaya *et al.* 2019).

No obstante, aunque se encontraron alelos nulos en los sitios de estudio, es común que se presenten en este tipo de marcadores SSR (Billotte *et al.*, 2005), ya que la detección de estos alelos usualmente se da por polimorfismos que se presentan en las regiones flanqueantes del cebador, impidiendo así la lectura del mismo (Chapuis & Estoup, 2007). Teniendo en cuenta lo anterior, la probable detección de alelos nulos con los marcadores utilizados nunca fue descartada para poblaciones con diferentes orígenes geográficos en *E. oleifera* (Billotte *et al.*, 2001). Es así como

han sido reportados previamente en otras poblaciones naturales tanto para *E. oleifera* (Arias, González, Prada, *et al.*, 2015; Teh *et al.*, 2009) como para *E. guineensis* (Billotte *et al.*, 2001; Hama-Ali, Alwee, *et al.*, 2014).

En general se encontró que la diversidad genética detectada por los marcadores en las muestras de *E. oleifera* fue baja, con un rango que varió por locus entre 0 y 0.161 a lo largo de los municipios evaluados. En este sentido, el marcador mEgCIR0802 detectó el mayor valor del contenido de información polimórfica (PIC) con 0.905 y mayor número de alelos (N_a) con 20. Sin embargo, este mismo locus ha reportado un PIC de 0.5 (Arias, González, Prada, *et al.*, 2015) y un N_a entre siete (Arias, González, Prada, *et al.*, 2015) y ocho alelos (Ithnin *et al.*, 2017) en poblaciones de *E. oleifera* en Centro y Suramérica. Aunque investigaciones realizadas con materiales de diferentes orígenes de *E. guineensis* en el continente africano han reportado un rango mayor de N_a entre nueve y catorce (Arias, González, & Romero, 2015; Arias, Montoya, & Romero, 2013).

Por su parte, en este trabajo el locus mEgCIR3362 fue el que registró el valor más bajo del PIC con 0.417, mientras que en el trabajo de Arias *et al.* (2015) este parámetro fue de 0.540. Cabe resaltar que en ambos trabajos se detectaron nueve alelos en total con este marcador. Así mismo, el locus mEgCIR3546 fue el que detectó los valores más bajos en cuanto a los parámetros de heterocigosidad observada (H_o) con 0.004 y un N_a de seis. Contrario a estos resultados, otras poblaciones en Colombia y el Amazonas de Brasil, Ecuador y Perú, han detectado valores altos para la H_o entre 0.060 y 0.340 (Arias, González, Prada, *et al.*, 2015; Natawijaya *et al.*, 2019), y un

Na entre tres y trece (Arias, González, Prada, *et al.*, 2015; Faizah *et al.*, 2016; Natawijaya *et al.*, 2019; Ortega *et al.*, 2016).

El locus mEgCIR0894 fue el que reportó el valor más alto para la H_o con 0.161. No obstante, información de este parámetro con este marcador no ha sido reportada en otras poblaciones de *E. oleifera*. Sin embargo, una investigación realizada con accesiones de *E. guineensis* muestran rangos de H_o entre 0.692 (Hama-Ali, Panandam, *et al.*, 2014) y 0.851 (Hama-Ali, Alwee, *et al.*, 2014). Ahora bien, aunque la información disponible para estudios genéticos en *E. oleifera* es limitada, la baja variabilidad observada a nivel de sitios de estudio corresponde a un patrón generalizado de esta especie, que ya se ha observado en otras investigaciones desarrolladas mediante el uso tanto de SSR como de otros marcadores moleculares.

Barcelos *et al* (2002) con el uso de marcadores RFLP y AFLP estudiaron los patrones de diversidad y relaciones genéticas entre *E. oleifera* y *E. guineensis*. Estos autores reportaron una baja diversidad genética (0.035 - 0.042) para las poblaciones de *E. oleifera* de Centroamérica, Perú, Guyana Francesa y Surinam, en comparación con las poblaciones de Brasil (0.157). De este modo, propusieron que a pesar de ser *E. oleifera* una especie alógama, la baja diversidad observada pudo haberse dado por un reciente evento de cuello de botella ocurrido en las poblaciones de Guayana Francesa, Surinam y Centroamérica. No obstante, pese a los valores reportados para la diversidad genética total de esta especie (0.225), resultó ser más alta que la reportada para *E. guineensis* (0.135).

Por su parte Moretzsohn *et al* (2002), con el uso de marcadores RAPD evaluaron 47 poblaciones de *E. oleifera* pertenecientes a diferentes zonas de la región Amazónica. Estos autores reportan un nivel moderado de variabilidad en *E. oleifera* comparado con *E. guineensis* asociado probablemente a un efecto fundador, asumiendo que el establecimiento de las poblaciones se dio a partir de un pequeño número de semillas. Adicionalmente, estos autores sugieren que la distribución de la variabilidad se encuentra altamente relacionada con el sistema fluvial del Amazonas.

De la misma forma, otros estudios realizados con marcadores moleculares SSR han mostrado que la diversidad genética de esta especie presenta variaciones de manera espacial en las diferentes regiones de América. Arias *et al* (2015) con el uso de trece SSR (Billotte *et al.*, 2001) reportaron una fuerte variabilidad (0.389) para poblaciones de *E. oleifera*, en un rango geográfico que incluyó muestras provenientes del norte de Colombia y de la región amazónica compartida entre Brasil, Ecuador y Perú. En este trabajo, la detección de alelos específicos en cada origen geográfico fueron claves para establecer relaciones con los fenotipos agronómicos de estas poblaciones. De esta manera, Arias *et al* (2015) infirieron que estos patrones genéticos únicos presentes en los orígenes geográficos contribuyen a aumentar la diversidad genética de la especie.

Un estudio reciente realizado con 27 SSR de Billotte *et al* (2001) evaluaron accesiones de *E. oleifera* pertenecientes a la Amazonía de Brasil y algunas variedades de *E. guineensis* provenientes de Malasia (Natawijaya *et al.*, 2019). Este trabajo mostró que la diversidad genética de *E. oleifera* (0.64) es mayor que la de *E. guineensis* (0.54) y permitió corroborar los resultados obtenidos por

Barcelos *et al* (2002), donde se apoya la idea que tanto *E. oleifera* como *E. guineensis* tienen poca divergencia genética. Lo anterior puede deberse a que el flujo de genes entre estas fue interrumpido recientemente.

Ahora bien, estos trabajos permiten observar cómo la región amazónica alberga una alta diversidad genética en comparación con otras regiones de América, por ejemplo Centroamérica. En este sentido, un estudio genético fue desarrollado en 19 poblaciones de *E. oleifera* originarias de Colombia, Costa Rica, Honduras y Panamá, a través de 18 SSR diseñados por Billotte *et al* (2001) (Ithnin *et al.*, 2017). Este trabajo mostró que en general estas poblaciones exhiben una baja variabilidad, siendo las de la localidad de Cereté en Colombia, las que presentaron la mayor diversidad genética (0.181), mientras que la menor diversidad se reportó en Honduras (0.06) (Ithnin *et al.*, 2017).

Pese a lo anterior, Ithnin *et al* (2017) mediante un análisis de correlación espacial mostraron que la riqueza alélica tiende a disminuir con la distancia, siendo Colombia la localidad con el menor promedio de alelos por locus. Por lo anterior, los autores sugieren un establecimiento reciente de *E. oleifera* en esta región, debido a un posible efecto fundador. Esta hipótesis puede ser apoyada por los resultados obtenidos en este trabajo, donde la evidencia muestra que el menor promedio de alelos se presenta en los sitios de estudio ubicados en la Región Caribe al norte de Colombia. En estos sitios, se incluye el municipio de Cereté y demás ubicados en los departamentos de La Guajira, Magdalena, Cesar y Sucre. Sin embargo, es importante resaltar que

contrario a lo reportado por Ithnin *et al* (2017), la diversidad genética para la zona de Cereté fue baja (0.02) con respecto a los demás sitios evaluados.

Así mismo, la riqueza y cantidad de alelos privados reportados en los municipios pertenecientes a las regiones del Magdalena Medio y del Urabá Antioqueño pueden ser evidencia de una eventual respuesta a la posible presencia de refugios ecológicos de esta especie en estas zonas de Colombia. Esto le habrían permitido sobrevivir a eventos climáticos ocurridos en el pasado (Leite *et al.*, 2016). De esta manera, es posible que diferentes rutas de colonización se hubieran desarrollado en sentido sur – norte, generando un establecimiento más reciente de las poblaciones de los municipios del norte tales como Zona Bananera, Santa Marta y Dibulla. Sin embargo, es necesario realizar más estudios en poblaciones de esta especie que permitan confirmar esta hipótesis.

Ahora bien, la baja variabilidad observada en las poblaciones de *E. oleifera* en Centroamérica ya había sido registrada previamente mediante el uso de marcadores SSR diseñados específicamente para estudiar esta especie. Zaki *et al* (2012) analizaron las poblaciones de *E. oleifera* e incluyeron variedades Deli Dura de *E. guineensis* y otras originarias de Nigeria. Ellos encontraron que *E. oleifera* presentó menor diversidad genética (0.164) que *E. guineensis* (0.220) y afirman que la baja diversidad podría ser atribuida al transporte manual de las semillas entre países. Dicho transporte, se vería influenciado por selección manual de semillas para mejoramiento genético, el cual disminuye la diversidad genética y altera el equilibrio de las frecuencias alélicas (Faizah *et al.*, 2016).

No obstante, la selección para mejoramiento genético no sería el factor responsable de la baja variabilidad en las poblaciones de *E. oleifera* estudiadas en el presente trabajo, dado que esta especie no se explota comercialmente. Por lo que en este caso, la baja diversidad observada puede ser producto de una deriva genética significativa experimentada por las poblaciones, a causa de una interrupción en el flujo de genes entre estas. Lo anterior debido a la posibilidad de una discontinuidad histórica en la distribución de esta especie, como resultado de la fragmentación de hábitat a la que han sido sometidas sus poblaciones (G. Galeano & Bernal, 2005; Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, 2015). Dicha fragmentación mantiene en constante amenaza las poblaciones de esta especie, ya que las zonas donde naturalmente se distribuye tienen alta probabilidad de ser afectadas por el cambio climático (Fontalvo *et al.*, 2019).

