



# Diversidad y estructura genética de *Quercus crassifolia* en sitios de manejo forestal y uso local en Sierra Juárez, Oaxaca

## Diversity and genetic structure of *Quercus crassifolia* in managed forest and local use sites in Sierra Juárez, Oaxaca

Montserrat Gorgonio-Ramírez<sup>1</sup>, Ricardo Clark Tapia<sup>1</sup>, Jorge E. Campos<sup>2</sup>, Alejandro Monsalvo Reyes<sup>2</sup> y Cecilia Alfonso Corrado<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Universidad de la Sierra Juárez. Instituto de Estudios Ambientales. Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México. montse\_grmz@hotmail.com, rclark@unsij.edu.mx

<sup>2</sup> Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores de Iztacala. Unidad de Biotecnología y Prototipos. Tlalnepantla, Estado de México, México. jecampos@me.com, reyesac2001@gmail.com

\* Autor de correspondencia. liana@unsij.edu.mx

### RESUMEN

Los encinos desempeñan un importante papel ecológico, social y económico, no obstante, son escasos los estudios que evalúan el efecto de las actividades humanas sobre las poblaciones de especies del género *Quercus*. El objetivo de este trabajo fue evaluar la diversidad genética en poblaciones en sitios con aprovechamiento de leña para uso local y sitios de manejo forestal de *Quercus crassifolia* en Sierra Juárez, Oaxaca, para brindar información básica para la conservación y manejo de la especie. Se emplearon ocho microsatélites nucleares en 12 poblaciones (seis de aprovechamiento para uso local y seis sometidas a manejo forestal). Los resultados obtenidos indican que la especie presenta en promedio una moderada diversidad genética ( $H_e = 0.764 \pm 0.014$ ), sin diferencias significativa entre los sitios con uso local y manejo. Se encontró una baja diferenciación genética entre poblaciones ( $F_{ST} = 0.025 \pm 0.047$  y  $R_{ST} = 0.157 \pm 0.135$ ) debido a un flujo génico moderado ( $N_e m = 6.7$ ) que favorece la ausencia de *loci* bajo selección direccional. El aprovechamiento excesivo de individuos afecta la retención y regeneración de la especie, que a futuro puede incidir negativamente en la variación genética y en los procesos de diferenciación entre poblaciones. Este estudio aporta información esencial que será útil para la toma de decisiones en actividades de conservación y planes de manejo para *Q. crassifolia* en Sierra Juárez, Oaxaca.

**PALABRAS CLAVE:** diversidad genética, manejo forestal, uso local, *Quercus*.

### ABSTRACT

Oaks play an important ecological, social and economic role; however, few studies evaluate the effect of human activities on population genetics of species in genus *Quercus*. The objective of this work was to evaluate the effect of forest management and local use on genetic diversity of *Quercus crassifolia*. Eight nuclear microsatellites were used for 12 populations, covering six forest sites that had been managed and six sites of local use. The results indicate that the species has an average moderate genetic diversity ( $H_e = 0.764 \pm 0.014$ ), without significant differences between, sites with local use and forest management. We found a low genetic structure among population ( $F_{ST} = 0.025 \pm 0.047$  y  $R_{ST} = 0.157 \pm 0.135$ ), due to a moderate gene flow ( $N_e m = 6.7$ ), which is responsible for the absence of *loci* under directional selection. The excessive extraction of individuals affects the population viability and regeneration of the species, which in the future may have a negative effect on the genetic diversity and the processes of genetic differentiation among populations. This study provides essential information that will be useful for decision-making in conservation activities and management plans for *Q. crassifolia* in Sierra Juárez, Oaxaca.

**KEYWORDS:** genetic diversity, forest management, local use, *Quercus*.

## INTRODUCCIÓN

México es un país rico en especies del género *Quercus*, con aproximadamente 164 especies, de ellas 109 endémicas (Valencia-Avalos, 2004), distribuidas principalmente a lo largo de cadenas montañosas templadas y subhúmedas y son, junto con el género *Pinus*, los árboles dominantes del dosel en ecosistemas templados (Challenger, 1998). Por lo anterior, se reconoce su importancia en México como: 1) especies ejes, en la preservación de la biodiversidad asociada, 2) formadores de suelos forestales y reciclaje de nutrientes, 3) preservadores de mantos acuíferos *in situ* y a distancia y 4) reguladores del clima y captura de carbono (Challenger, 1998; Valencia-Ávalos, 2004).

Asimismo, algunas especies tienen importancia comercial en México por la serie de productos que se obtienen de ellos como son carbón, corcho, taninos, colorantes y ornamentales, para usarse como árboles de sombra, alimento de ganado y para la recreación de los humanos (Luna-José, Montalvo-Espinosa y Rendón-Aguilar, 2003). Sin embargo, a pesar de ser el segundo grupo forestal de México es un grupo relegado a un papel secundario por la industria forestal en comparación con las coníferas, usado principalmente para carbón y leña a nivel local (Flores-Velázquez, Fuentes-López, Quintanar-Olguín y Tamarit-Urías, 2011; Alfonso-Corrado *et al.*, 2014).