Por otro lado, no se descarta que la deficiencia observada de heterocigotos pueda deberse a otras causas diferentes de la fragmentación. El efecto Wahlund, por ejemplo, se presenta por agrupamiento artificial de individuos que difieren en frecuencia alélica o composición de alelos (Ahuja & Mohan, 2016; Barcelos *et al.*, 2000). Es posible que los resultados observados en este trabajo reflejen un solapamiento de poblaciones por sitio de muestreo, que esté contribuyendo al déficit de heterocigotos. Sin embargo, otros factores como los sesgos de muestreos y la presión selectiva a ciertos componentes ambientales pueden estar favoreciendo la homocigosis, tal como el cruzamiento entre individuos cercanamente emparentados o eventos de autopolinización que contribuirían a una depresión por endogamia (Billotte *et al.*, 2001).

Aunque es difícil determinar exactamente la causa de la pérdida de la variabilidad en las poblaciones de *E. oleifera*, este déficit no puede ser explicado solo considerando los enfoques anteriormente mencionados. Es así como también se debe considerar que las muestras analizadas provienen de una escala geográfica reducida, donde sólo se consideraron dos regiones de Colombia. En este sentido, se debe tener en cuenta que la presencia de alelos específicos en poblaciones de diferentes países de América, contribuyen al aumento del pool génico de esta especie, aunque también a su divergencia (Arias, González, Prada, *et al.*, 2015).

6.3 Estructura genética

Los resultados obtenidos por el estadístico F_{ST} , evidencian una fuerte estructura genética entre poblaciones, que no se encuentra asociada con la distancia como factor limitante del flujo. Tal es el caso de algunos sitios de estudio como Toluviejo y Chinú (63 km, $F_{ST}= 0.09$), Chinú y San Pelayo (43 km, $F_{ST}= 0.09$) y Toluviejo y San Pelayo (85 km $F_{ST}= 0.06$), cuya diferenciación genética registró los valores más bajos, siendo moderada a pesar de la distancia geográfica que los separa. Esto indicaría que estas poblaciones mantienen un flujo genético constante o el tiempo que ha dado origen a la separación espacial no ha generado fenómenos de diferenciación genética significantes. Mientras que en otros sitios de estudio como Montería y San Pelayo (41 km, $F_{ST}= 0.25$) muestran una alta divergencia genética en una distancia geográfica similar a las reportadas anteriormente.

Este resultado se vio respaldado por el test de Mantel el cual corrobora que no existe un patrón claro de aislamiento por distancia que esté influenciando en su totalidad la estructura genética de estas poblaciones. Además, la alta probabilidad de presentar dos y cuatro grupos genéticos en las diferentes localidades de estudio fue observado tanto en los diferentes análisis bayesianos realizados, como el análisis de relaciones topológicas. Esto sugeriría la presencia de presiones ambientales que limitarían el flujo de genes entre estos grupos ubicados en zonas geográficas adyacentes, propiciando un aislamiento asociado a factores del ambiente.

Este patrón de diferenciación genética a pequeña escala ha sido observado en otras poblaciones de *E. oleifera* en Centro y Suramérica, aunque ha sido discutido desde otros enfoques. Barcelos *et al.* (2000) observó que la alta divergencia genética estaba relacionada con la distribución de las redes fluviales en Brasil. No obstante, dada la incapacidad de la semilla para flotar, los autores afirman que el mecanismo de dispersión fue atribuido al transporte por parte de la fauna local. Otro trabajo realizado en Brasil sugirió que efectivamente la similaridad genética no estaba relacionada con la distancia geográfica, aunque sí fue consistente con la distribución geográfica del río Amazonas (Moretzsohn *et al.*, 2002). Patrones consistentes con el hecho de que el fruto cae de la palma con la estructura floral del sépalo que le permitirían su dispersión por flotación.

Esta investigación consideró que la moderada estructura observada se explica por efecto fundador, es decir, porque las poblaciones han sido recientemente formadas a partir de un mismo centro de origen. Esto habría generado un cambio en las frecuencias alélicas de un grupo con respecto a las de la población de origen, generando divergencia (Faizah *et al.*, 2016). Así mismo,

Moretzsohn *et al.* (2002) afirman que este fenómeno sería causado por un movimiento indígena, que hacía uso de los frutos de esta palma para hacer vino, repelentes naturales o fuego a partir de los frutos secos.

Por otro lado, cuando las poblaciones de esta especie son analizadas en una escala más grande, se observa que el patrón de diferenciación se encuentra asociado con el origen geográfico. Barcelos *et al.* (2002) al comparar las poblaciones de Brasil con países del norte de Suramérica encuentran una alta diferenciación atribuida a la presencia de corredores secos durante el Pleistoceno. Esto habría limitado el flujo entre las poblaciones de estos países, propiciando la aparición y fijación de alelos específicos en las poblaciones (Arias, González, Prada, *et al.*, 2015). Barcelos *et al.* (2002) afirman que las poblaciones de *E. oleifera* fueron originadas y dispersadas desde la región norte del Amazonas y posteriormente fueron establecidas hacia el norte de Suramérica y América Central.

Debido a lo anterior, es posible que en este trabajo la diferenciación genética por aislamiento por distancia entre las poblaciones se esté viendo enmascarada dada la pequeña escala geográfica del área de estudio y en su lugar el aislamiento por medio ambiente sea el responsable de la diferenciación. Esta hipótesis se plantea considerando que los efectos de la heterogeneidad del paisaje en escalas geográficas reducidas también contribuyen a la radiación morfológica como respuesta adaptativa al ambiente y no solo el aislamiento por distancia (Cortés, Garzón, Valencia, & Madriñán, 2018).

En el caso del complejo de especies de frailejones del género *Espeletia* de los ecosistemas de páramos en Colombia se ha documentado que su principal factor de diversificación es el aislamiento por distancia. Sin embargo, estudios recientes han evidenciado a través de marcadores SNP que factores ambientales como la exposición a heladas y/o vientos propician un aislamiento ecológico que también contribuye a la divergencia genética (Cortés *et al.*, 2018).

Otro claro ejemplo de este fenómeno es la diversificación ecológica por variables ambientales, observado en el género de palmas *Howea* en la isla Lord Howe, Australia. A través del estudio de expresión de genes en diferentes poblaciones de este género encontraron que la acumulación de depósitos de calcarenitas en el suelo habría sido la responsable de alterar los ciclos de floración de estas palmas. Como consecuencia, se limitó el flujo en estas poblaciones, las cuales experimentaron un proceso de especiación, que dio lugar a dos especies bien diferenciadas genéticamente: *H. belmoreana* y *H. forsteriana* (Dunning *et al.*, 2016).

Ahora bien, no se tiene certeza que un evento de especiación ecológica esté ocurriendo en las poblaciones estudiadas de *E. oleifera*, ya que la información disponible estudian la diversificación del género *Elaeis* (Barcelos *et al.*, 2002; Natawijaya *et al.*, 2019). Sin embargo, sí se tiene certeza que la estructura genética de las poblaciones de *E. oleifera* no está determinada por un solo factor. De este modo, es probable que a gran escala dicha diferenciación, se esté viendo influenciada por el aislamiento por distancia (Arias, González, Prada, *et al.*, 2015; Barcelos *et al.*, 2002; Natawijaya *et al.*, 2019), mientras que a pequeña escala es posible que elementos ambientales sean los responsables de limitar el flujo entre las poblaciones.

En este sentido, se ha documentado que los ciclos de floración en las especies del género *Elaeis* se ven alterados ante factores de estrés ambiental como sequía o insuficiencia de nutrientes en el suelo (Adam *et al.*, 2011; Mondragon & Roa, 1985). Esto favorece la sobreproducción de flores masculinas, anulando así la producción de flores femeninas. No obstante, no existen trabajos que profundicen en los mecanismos fisiológicos o moleculares de este fenómeno, por lo que es posible que la variabilidad climática y edafológica de las localidades analizadas en Colombia sean las responsables de limitar el flujo entre los grupos genéticos estableciendo barreras en la polinización.

Esta hipótesis es parcialmente apoyada por el resultado obtenido con el AMOVA, donde el agrupamiento por ecorregiones de los continentes (Bailey, 2018) explica mejor la estructura genética observada que los demás agrupamientos realizados. Esto promueve la idea que un fenómeno de aislamiento por medio ambiente esté asociado con el patrón observado, ya que estas ecorregiones fueron delimitadas considerando: *i*) las diferentes comunidades de vegetación que componen los ecosistemas y *ii*) la estructura del suelo, como subgrupos para zonificar macroclimas (Bailey, 1983). En otras palabras, cada ecorregión representa un paisaje heterogéneo de ecosistemas, asociado a una estructura edafológica dentro de una unidad bioclimática.

No obstante, aunque el AMOVA sugiere que la estructura genética observada se explica mejor por eventos ambientales recientes, es difícil reconocer exactamente cuáles son los factores que generan la diferenciación entre los grupos observados. Este hecho hace que sea necesario aunar esfuerzos para desarrollar investigaciones que permitan hipotetizar la influencia de factores

bioclimáticos, ecológicos y de paisaje sobre las conexiones históricas y actuales en la distribución de la especie. Esto permitiría conocer más aspectos fundamentales de la biología de esta especie, para entender mejor su estructura genética y así contribuir con herramientas para su conservación.

7 Conclusiones

Los resultados de este trabajo permitieron detectar que la mayor diversidad genética en la especie *Elaeis oleifera* se concentró en el segundo grupo genético (clúster naranja) ubicado en las zonas sur del Magdalena Medio y Urabá, en la región Andina de Colombia (municipios de Puerto Triunfo, Puerto Salgar, Necoclí y Montería). Mientras que los patrones de riqueza alélica más bajos, se concentraron en el norte de la región Caribe, en municipios como Curumaní, Zona Bananera y Dibulla (ubicado este último en La Guajira). Efectos que pueden estar relacionados con la fragmentación de hábitat en los ecosistemas.

Las poblaciones de *Elaeis oleifera* están conformadas por cuatro grupos genéticos, con niveles de diferenciación moderados y altos. Estos resultados están soportados por los diferentes análisis realizados utilizando STRUCTURE, Geneland, DarWin, Adegnet, y Arlequín.

Aunque los patrones de diversidad y estructura genética observadas en *Elaeis oleifera* pueden ser explicadas parcialmente por un aislamiento por distancia, mecanismos de aislamiento ecológico por sobre a eventos históricos parecen explicar su estructuración, aunque otros mecanismos como cuellos de botella por degradación del hábitat o efecto fundador causado por mecanismos de dispersión natural o antropogénicos no pueden ser descartados.

Referencias

- Adam, H., Collin, M., Richaud, F., Beulé, T., Cros, D., Omoré, A., ... Tregear, J. (2011). Environmental regulation of sex determination in oil palm: Current knowledge and insights from other species. *Annals of Botany*, *108*(8), 1529–1537. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr151>
- Ahuja, M., & Mohan, S. (2016). Genetic Diversity and Erosion in Plants. In K. Gopal (Ed.), *Sustainable Development and Biodiversity* (Vol. 2). India.
- Alegría, M., Vélez, D., Varón, F., Martínez, G., Torres, G., & Corredor, J. (2015). Comportamiento frente a la Pudrición del Cogollo (PC) de palmas derivadas de cruzamientos entre palmas *Elaeis guineensis* sobrevivientes a la epidemia en Tumaco, Nariño. *Palmas*, *36*(2), 69–77.
- Arias, D., Montoya, C., & Romero, H. (2013). Molecular characterization of oil palm *Elaeis guineensis* Jacq. materials from Cameroon. *Plant Genetic Resources: Characterisation and Utilisation*, *11*(2), 140–148. <https://doi.org/10.1017/S1479262112000482>
- Arias, D., González, M., Prada, F., Ayala-Díaz, I., Montoya, C., Daza, E., & Romero, H. (2015). Genetic and phenotypic diversity of natural American oil palm (*Elaeis oleifera* (H.B.K.) Cortés) accessions. *Tree Genetics and Genomes*, *11*(122), 1–13. <https://doi.org/10.1007/s11295-015-0946-y>
- Arias, D., González, M., & Romero, H. (2015). Genetic diversity and establishment of a core collection of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) based on molecular data. *Plant Genetic*

- Resources: Characterisation and Utilisation*, 13(3), 256–265.
<https://doi.org/10.1017/S1479262114001026>
- Bailey, R. (1983). Delineation of Ecosystem Regions. *Environmental Management*, 7(4), 365–373.
- Bailey, R. (2018). Ecoregions of the Continents. *Rocky Mountain Research Station*. Retrieved from <https://www.fs.fed.us/rm/ecoregions/products/map-ecoregions-continents/>
- Bakoumé, C., Wickneswari, R., Siju, S., Rajanaidu, N., Kushairi, A., & Billotte, N. (2014). Genetic diversity of the world's largest oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) field genebank accessions using microsatellite markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 62(3), 1–14.
<https://doi.org/10.1007/s10722-014-0156-8>
- Barcelos, E., Amblard, P., Berthaud, J., & Seguin, M. (2000). The genetic diversity of the american oil palm, *Elaeis oleifera* (Kunth), Cortés revealed by nuclear RFLP markers. *Int. Symposium on Oil Palm Genetic Resources and Utilization*, pp. 1–20.
- Barcelos, E., Amblard, P., Berthaud, J., & Seguin, M. (2002). Genetic diversity and relationship in American and African oil palm as revealed by RFLP and AFLP molecular markers. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 37(8), 1105–1114. Retrieved from <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780123786104001595>
- Bastidas, S., Peña, E., & Reyes, R. (2013). *Preguntas sobre palma de aceite Elaeis Guineensis Jacq., palma Nolí Elaeis oleifera (Kunth) Cortés y los híbridos interspecíficos Nolí x Palma de aceite (E. oleifera x E. guineensis)*. Bogotá: CORPOICA.
- Bernal, R., Galeano, G., García, N., Olivares, I., & Cocomá, C. (2010). Uses and commercial

- prospects for the wine palm, *Attalea butyracea*, in Colombia. *Ethnobotany Research and Applications*, 8, 255–268. <https://doi.org/10.17348/era.8.0.255-268>
- Billotte, N., Risterucci, A., Barcelos, E., Noyer, J., Amblard, P., & Baurens, F. (2001). Development, characterisation, and across-taxa utility of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) microsatellite markers. *Genome*, 44(3), 413–425. <https://doi.org/10.1139/gen-44-3-413>
- Billotte, N., Marseillac, N., Risterucci, A., Adon, B., Brottier, P., Baurens, F., ... Charrier, A. (2005). Microsatellite-based high density linkage map in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Theoretical and Applied Genetics*, 110, 754–765. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1901-8>
- Carter, C., Finley, W., Fry, J., Jackson, D., & Willis, L. (2007). Palm oil markets and future supply. *European Journal of Lipid Science and Technology*, 109(4), 307–314. <https://doi.org/10.1002/ejlt.200600256>
- Caruso, G., Broglia, V., & Pocovi, M. (2015). Diversidad genética. Importancia y aplicaciones en el mejoramiento vegetal. *Publicación Del Instituto de Ecología y Ambiente Humano*, 4(1), 45–50.
- Chapuis, M., & Estoup, A. (2007). Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution*, 24(3), 621–631. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl191>
- Chaves, G., Ligarreto-Moreno, G., & Cayon-Salinas, D. (2018). Physicochemical characterization of bunches from American oil palm (*Elaeis oleifera* H.B.K. Cortes) and their hybrids with African oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Acta Agronomica*, 67(1), 168–176. <https://doi.org/10.15446/acag.v67n1.62028>

- Chinchilla, C. (2003). Manejo Integrado de Problemas Fotosanitarios en palma aceitera *Elaeis guineensis* en América Central. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología*, 67, 69–82. Retrieved from <http://www.sidalc.net/REPDOC/A1989E/A1989E.PDF>
- Cochard, B., Adon, B., Rekima, S., Billotte, N., De Chenon, R., Koutou, A., ... Noyer, J. (2009). Geographic and genetic structure of African oil palm diversity suggests new approaches to breeding. *Tree Genetics and Genomes*, 5(3), 493–504. <https://doi.org/10.1007/s11295-009-0203-3>
- Coe, F., & Anderson, G. (1996). Ethnobotany of the Garífuna of Eastern Nicaragua. *Economic Botany*, 50(1), 71–107. <https://doi.org/10.1007/BF02862114>
- Coe, F., & Anderson, G. (1997). Ethnobotany of the Miskitu of eastern Nicaragua. *Journal of Ethnobiology*, 17(2), 171–214.
- Corley, R., & Tinker, P. (2003). *The Oil Palm* (Fourth Ed.; Blackwell Science Ltd, Ed.). Oxford: Blackwell Publishing Company.
- Cortés, A., Garzón, L., Valencia, J., & Madriñán, S. (2018). On the causes of rapid diversification in the páramos: Isolation by ecology and genomic divergence in Espeletia. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1700. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01700>
- de Granville, J. (1989). La Distribución de las palmas en Guyana Francesa. *Acta Amazónica*, 19(1), 115–138.
- Dunning, L., Hipperson, H., Baker, W., Butlin, R., Devaux, C., Hutton, I., ... Savolainen, V. (2016). Ecological speciation in sympatric palms: 1. Gene expression, selection and pleiotropy. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(8), 1472–1487.

<https://doi.org/10.1111/jeb.12895>

Earl, D., & VonHoldt, B. (2012). STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2), 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>

Eguiarte, L., Souza, V., & Aguirre, X. (2007). *Ecología Molecular* (1st ed.; D. de I. Coordinación Editorial, Ed.). Ciudad de México.

ESRI. (2011). *ArcGIS Desktop: Release 10.4 Redlands*.

Estupiñan, A. (2014). *Conocimiento tradicional y uso efectivo de las palmas nativas en una comunidad campesina del Caribe colombiano* (Universidad Nacional de Colombia). Retrieved from <http://www.bdigital.unal.edu.co/46038/>

Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14, 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>

Excoffier, L., Laval, G., & Schneider, S. (2005). Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1, 47–50.

Faizah, R., Wening, S., Rahmadi, H., & Purba, A. (2016). Genetic variation of *E. oleifera* and *E. guineensis* x *E. oleifera* population of Iopri's oil palm germplasm. *Jurnal Penelitian Kelapa Sawit*, 24(1), 13–22.

Fedepalma. (2018). *Anuario Estadístico 2018: La agroindustria de la palma de aceite en Colombia y en el mundo*.

Fick, S., & Hijmans, R. (2017). Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for

global land areas. *International Journal of Climatology*.

Fontalvo, P., Marchant, S., Hernandez-Hernandez, J., Rincón, V., Daza, E., Ayala, I., ... Romero, H. (2019). Modelo de distribución geográfica para la especie *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés en la zona intertropical del continente americano. *Ceniavances*, 191.

Galeano, C. (2005). Estandarización de la técnica molecular de AFLP en palma de aceite tipo Dura (*Elaeis guineensis* Jacq.) y estudio preliminar de caracterización. *Agronomía Colombiana*, 23(1), 42–49. Retrieved from http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-99652005000100006&nrm=iso

Galeano, G., & Bernal, R. (2005). Palmas. In E. Calderón, G. Galeano, & N. García (Eds.), *Libro rojo de plantas de Colombia. Volumen 2: Palmas, Frailejones y Zamias. Serie. Libro Rojo de Especies Amenazadas de Colombia* (Vol. 2, pp. 59–224). Bogotá: Instituto Alexander von Humboldt - Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia - Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.

Guillot, G., Santos, F., & Estoup, A. (2008). Analyzing georeferenced population genetics data with Geneland: A new algorithm to deal with null alleles and a friendly graphical user interface. *Bioinformatics*, 24, 1406–1407.

Hama-Ali, E., Alwee, S., Tan, S., Panandam, J., Ling, H., Namasivayam, P., & Peng, H. (2014). Illegitimacy and sibship assignments in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) half-sib families using single locus DNA microsatellite markers. *Molecular Biology Reports*, 42(5), 917–925. <https://doi.org/10.1007/s11033-014-3829-7>

Hama-Ali, E., Panandam, J., Tan, S., Alwee, S., Sheong, T., Ling, H., ... Peng, H. (2014).