Por lo anterior, en planes de manejo forestal en México, el encino es extraído ocasionando un alto e inútil desperdicio de este valioso recurso y un deterioro ecológico (Murillo-García, 2009) y probablemente genético en sus poblaciones y de las especies asociadas a corto y largo plazo. Por ejemplo, en la Sierra Juárez, Oaxaca, la explotación forestal de los bosques se ha realizado por más de 60 años; en el período de 1956 a 1980 los bosques estuvieron concesionados a la compañía Fábricas de Papel Tuxtepec (FAPATUX), tiempo durante el cual se utilizó el Método Mexicano de Ordenación de Bosques Irregulares (MMOBI), que es de tipo selectivo, donde se aprovechaban los mejores árboles, provocando una disminución de los diámetros medios (Sastre-Merino, 2008).

Después de un arduo proceso legal y movimiento social, en 1981 las comunidades tomaron posesión de sus bosques y establecieron empresas comunales con la finalidad de aprovechar sus bosques mediante un plan de manejo forestal sostenible (Sánchez-García, 2011), al principio el método utilizado fue el MMOBI (Sastre-Medina, 2008) y, posteriormente, optaron por el Método de Desarrollo Silvícola (MDS) donde se utilizaba la regeneración de árboles padre, con cortas intermedias tales como cortas de liberación y aclareos (Sánchez-García, 2011).

A partir de 2003, el manejo silvícola consiste en realizar matarrasas con franjas alternas; en este tipo de tratamiento, cada franja es aprovechada mediante cortas totales de árboles dejando franjas de bosque conservado, en un ciclo rotativo de 40 años, lo que permite la dispersión y distribución de semillas y su posterior regeneración de forma natural (Svastre-Merino, 2008), brindando predominio a la incorporación y el reclutamiento de especies de pinos, eliminando los encinos en los aclareos o posteriormente en cortas (Murillo-García, 2009), causando un impacto desconocido en la mayoría de las poblaciones de especies de encinos de la región de Sierra Juárez, posiblemente en diversos aspectos críticos de su biología como la regeneración, dinámica poblacional y diversidad genética.

La diversidad genética en una especie de encino determina su viabilidad y potencial evolutivo, una baja diversidad hace que una especie sea susceptible a factores bióticos como depredadores, parásitos y enfermedades y abióticos como el cambio climático (Wehenkel y Sáenz-Romero, 2012). Sin embargo, los estudios de diversidad genética en especies arbóreas son escasos en nuestro país; Wehenkel *et al.* (2016) indican que solamente se ha estudiado 1.2% de las especies de árboles (52 especies), de las cuales solo 15% corresponde a estudios realizados en encinos. La mayoría de los trabajos de genética de encinos se han enfocados principalmente a estudiar la filogenia (Cavender-Bares *et al.*, 2015) y a analizar la diversidad genética con fines de conservación (Alfonso-Corrado *et al.*, 2004; Pingarroni Martín del Campo, 2011; Alfonso-



Corrado *et al.*, 2014). Sin embargo, no existen trabajos que evalúen el efecto del manejo forestal y uso local en una especie de encino en México.

### OBJETIVOS

Evaluar la diversidad y estructura genética de *Quercus crassifolia* usando microsatélites nucleares en sitios con aprovechamiento de leña para uso local y en sitios bajo manejo forestal en Sierra Juárez, Oaxaca, que sirvan para proponer estrategias de conservación y manejo *in situ* para la especie.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de Estudio

Este estudio se realizó en los bosques templados de la Sierra Juárez, Oaxaca. Esta se localiza en las coordenadas 17° 19' de latitud Norte y 96° 29' de longitud Oeste, en la microcuenca Río Grande del Distrito de Ixtlán de Juárez (Fig. 1). El clima que predomina en la región de estudio es el templado subhúmedo (Cw); tiene una precipitación media anual de 1173 mm ± 139 mm y una temperatura media anual de 18.6 °C ± 0.4 °C. El relieve del