- Association between basal stem rot disease and simple sequence repeat markers in oil palm, *Elaeis guineensis* Jacq. *Euphytica*, 202(2), 199–206. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1270-6>
- Hardon, J., & Tan, G. (1969). Interspecific hybrids in the *Elaeis* crossability, cytogenetics and fertility of F1 hybrids of *E. oleifera* x *E. guineensis*. *Euphytica*, 18, 372–379.
- Hedrick, P. (2011). *Genetics of populations* (4th ed.). Sudbury, Mass: Jones and Bartlett Publishers.
- Hijmans, R., Guarino, L., & Mathur, P. (2012). DIVA-GIS Version 7.5. *Manual*. Available at: [Www.Diva-Gis.Org](http://www.Diva-Gis.Org).
- Hijmans, R. (2017). geosphere: Spherical Trigonometry. *R Package Version 1.5-7*.
- Hubisz, M., Falush, D., Stephens, M., & Pritchard, J. (2009). Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources*, 9, 1322–1332. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02591.x>
- Ithnin, M., Teh, C., & Ratnam, W. (2017). Genetic diversity of *Elaeis oleifera* (HBK) Cortes populations using cross species SSRs: Implication's for germplasm utilization and conservation. *BMC Genetics*, 18(37), 1–12. <https://doi.org/10.1186/s12863-017-0505-7>
- Jiménez-Escobar, N., & Estupiñán-González, A. (2011). Useful trees of the Caribbean region of Colombia. *Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability*, 5(Special Issue 1), 65–79.
- Kirejtshuk, A., & Couturier, G. (2010). Sap beetles of the tribe Mystropini (Coleoptera: Nitidulidae) associated with south american palm inflorescences. *Annales de La Societe Entomologique de France*, 46(3–4), 367–421.

<https://doi.org/10.1080/00379271.2010.10697676>

- Kopelman, N., Mayzel, J., Jakobsson, M., Rosenberg, N., & Mayrose, I. (2015). CLUMPAK: A program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. *Molecular Ecology Resources*, *15*(5), 1179–1191. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
- Leite, Y., Costa, L., Loss, A., Rocha, R., Batalha-Filho, H., Bastos, A., ... Pardini, R. (2016). Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *113*(4), 1008–1013. <https://doi.org/10.1073/pnas.1513062113>
- Marshall, T., Slate, J., Kruuk, B., & Pemberton, M. (1998). Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology*, *7*, 639–655. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00374.x>
- Martínez, G., Sarria, G., Torres, G., & Varón, F. (2010). Phytophthora palmivora es el agente causal de la pudrición del cogollo de la palma de aceite. *Palmas*, *31*(Especial, Tomo I), 334–344.
- Meléndez, M., & Ponce, W. (2016). Pollination in the oil palms *Elaeis guineensis*, *E. oleifera* and their hybrids (OxG), in tropical America. *Pesquisa Agropecuaria Tropical*, *46*(1), 102–110.
- Meunier, J. (1989). Prospects of *Elaeis oleifera* x *E. guineensis* interspecific hybrids IRHO results. In *Proceedings of ISOPB/PORIM workshop on prospects of interspecific hybrids* (ISOPB/PORI, pp. 11–15). Malaisie.
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. (2015). *Plan de conservación, manejo y uso*

- sostenible de las Palmas de Colombia. Textos: Galeano G., R. Bernal, Y. Figueroa Cardozo* (Textos: Ga). Bogotá: Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible - Universidad Nacional de Colombia.
- Mondragon, V., & Roa, J. (1985). Censo de entomofauna nativa asociada con inflorescencias masculinas y femeninas y análisis de polinización en Palma Africana (*Elaeis guineensis* Jacq.), Palma Americana (*Elaeis melanococca*) e híbrido interespecífico (*E. guineensis* x *E. melanococca*) en Colo. *Palmas*, 1(1), 44–59.
- Montoya, C., Arias, D., & Romero, H. (2010). Caracterización molecular de *Elaeis oleifera* de diferentes orígenes. *Ceniavances*, 164, 1–4.
- Montoya, C., Daza, E., Rincón, V., Ayala-Díaz, I., & Romero, H. (2018). Biogeografía de *Elaeis oleifera* (HBK) Cortes en las regiones Caribe y Andina de Colombia, para la conservación ex situ y uso sostenible del recurso genético. *Ceniavances*, 188, 1–4.
- Moretzsohn, M., Ferreira, M., Amaral, Z., Coelho, P., Grattapaglia, D., & Ferreira, M. (2002). Genetic diversity of Brazilian oil palm (*Elaeis oleifera* H.B.K.) germplasm collected in the Amazon Forest. *Euphytica*, 124, 35–45.
- Murillo, L. (2017). Resolución 1912 De 2017. In *Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible*. Retrieved from <http://www.minambiente.gov.co/images/normativa/app/resoluciones/75-res-1912-de-2017.pdf>
- Natawijaya, A., Ardie, S., Syukur, M., & Maskromo, I. (2019). Genetic structure and diversity between and within African and American oil palm species based on microsatellite markers. *Biodiversitas*, 20(5), 1233–1240. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d200501>

- Olson, D., Dinerstein, E., Wikramanayake, E., Burgess, N., Powell, G., Underwood, E., ... Kassem, K. (2001). Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience*, 51(11), 933–938. Retrieved from <https://www.worldwildlife.org/publications/terrestrial-ecoregions-of-the-world>
- Ooi, S., Dasilva, E., Muller, A., & Nascimento, J. (1981). Oil palm genetic resources - Native *E. oleifera* populations in Brazil offer promising sources. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 16(3), 385–395.
- Ortega, D., Barrera, C., Morillo, E., Quintero, L., Ortega, J., Orellana, J., ... Cruz, C. (2016). Genetic Diversity Within and Between Accessions of *Elaeis oleifera* From the Ecuadorian Amazon. *International Journal of Agriculture and Environment Research*, 2(5), 1480–1493.
- Park, S. (2001). *MStools (Excel Spreadsheet Toolkit for Data Conversion)*. Dublin: Smurfit Institute of Genetics Trinity College.
- Peakall, R., & Smouse, P. (2006). GenALEX 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6, 288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155>.
- Perrier, X., Flori, A., & Bonnot, F. (2003). Data analysis methods. In P. Hamon, M. Seguin, X. Perrier, & J. Glaszman (Eds.), *Genetic diversity of cultivated tropical plants* (pp. 43–76). Retrieved from <http://darwin.cirad.fr/>
- Phillips, S., Dudík, M., & Schapire, R. (2018). *Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1)*. Retrieved from http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/

- Piñero, D., Barahona, A., Eguiarte, L., Rocha-Olivares, A., & Lizana, R. (2008). El conocimiento de la variabilidad genética: Aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México. In *Capital natural de México Vol I Conocimiento actual de la Biodiversidad* (pp. 415–435).
- Piñero, D., Caballero-Mellado, J., Cabrera-Toledo, D., Canteros, C., Casas, A., Castañeda, A., ... Wegier, A. (2008). La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: Estudios en especies mexicanas. In *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad: Vol. I* (pp. 437–494). Retrieved from http://www.biodiversidad.gob.mx/pais/pdf/CapNatMex/Vol I/I15_Ladiversidadgen.pdf
- Plotkin, M., & Balick, M. (1984). Medicinal uses of South American Palms. *Journal of Ethnopharmacology*, *10*, 157–179.
- QGIS Development Team. (2018). *QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project*. <http://qgis.osgeo.org>. Retrieved from <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team. (2018). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. Vienna, Austria.
- Ray, N., & Adams, J. (2001). A GIS-based Vegetation Map of the World at the Last Glacial Maximum (25,000-15,000 BP). *Internet Archaeology*, *11*. Retrieved from https://intarch.ac.uk/journal/issue11/rayadams_toc.html
- Rey, L., Gómez, P., Ayala-Díaz, I., Delgado, W., & Rocha, P. (2004). Colecciones genéticas de palma de aceite *Elaeis guineensis* (Jacq.) y *Elaeis oleifera* (H.B.K.) de Cenipalma: Características de importancia para el sector palmicultor. *Palmas*, *25*(Especial, Tomo II), 39–

48.

Rico, C., Cuesta, J., Drake, P., Macpherson, E., Bernatchez, L., & Marie, A. (2017). Null alleles are ubiquitous at microsatellite loci in the Wedge Clam (*Donax trunculus*). *PeerJ*, 5:e3188. <https://doi.org/10.7717/peerj.3188>

Rousset, F. (2008). GENEPOP'007: A complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*, 8(1), 103–106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>

Sánchez, A., Daza, E., Ruiz, R., & Romero, H. (2011). *Polinización asistida en palma de aceite. Tecnologías para la agroindustria de la palma de aceite: guía para facilitadores*. Retrieved from www.cenipalma.org

Schultes, R. (1990). Taxonomic, nomenclatural and ethnobotanic notes on *Elaeis*. *Elaeis*, 2, 172–187.

Serrano L (2015) Estudio a largo plazo de la ecología alimentaria y dispersión de semillas por monos cariblancos (*Cebus albifrons versicolor* pucheran, 1845) en un fragmento de bosque húmedo tropical en Santander, Colombia. Universidad del Tolima

Silva, A., & Martínez, G. (2009). Plan Nacional de Manejo de la Pudrición del Cogollo Fedepalma - Cenipalma. *Palmas*, 30(3), 97–121.

Smith, N. (2015). *Palms and People in the Amazon* (F. Pedrotti, Ed.). Camerino: Springer International Publishing Switzerland.

Teh, C., Maizura, I., Bakoumé, C., & Wickneswari, R. (2009). Allelic diversity and relatedness of wild *Elaeis oleifera* populations using microsatellite markers. *Conference Paper*, 1(6), 1–7.

- Torres, G., Sarria, G., Salcedo, S., Varon, F., Aya, H., Ariza, J., ... Martinez, G. (2008). Opciones de manejo de la Pudrición del cogollo (PC) de la Palma de aceite en áreas de baja incidencia de la enfermedad. *Palmas*, 29(Edición Especial), 63–72.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W., Wills, D., & Shipley, P. (2004). MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, 4, 535–538. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Wright, S. (1965). The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, 19, 395–420. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1965.tb01731.x>
- Zaki, N., Ismail, I., Rosli, R., Chin, T., & Singh, R. (2010). Development and characterization of *Elaeis oleifera* microsatellite markers. *Sains Malaysiana*, 39(6), 909–912.
- Zaki, N., Singh, R., Rosli, R., & Ismail, I. (2012). *Elaeis oleifera* genomic-SSR markers: Exploitation in oil palm germplasm diversity and cross-amplification in Arecaceae. *International Journal of Molecular Sciences*, 13(4), 4069–4088. <https://doi.org/10.3390/ijms13044069>

Apéndices

Apéndice A. Frecuencia de alelos nulos entre loci, en los municipios de estudio mediante algoritmo de Brookfield 2.

	DIB	SMR	ZON	ONO	TOL	CUR	CHM	MOM	BEN	CHN	PEL	CER	SAG	MON	NEC	ACA	TUR	URA	RIO	APA	CAR	BAJ	CIM	BOY	TRI	SAL
mEgCIR0173	0.26	0.00	0.00	0.31	0.33	0.32	0.24	0.20	0.30	0.32	0.22	N/A	0.36	0.16	0.31	N/A	0.40	0.33	0.28	0.24	0.00	0.25	0.34	0.38	0.33	0.30
mEgCIR0353	0.00	0.24	0.36	0.20	0.11	0.24	0.24	0.00	0.00	0.00	0.31	N/A	0.00	0.45	0.28	N/A	0.39	0.33	0.36	0.24	0.32	0.24	0.27	0.42	0.38	0.45
mEgCIR0802	0.39	0.39	0.39	0.43	0.45	0.39	0.24	0.35	0.39	0.39	0.42	N/A	0.44	0.38	0.45	N/A	0.45	0.38	0.42	0.36	0.42	0.40	0.39	0.44	0.44	0.45
mEgCIR0832	0.35	0.24	0.44	0.36	0.37	0.24	0.00	0.30	0.11	0.00	0.22	N/A	0.24	0.41	0.41	N/A	0.42	0.16	0.42	0.32	0.32	0.32	0.27	0.44	0.45	0.40
mEgCIR0886	0.15	0.36	0.32	0.20	0.37	0.39	0.24	0.25	0.32	0.32	0.38	N/A	0.32	0.42	0.41	N/A	0.28	0.16	0.22	0.00	0.36	0.32	0.00	0.16	0.35	0.32
mEgCIR0894	0.19	0.09	0.29	0.18	0.21	0.24	0.11	0.13	0.27	0.16	0.08	N/A	0.31	0.35	0.40	N/A	0.37	0.24	0.24	0.24	0.22	0.20	0.43	0.43	0.44	0.40
mEgCIR2414	0.39	0.39	0.42	0.43	0.44	0.24	0.36	0.38	0.37	0.39	0.40	N/A	0.39	0.38	0.43	N/A	0.43	0.41	0.42	0.39	0.42	0.43	0.40	0.43	0.45	0.44
mEgCIR2813	0.25	0.24	0.00	0.31	0.25	0.24	0.00	0.37	0.28	0.00	0.22	N/A	0.00	0.32	0.36	N/A	0.36	0.16	0.10	0.24	0.32	0.40	0.37	0.33	0.39	0.28
mEgCIR3282	0.15	0.36	0.42	0.44	0.42	0.00	0.10	0.24	0.38	0.24	0.38	N/A	0.36	0.38	0.43	N/A	0.44	0.39	0.36	0.32	0.24	0.28	0.29	0.44	0.42	0.46
mEgCIR3292	0.47	0.32	0.24	0.40	0.11	0.00	0.00	0.33	0.25	0.00	0.00	N/A	0.24	0.36	0.42	N/A	0.46	0.37	0.00	0.45	0.24	0.32	0.15	0.47	0.40	0.30
mEgCIR3262	0.15	0.00	0.24	0.41	0.31	0.45	0.24	0.42	0.52	0.54	0.49	N/A	0.00	0.24	0.42	N/A	0.38	0.37	0.24	0.00	0.00	0.30	0.20	0.00	0.41	0.24
mEgCIR3533	0.31	0.31	0.42	0.35	0.38	0.24	0.18	0.12	0.25	0.34	0.31	N/A	0.24	0.47	0.44	N/A	0.42	0.46	0.39	0.24	0.36	0.37	0.39	0.41	0.45	0.45
mEgCIR3543	0.32	0.36	0.36	0.20	0.38	0.00	0.39	0.35	0.42	0.36	0.40	N/A	0.39	0.39	0.38	N/A	0.41	0.36	0.42	0.00	0.32	0.32	0.36	0.49	0.37	0.44
mEgCIR3546	0.32	0.36	0.32	0.34	0.38	0.32	0.24	0.35	0.31	0.00	0.38	N/A	0.00	0.31	0.41	N/A	0.40	0.26	0.32	0.32	0.36	0.32	0.35	0.39	0.35	0.33
mEgCIR3785	0.37	0.42	0.24	0.40	0.40	0.32	0.39	0.43	0.37	0.42	0.33	N/A	0.42	0.43	0.43	N/A	0.44	0.39	0.10	0.42	0.36	0.40	0.39	0.41	0.43	0.42
mEgCIR3886	0.30	0.24	0.24	0.38	0.34	0.32	0.24	0.32	0.28	0.24	0.31	N/A	0.36	0.28	0.38	N/A	0.37	0.37	0.22	0.00	0.00	0.32	0.31	0.32	0.36	0.27

Nota: En negrita las frecuencias de los alelos nulos por locus amplificado en cada municipio.

Apéndice B. Prueba de desequilibrio de ligamiento por locus por municipios de estudio para *Elaeis oleifera*.

	mEgCIR0173	mEgCIR0353	mEgCIR0802	mEgCIR0832	mEgCIR0886	mEgCIR0894	mEgCIR2414	mEgCIR2813	mEgCIR3282	mEgCIR3292	mEgCIR3262	mEgCIR3533	mEgCIR3543	mEgCIR3546	mEgCIR3785	mEgCIR3886
DIB	3	0	5	6	2	0	5	2	6	0	9	1	4	4	4	
SMR	0	3	7	3	5	1	6	3	3	0	6	5	5	6	2	
ZON	0	9	8	10	3	7	6	1	9	3	0	8	8	6	0	
ONO	7	8	13	5	3	6	9	6	10	10	7	13	8	7	11	
TOL	8	5	12	9	9	6	13	8	8	3	3	10	13	9	11	
CUR	3	1	5	1	4	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	
CHM	3	1	3	0	3	3	4	0	0	0	0	1	3	1	3	
MOM	3	0	2	2	6	4	3	6	3	6	6	1	5	4	9	
BEN	4	0	8	1	4	2	5	3	2	5	7	5	7	3	4	
CHN	2	0	4	0	2	1	4	0	1	0	4	6	3	0	4	
PEL	5	1	7	5	9	1	8	2	5	0	5	8	4	9	2	
CER	0	0	5	0	0	2	1	1	2	1	2	1	0	2	1	
SAG	5	0	8	3	3	6	5	0	4	3	0	3	8	0	5	
MON	1	12	13	11	7	11	7	9	10	9	4	14	8	10	9	
NEC	12	10	15	13	13	13	13	8	14	10	13	15	8	14	14	
ACA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
TUR	15	15	15	15	11	14	12	14	15	13	14	15	13	12	14	
URA	7	5	8	4	4	9	7	3	13	7	5	13	9	2	9	
RIO	2	7	7	9	4	3	6	0	7	0	0	9	5	3	5	
APA	1	1	4	2	0	4	6	1	4	0	0	0	0	0	5	
CAR	0	5	2	5	2	1	8	5	2	3	0	6	5	3	0	
BAJ	4	1	9	5	2	3	10	8	4	5	5	5	2	4	3	
CIM	7	4	6	4	0	6	5	4	8	1	5	5	5	6	7	
BOY	13	14	13	14	9	15	13	14	14	7	14	13	13	13	12	
TRI	7	10	12	13	8	15	14	10	9	12	9	12	6	8	11	
SAL	14	13	14	15	10	14	11	13	14	14	11	13	13	9	14	

Nota: En negrita se ubican los marcadores que estuvieron en equilibrio de ligamiento para la población dada.

Apéndice C. Modelo de distribución geográfica para la especie *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés, en la zona intertropical del continente americano

**MODELO DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA PARA LA ESPECIE *Elaeis oleifera* (KUNTH)
CORTÉS, EN LA ZONA INTERTROPICAL DEL CONTINENTE AMERICANO**

Paulin P. Fontalvo^{1,4}, Sergio Marchant¹, Juan Sebastian Hernandez-Hernandez², Víctor Rincón³, Edison Daza⁴, Iván M Ayala⁴, Carmenza Montoya⁴ y Hernán Mauricio Romero^{4,5}

¹Escuela de Biología, Universidad Industrial de Santander. ²Programa de Economía Agrícola y Biometría, Cenipalma. ³Programa de Agronomía, Área de Geomática, Cenipalma. ⁴Programa de mejoramiento genético de la Palma de Aceite, Cenipalma. ⁵Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia.

INTRODUCCIÓN

Elaeis es un género de palmas tropicales pertenecientes a la familia Arecaceae, compuesto únicamente por dos especies; *Elaeis guineensis* Jacq y *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés (Corley y Tinker 2003). *E. guineensis* es originaria de África, pero se encuentra distribuida a nivel global en los países tropicales, debido a su importancia comercial para la producción de aceite de palma y productos derivados (Carter *et al.* 2007). Mientras que *E. oleifera* originaria de América, presenta una distribución restringida en el continente, debido a que esta no tiene altas tasas de producción de aceite, por lo que no es cultivada con fines comerciales (Arias *et al.* 2015; Chaves *et al.* 2018).

Sin embargo, aunque esta especie no resulta atractiva para la producción de aceite, su importancia en el contexto de la agroindustria palmicultora, radica en que se utiliza para la generación de cultivares híbridos, que son parcialmente resistentes a enfermedades como la Pudrición del cogollo (Zambrano 2004; Beltran

2013). Por otro lado, dentro del contexto ecológico, los frutos producidos por esta especie de palma, juegan un importante rol dentro de los ecosistemas, ya que son alimento para animales silvestres y de cría, que a su vez generan dispersión de las semillas (Serrano 2015).

Siendo consecuentes con el estatus de conservación de la especie *E. oleifera*; catalogada en peligro de extinción (Galeano y Bernal 2005; Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible 2015), se han llevado a cabo diversos trabajos de conservación para conocer los tipos de hábitats y variaciones climáticas de esta especie, en condiciones naturales. Debido a lo anterior, se ha reportado que esta especie usualmente se distribuye en áreas asociadas a cuerpos de agua tales como; los márgenes de los ríos, áreas riparias, pantanosas o aluviones (de Granville 1989; Corley y Tinker 2003; Rey *et al.* 2004). Sumado a lo anterior, también se ha documentado que suelen encontrarse poblaciones en hábitats de paisajes fragmentados, de regiones cálidas húmedas, semi-húmedas y en ocasiones en zonas calientes y secas (Montoya *et al.* 2018).

Estas características ambientales, usualmente influyen sobre las variables que componen el nicho ecológico de la especie y en últimas, determinan los rangos de su distribución. En este sentido, se reconoce que el clima juega un papel importante en la definición de estos límites, generando presiones eco-fisiológicas que evitan la colonización de esta especie en otras áreas (Paterson *et al.* 2015). Así mismo, se debe tener en cuenta que las interacciones entre las variables climáticas son diferentes, considerando la escala en que se analice. A gran escala, el clima sería el responsable de limitar el rango de distribución, mientras que a pequeña escala entran a discusión otros factores relacionados con la adecuación, capacidad de dispersión y las interacciones entre especies (Pearson y Dawson 2003; Peterson *et al.* 2011; Soberón *et al.* 2017).

Cabe resaltar que las variaciones en las condiciones del clima no han sido estables en las últimas décadas. De esta manera, se ha documentado que existe un acelerado cambio climático por diversos factores

antropogénicos tales como; emisión de gases de efecto invernadero, deforestación de áreas verdes, contaminación del recurso hídrico, entre otras (Pecl *et al.* 2017). Dichos factores, han propiciado una disminución en los rangos de distribución de especies como *E. oleifera* que, por la pérdida de hábitat, ha presentado reducciones drásticas en los tamaños de sus poblaciones naturales (Galeano y Bernal 2005; Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible 2015).

En este sentido, existen otro tipo de enfoques útiles para orientar esfuerzos de conservación en especies amenazadas, como lo son las herramientas bioinformáticas. Estas buscan relaciones entre las variables bioclimáticas y la ubicación geográfica de la especie para hacer distintos tipos de proyecciones, como por ejemplo análisis de distribución de especies. De esta manera, se pueden detectar desde potenciales zonas prioritarias para la conservación, hasta posibles áreas vulnerables al cambio climático (Cuervo-Robayo *et al.* 2017).

En Colombia las áreas vulnerables al cambio climático, usualmente se encuentran asociadas a paisajes fragmentados, donde también se encuentran poblaciones naturales de *E. oleifera* (Montoya *et al.* 2018). Esto hace que la problemática en cuanto al estatus de conservación de la especie sea mayor, ya que mantiene sus poblaciones en detrimento. Por lo anterior, el objetivo de este estudio fue desarrollar un modelo de distribución para *E. oleifera*, en la zona intertropical del continente americano, considerando algunas implicaciones de conservación, para así identificar áreas para la conservación, hábitat en riesgo y finalmente, se puedan proponer áreas potenciales para la generación de colecciones biológicas ex situ.

Este trabajo hace parte del proyecto “Estudio de la estructura genética espacial de la palma *Elaeis oleifera* (H.B.K) Cortés en áreas de distribución natural en Colombia con propósitos de conservación ex situ” financiado por COLCIENCIAS (Contrato Número 152-2016) y el Fondo de Fomento Palmero. Cuenta con

el permiso de recolección de la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales resoluciones 1225 de 2017 modificado por las resoluciones 251 y 2248 de 2018.

METODOLOGÍA

Obtención de datos de ocurrencia de *Elaeis oleifera*

Los datos de ocurrencia de la especie *E. oleifera* se obtuvieron de dos fuentes. La primera fue del trabajo de prospección realizado por Montoya *et al.* (2018), el cual cuenta con 506 registros de la especie en tierras bajas de las regiones Andina y Caribe de Colombia. La segunda, fue la base de datos Global Biodiversity Information Facility (GBIF, Download <https://doi.org/10.15468/dl.1f3un8>) del cual se pudieron obtener 304 registros provenientes de datos recolectados por herbarios en América Latina, para un total de 810 datos de ocurrencia. Los datos fueron depurados de manera previa al entrenamiento del modelo de distribución para evitar el sobreajuste del modelo, usando el software estadístico R (R Core Team 2018).

El primer paso fue la supresión de la redundancia por localización, ya que el modelo determina que un registro por celda[‡] es suficiente para el análisis. Además, se excluyeron los datos cuya ubicación se encontraba en zonas fuera del rango de distribución natural de la especie. Como datos de prueba para entrenar el modelo, se utilizaron 1.000 puntos con distribución al azar, ubicados dentro del área del neotrópico. Adicionalmente, estos fueron utilizados para comprobar la distribución de los datos dentro del espacio ambiental.

[‡] Para la aplicación del modelo el espacio de análisis es dividido en celdas cuadradas, la longitud de los lados de las celdas es de aproximadamente 4.6 km.

Obtención de datos ambientales y determinación del área de calibración (M)

Se utilizaron para este proyecto 19 variables bioclimáticas (Tabla 1), las cuales se obtuvieron de la base de datos Worldclim 2.0 (Hijmans *et al.* 2005). Adicionalmente, se utilizó el modelo digital de elevación SRTM-30 que se obtuvo de la base de datos GMTED (disponible en: https://topotools.cr.usgs.gov/gmted_viewer/viewer.htm).

Tabla 1. Código y descripción de variables bioclimáticas.

Código	Variable Bioclimática
BIO1	Media anual de temperatura
BIO2	Rango medio diario
BIO3	Iso-termalidad (BIO2/BIO7)(*100)
BIO4	Temperatura estacional (Desviación estándar * 100)
BIO5	Temperatura máxima del mes más caliente
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío
BIO7	Rango de temperatura Anual (BIO5-BIO6)
BIO8	Media de temperatura del trimestre más húmedo
BIO9	Media de temperatura del trimestre más seco
BIO10	Media de temperatura del trimestre más caliente
BIO11	Media de temperatura del trimestre más frío
BIO12	Precipitación anual
BIO13	Precipitación del mes más húmedo
BIO14	Precipitación del mes más seco
BIO15	Precipitación estacional (coeficiente de variación)
BIO16	Precipitación del trimestre más húmedo
BIO17	Precipitación del trimestre más seco
BIO18	Precipitación del trimestre más caliente
BIO19	Precipitación del trimestre más frío

El área de dispersión de la especie (M), fue calculada mediante el uso de eco-regiones terrestres de los continentes de todo el mundo (Bailey 2018). Para esta selección se tuvieron en cuenta aquellas ecorregiones donde ocurrieron los registros de colecta.

Depuración de datos ambientales

Con el software de uso libre Maxent (Phillips *et al.* 2018), utilizado a través de la página web http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent, se calculó la contribución relativa de cada variable y se procedió a seleccionar aquellas cuya contribución al modelo fuera alta (Smith *et al.* 2017). Adicionalmente, se realizó una depuración manual del conjunto de datos ambientales, considerando aquellas variables bioclimáticas con mayor variación en sus datos (es decir variables no promediadas). Finalmente, para evitar multicolinealidad, se realizó una prueba de correlación de Spearman $>0,7$ con los valores definidos en cada pixel a través del software R (R Core Team 2018) y se conservó sólo una de las variables que estuviera altamente correlacionada y que pudiera explicar mejor el modelo biológico.

Modelo de Distribución

Los análisis para la proyección de la distribución potencial de *E. oleifera* en Colombia, se realizaron con base en el algoritmo de máxima entropía MaxEnt v3.4.1 (Phillips *et al.* 2018), el cual considera el modelo de distribución más adecuado con base en la información disponible. La depuración de datos geográficos, ambientales y área de dispersión M, fueron la base para elaborar el modelo de distribución potencial de la especie.

Adicionalmente, se usó la métrica de análisis ROC (Receiver Operating Characteristic) para validar el modelo, mediante el cálculo de los valores de AUC (Area Under the Curve), los cuales consideran modelos con un desempeño bueno, cuando los valores se distribuyen entre 0.7 y 0.9 (Peterson *et al.* 2011). Finalmente, a partir de los resultados obtenidos en el modelado, se creó un mapa con el software QGIS

v2.18.23 (QGIS Development Team 2018), el cual permitió generar la proyección visual del área potencial de distribución para *E. oleifera*.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Luego del proceso de depuración de los datos, se conservaron para el entrenamiento del modelo un total de 153 registros de *E. oleifera* consignados en la Tabla 2. Los datos de ocurrencia que fueron descartados, en su mayoría correspondieron al proceso de supresión por redundancia espacial.

Tabla 2. Procedencia de los datos de ocurrencias utilizados para el entrenamiento del modelo.

País	N° Datos	Siglas	Instituto / Herbario
Brasil	14	UFG	Herbário da Universidade Federal de Goiás
	13	CEN	Herbário da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia
	2	NYBG	The New York Botanical Garden
	1	FIELD	Field Museum of Natural History (Botany) Seed Plant Collection
Colombia	60	Cenipalma	Centro de investigación de Palma de Aceite
	3	COL	Herbario Nacional Colombiano
	2	JBGP	Jardín Botánico de Cartagena "Guillermo Piñeres"
	2	ICN	Universidad Nacional de Colombia
	1	CJBG	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
	1	IAvH	Instituto de investigación de recursos biológicos Alexyer von Humboldt
	1	MO	Missury Botanical Garden
	1	UTMC	Herbario Universidad del Magdalena
Costa Rica	5	INBio	Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica
	1	MNCR	Museo Nacional de Costa Rica
Ecuador	2	AAU	Herbarium of the University of Aarhus
	2	MO	Missury Botanical Garden

Guyana	1	MNHN	Museum national d'Histoire naturelle
Francesa			
Nicaragua	11	MO	Missury Botanical Garden
Panamá	1	SNSB	Staatliche Naturwissenschaftliche Sammlungen Bayerns
	18	MO	Missury Botanical Garden
Perú	5	AAU	Herbarium of the University of Aarhus
	4	MO	Missury Botanical Garden
	1	FIELD	Field Museum of Natural History (Botany) Seed Plant Collection
Venezuela	1	MO	Missury Botanical Garden
Total	153		
Registros			

Las variables bioclimáticas BIO4 y BIO19, correspondientes a la temperatura estacional y la precipitación del trimestre más frío respectivamente, fueron las que presentaron mayor porcentaje de contribución, tal como se muestra en la Figura 1. Dichas variables fueron incluidas en el entrenamiento del modelo en conjunto con las variables no correlacionadas. Un total de seis variables bioclimáticas y los datos de elevación se tuvieron en cuenta para el análisis, tal como se muestra en la Tabla 3.

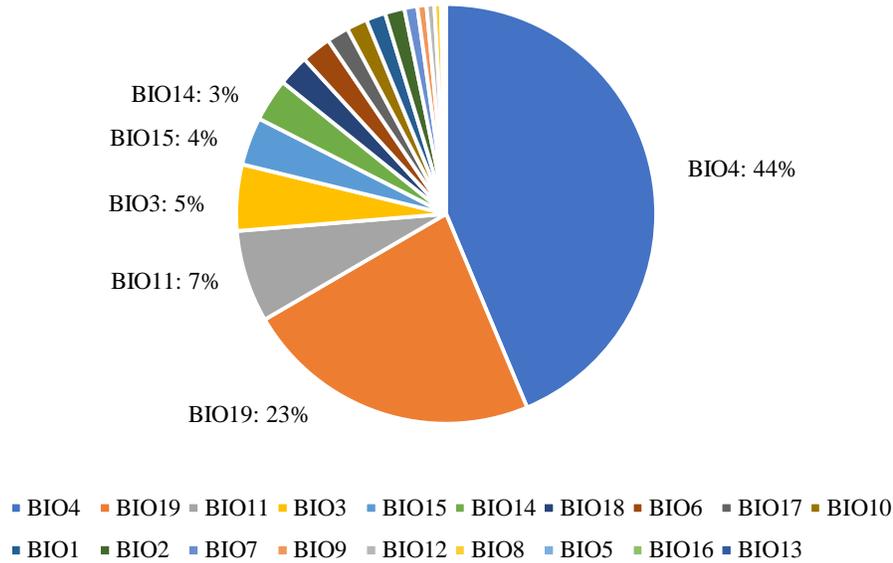


Figura 1. Contribución relativa de cada variable bioclimática al modelo de máxima entropía por defecto.

Tabla 3. Variables bioclimáticas utilizadas para entrenar el modelo, luego del proceso de depuración.

Variable	Nombre
BIO3	Isotermalidad (BIO2/BIO7)*100
BIO4	Temperatura estacional
BIO9	Temperatura media del trimestre más seco
BIO16	Precipitación del trimestre más húmedo
BIO18	Precipitación del trimestre más caliente
BIO19	Precipitación del trimestre más frío

Estas variables permitieron modelar la distribución potencial para *E. oleifera*, considerando la presencia de los registros en un total de 10 eco-regiones de dominio húmedo tropical (Tabla 4). Estas ecorregiones incluyeron en general ecosistemas de bosques húmedos, grandes sabanas moderadamente húmedas y bosques deciduos con estaciones húmedas marcadas. De esta manera se pudo generar la detección de zonas

con alta probabilidad de distribución. Posteriormente, estas áreas fueron validadas exitosamente mostrando el potencial de distribución que se muestra en la Figura 2.

Tabla 4. Ecorregiones de Bailey (2018) seleccionadas para medir el área de calibración (M).

DOMINIO	DIVISIÓN	ECO-REGIÓN
Dominio Húmedo Tropical	Régimen de Sabana	Pradera de Bosque Húmedo Estacional Estepa y Prado Forestal de tipo Húmedo Estacional
	Sabana	Sabanas Secas y Bosque Abierto Sabana de Pastos Altos y Bosques de Sabanas Grandes Sabanas Moderadamente Húmedas Bosque Deciduo y Siempre-verde Húmedo Estacional Bosques Predominantemente Deciduos Húmedo Estacional
	Selva Tropical	Bosque Siempre-verde Constantemente Húmedo Bosques Constantemente Húmedo Bosques Húmedos con Temporada Seca Corta

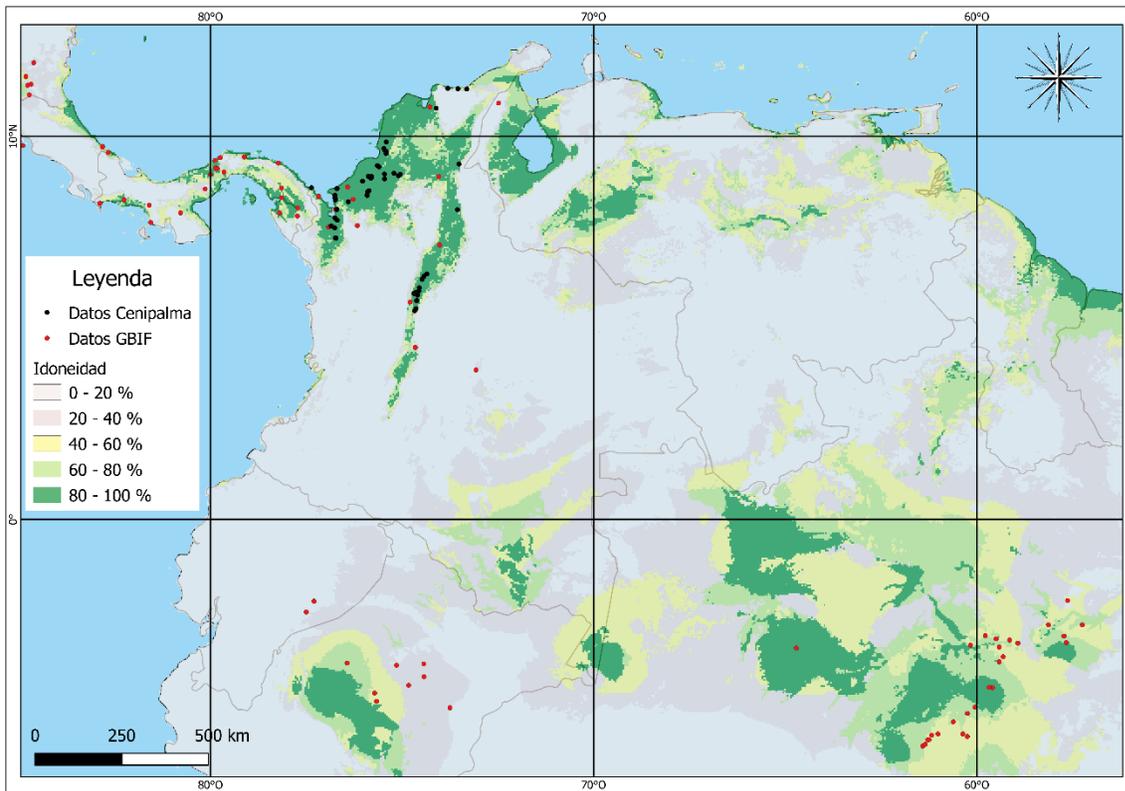


Figura 2. Modelo de distribución de la especie *Elaeis oleifera* en la zona intertropical del continente americano.

Los datos muestran que en general la especie *E. oleifera* ocurre en regiones con mayor estacionalidad de temperaturas (BIO4) entre las épocas de invierno y sequías periódicas. Estas áreas se restringen a temperaturas que oscilan entre los 21 y 28 °C y que en épocas de lluvia presentan en promedio por trimestre 831 mm, mientras que en épocas secas presentan 200 mm, con un promedio de precipitación anual de 2.192 mm.

La proyección del modelo mostrado en la Figura 2, sugiere un área de distribución asociada a zonas cálidas, con elevaciones entre 0 – 600 msnm, del valle interandino de la Región Andina, tierras bajas de la Región Caribe y la Amazonía de Colombia, Brasil, Perú y Ecuador. La evaluación en cuanto al modelo de distribución obtenido, mostró un buen desempeño como lo sugiere la escala de Peterson *et al.* (2011), con un valor de 0,8 ($p < 0,01$). Este modelo se pudo validar en la Región Amazónica Colombiana, ya que existen

poblaciones de *E. oleifera*, que se encuentran establecidas en las áreas donde se proyectó el modelo. Cabe resaltar que estas poblaciones no cuentan con un registro geo-referenciado, por tanto, no fue posible incluirlos previamente para entrenar el modelo.

En Colombia las zonas de distribución ubicadas hacia el norte se caracterizan por la presencia de complejos lagunares, regiones cenagosas como las llanuras del bajo Magdalena y los ríos Atrato y Sinú. A su vez, estos se encuentran estrechamente asociados a los patrones hidrológicos de los ríos Atrato, Cauca, Magdalena y Sinú (Figura 2). Estas áreas de distribución potencial, a su vez son compartidas en el norte con países como Panamá y Venezuela mientras que, hacia el sur de Colombia, la proyección del modelo con mayor idoneidad se concentró en la región Amazónica, que se encuentra compartida con Brasil, Ecuador y Perú.

En Panamá, la distribución potencial con mayor idoneidad se concentró en la provincia del Darién que colinda con la región del Urabá en Colombia. En el caso de Venezuela, las áreas proyectadas hacia el norte se encuentran asociadas al Lago de Maracaibo, entre las llanuras de la serranía del Perijá y el norte de la cordillera de los Andes. Hacia el centro y sur de este país, la distribución se relaciona con el río Apure, uno de los afluentes más importantes del río Orinoco.

En Perú, la proyección se distribuyó en áreas de plano inundable, en la confluencia de los ríos Amazonas, Huallaga, Marañon y Ucayali. En Brasil la mayor área de idoneidad del modelo se asoció con la vasta selva tropical amazónica y sus tributarios; los ríos Japurá, Madeira, Negro y Purus. Finalmente, en Ecuador el modelo de distribución se asoció a los ríos Curaray y Napo en la reserva nacional Yasuní, la cual hace parte integral de la cuenca Amazónica.

Cabe resaltar que en Ecuador se encuentra la región llamada Taisha que es un cantón de la provincia de Morona Santiago y es reconocida por albergar poblaciones de *E. oleifera* con rasgos agronómicos importantes para la generación de cruzamientos interespecíficos (Barba y Baquero 2013). Sin embargo, aunque se tiene conocimiento de la distribución natural de *E. oleifera* en esta área, el modelo mostró una probabilidad con un máximo de idoneidad entre 0 y 60%. Es posible que la baja probabilidad de distribución esté relacionada con la altitud promedio del Cantón de Taisha que es de 510 msnm, puesto que se encuentra localizada casi en el límite de distribución detectado por el modelo de 600 msnm.

En general, la mayor cobertura de los registros perteneció a Colombia en gran medida por los datos de ocurrencia de la prospección realizada por Montoya *et al.* (2018) (ver Tabla 2). Esto permitió tener una mayor resolución en cuanto a los requerimientos ambientales, a la hora de entrenar el modelo y una mejor aproximación en la proyección de la distribución. De esta manera, aunque no se contaron con registros georeferenciados de *E. oleifera* en el Amazonas de Colombia para entrenar el modelo, es preciso afirmar que efectivamente existen poblaciones de la especie establecidas allí (Rey *et al.* 2004).

Los resultados obtenidos con el presente modelo permitieron detectar la probabilidad de distribución para la especie *E. oleifera*, que actualmente se encuentra en estado de amenaza (Galeano y Bernal 2005; Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible 2015). La tendencia a asociación de esta palma con humedales y cuerpos de agua, habían sido observadas en distintos trabajos realizados sobre distribución de palmas en Centro y Suramérica (Galeano y Bernal 2005; Bastidas *et al.* 2013; Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible 2015).

Esto confirma la validez del modelo, dadas las asociaciones de la distribución de la especie con las ciénagas y planicies inundables en Colombia (Figura 3) y otros países de América Latina, tal como se muestra en los

resultados obtenidos en el presente trabajo. Desafortunadamente, en algunos casos las áreas cenagosas y de planicies inundables que son el hábitat natural de *E. oleifera*, han sido reemplazadas y deterioradas a nivel de paisaje (Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible 2015), a pesar de ser estos cuerpos de agua, considerados como estratégicos dada su importancia en la regulación hídrica durante periodos de extrema sequía o lluvia (Flórez *et al.* 2016).



Figura 3. Hábitats de crecimiento de *Elaeis oleifera*. A) Registros de *E. oleifera* en cultivo de arroz en el departamento de Sucre. B) Registros de *E. oleifera* del departamento de Antioquia. Fotos de Montoya *et al.* (2018).

Se cree que a futuro los efectos de cambio climático, tendrán un moderado y alto impacto negativo en las zonas de distribución de estos ecosistemas (Montoya *et al.* 2018) y estos coinciden con el área de proyección

del modelo de distribución para *E. oleifera* presentado en este trabajo. Para mitigar estos efectos negativos sobre las poblaciones de *E. oleifera*, se hace necesario desarrollar planes de manejo y conservación para los ecosistemas de humedales, ya que son su hábitat natural de desarrollo.

Sin embargo, la implementación de colecciones biológicas son una alternativa útil de conservación y desarrollo agro-industrial. En este sentido, este modelo también permite detectar aquellas áreas idóneas para el establecimiento de colecciones vivas ex-situ, en departamentos como Atlántico, Bolívar, Córdoba, Magdalena, Sucre, Santander, entre otros, cuyo uso de suelo en la actualidad, tiene destinada grandes extensiones de tierra al desarrollo de actividades agrícolas y pecuarias (Aguilera 2005; Tobon y Cajamarca 2018).

Así mismo, la proyección muestra la localización de nuevas zonas potenciales de distribución, donde posiblemente puedan existir poblaciones naturales que albergan una diversidad genética y fenotípica desconocida. Esta diversidad puede resultar muy útil para los programas de mejoramiento genético de la Palma de Aceite, por lo que los resultados, contribuyen con información base para la selección de áreas a prospectar, donde se puedan llevar a cabo más estudios agronómicos y biológicos de *E. oleifera*, que a la actualidad no se conoce totalmente.

Finalmente, el trabajo presentado hace parte del proyecto “Estudio de la estructura genética espacial de la palma *Elaeis oleifera* (H.B.K) Cortés en áreas de distribución natural en Colombia con propósitos de conservación ex situ” financiado por COLCIENCIAS y el Fondo de Fomento Palmero. Estos resultados se pudieron lograr gracias a la implementación del algoritmo Maxent y las variables bioclimáticas sobre los datos en el área de interés. Lo que significa un aporte importante para poder facilitar la detección y selección de áreas promisorias para el desarrollo de convenios entre entidades ya sean públicas y/o privadas, que

permitan promover la conservación in-situ o ex-situ de la especie *E. oleifera*, tomando en consideración perspectivas tanto ecológicas como económicas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Colciencias por la financiación de este proyecto. Contrato 152-2016. Al fondo de Fomento Palmero que financia la investigación de CENIPALMA. A los auxiliares de campo: Nandy Andrea Torres, Nestor Rojas Rangel y David Rodriguez quienes participaron de la colecta de datos de campo. Se agradece a todos los propietarios y/o encargados de los terrenos visitados, quienes permitieron el acceso para el registro de las coordenadas de la especie *E. oleifera*.

REFERENCIAS

- Aguilera M (2005) Documentos de trabajo sobre Economía Regional: La economía del departamento de Sucre: Ganadería y Sector Público. Banco de la República, Centro de Estudios Económicos Regionales (CEER) - Cartagena, Cartagena de Indias
- Arias D, González M, Prada F, *et al* (2015) Genetic and phenotypic diversity of natural American oil palm (*Elaeis oleifera* (H.B.K.) Cortés) accessions. *Tree Genet Genomes* 11 doi: 10.1007/s11295-015-0946-y
- Bailey R (2018) Ecoregions of the Continents. *Rocky Mt Res Stn*
- Barba J, Baquero Y (2013) Híbridos OxG obtenidos a partir de oleíferas Taisha Palmar del Río (PDR), Ecuador. *Variedad-PDR (Taisha x Avros)*. *Palmas* 34:315–325

- Bastidas S, Peña E, Reyes R (2013) Preguntas sobre palma de Aceite *Elaeis Guineensis* Jacq., palma Nolí *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés y los híbridos interspecíficos Nolí x Palma de aceite (*E. oleifera* x *E. guineensis*). CORPOICA, Bogotá
- Beltran T (2013) Estrategias y acciones del ICA para enfrentar la problemática sanitaria del sector palmero colombiano. *Palmas* 34:47–54
- Carter C, Finley W, Fry J, *et al* (2007) Palm oil markets and future supply. *Eur J Lipid Sci Technol* 109:307–314. doi: 10.1002/ejlt.200600256
- Chaves G, Ligarreto-Moreno GA, Cayon-Salinas DG (2018) Physicochemical characterization of bunches from American oil palm (*Elaeis oleifera* H.B.K. Cortes) and their hybrids with African oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Acta Agron* 67:168–176. doi: 10.15446/acag.v67n1.62028
- Corley R, Tinker P (2003) *The Oil Palm*, Fourth Edi. Blackwell Publishing Company, Oxford
- Cuervo-Robayo A, Escobar L, Osorio-Olivera L, *et al* (2017) Introducción a Los Análisis Espaciales Con Énfasis En Modelos de Nicho Ecológico. *Biodivers Informatics* 12:45–57
- de Granville J (1989) La Distribución de las palmas en Guyana Francesa. *Acta Amaz* 19:115–138
- Flórez C, Estupiñán-Suárez L, Rojas S, *et al* (2016) Identificación espacial de los sistemas de humedales continentales de Colombia. *Biota Colomb* 17:44–62
- Galeano G, Bernal R (2005) Palmas. En: Calderón E, Galeano G, García N (eds) Libro rojo de plantas de Colombia. Volumen 2: Palmas, Frailejones y Zamias. Serie. Libro Rojo de Especies Amenazadas de Colombia. Instituto Alexander von Humboldt - Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia - Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, Bogotá, pp 59–224
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, *et al* (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25:1965–1978. doi: 10.1002/joc.1276

- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible (2015) Plan de conservación, manejo y uso sostenible de las Palmas de Colombia. Textos: Galeano G., R. Bernal, Y. Figueroa Cardozo, Textos: Ga. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible - Universidad Nacional de Colombia, Bogotá
- Montoya C, Daza E, Rincón V, *et al* (2018) Biogeografía de *Elaeis oleifera* (HBK) Cortes en las regiones Caribe y Andina de Colombia, para la conservación ex situ y uso sostenible del recurso genético. Ceniavances 188:1–4
- Paterson RRM, Kumar L, Taylor S, Lima N (2015) Future climate effects on suitability for growth of oil palms in Malaysia and Indonesia. Sci Rep 5:1–11. doi: 10.1038/srep14457
- Pearson R, Dawson T (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimae envelope models useful? Glob Ecol Biogeogr 12:361–371
- Pecl GT, Araújo MB, Bell JD, *et al* (2017) Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. Science (80-) 355:1–9. doi: 10.1126/science.aai9214
- Peterson A, Soberón J, Pearson R, *et al* (2011) Ecological Niches and Geographic Distributions. Princeton
- Phillips S, Dudík M, Schapire R (2018) Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1)
- QGIS Development Team (2018) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria.
- Rey L, Gómez P, Ayala-Díaz I, *et al* (2004) Colecciones genéticas de palma de aceite *Elaeis guineensis* (Jacq.) y *Elaeis oleifera* (H.B.K.) de Cenipalma: Características de importancia para el sector palmicultor. Palmas 25:39–48

- Serrano L (2015) Estudio a largo plazo de la ecología alimentaria y dispersión de semillas por monos cariblancos (*Cebus albifrons versicolorpucheran*, 1845) en un fragmento de bosque húmedo tropical en Santander, Colombia. Universidad del Tolima
- Smith A, Christianson D, Sanín C (2017) A Hands-on Short Course in Species Distribution Modeling Using R: From Start to Finish. Work Annu Meet Ecol Soc Am
- Soberón J, Osorio-Olvera L, Peterson T (2017) Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Rev Mex Biodivers* 88:437–441. doi: 10.1016/j.rmb.2017.03.011
- Tobon S, Cajamarca R (2018) Una apuesta por la competitividad de Urabá: construcción territorial, inclusión productiva y bienestar social. Instituto de Ciencia Política Hernán Echavarría Olórzaga, Bogotá
- Zambrano JE (2004) Los híbridos interespecíficos *Elaeis oleifera* HBK x *Elaeis guineensis* Jacq.: Una alternativa de renovación para la Zona Oriental de Colombia. *Palmas* 25:339–349