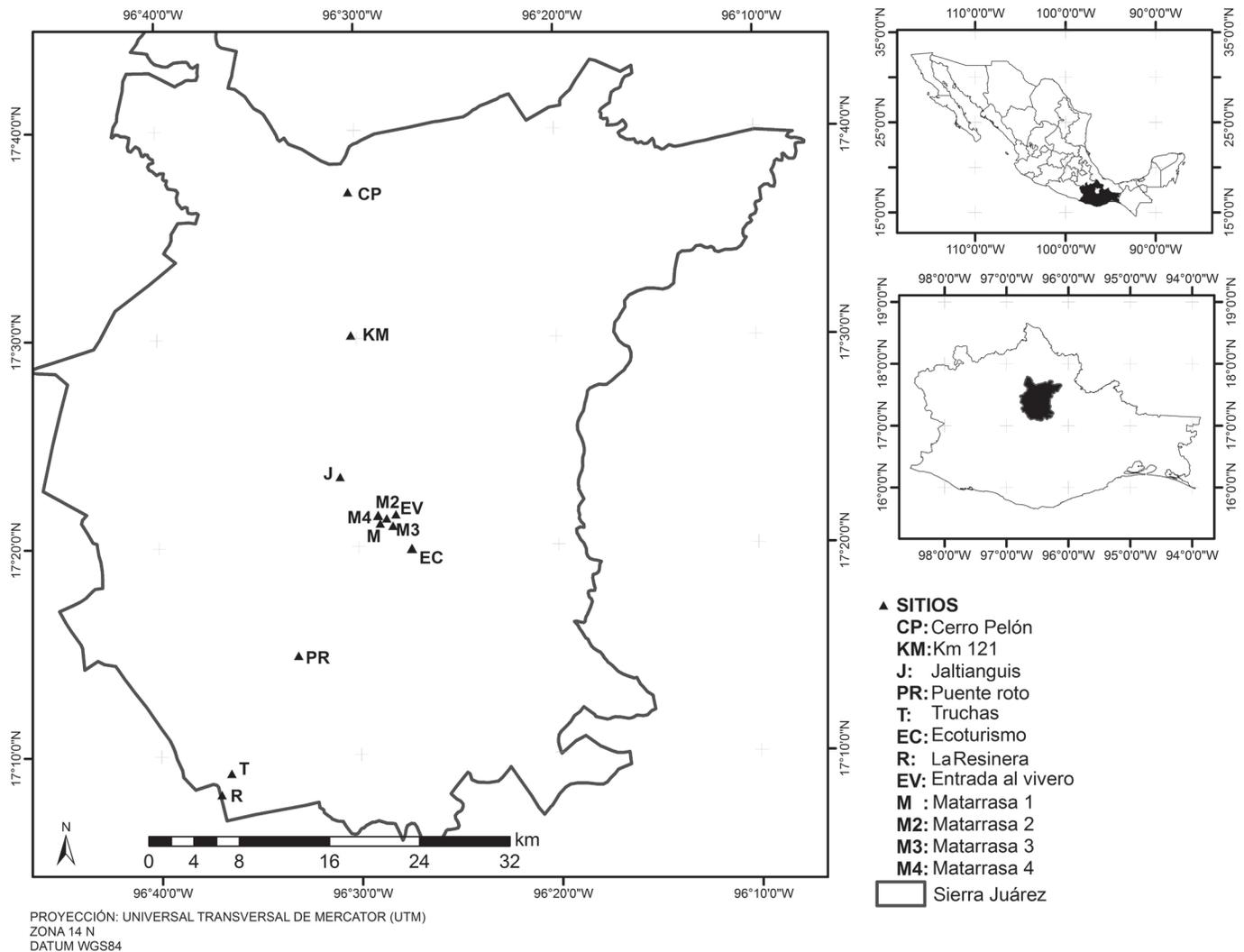


FIGURA 1. Sitios de estudio de *Quercus crassifolia* en Sierra Juárez, Oaxaca.

terreno es pronunciado y predominan pendientes de 12° a 30° (Sánchez-García, 2011).

### Especie de estudio

*Quercus crassifolia* Humb. & Bonpl. es un árbol de 3 m hasta 15 m de altura, en algunas ocasiones hasta 30 m; tronco con un diámetro de hasta 1 m. Las hojas maduras tienen de 5 cm a 22 cm de largo por 2.5 cm a 14 cm de ancho. El fruto es anual o bianual, generalmente solitario o por pares. Su reproducción es sexual (plántulas), sin embargo cuando es cortado tiene la capacidad de rebrotar a partir de tocones (reproducción vegetativa). En México se distribuye en los estados de Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Zacatecas, Chiapas, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Oaxaca, Aguascalientes, Puebla, Guanajuato, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala y Veracruz y llega hasta Guatemala (Mora-Jarvio, 2006).

### Elección de sitios y recolecta de muestras

De enero a agosto de 2013 se recolectaron muestras (de 15 a 20 individuos por sitio) de tejido foliar fresco de 12 poblaciones de *Quercus crassifolia*. Seis poblaciones fueron localizadas en sitios con manejo forestal (práctica de raleo o aclareos continuos del encino): método de desarrollo silvícola, Ixtlán de Juárez (M); matarrasa 1, Ixtlán de Juárez (M1); matarrasa 2, Ixtlán de Juárez (M2); matarrasa 3, Ixtlán de Juárez (M3); Cerro Pelón, Santiago Comaltepec (CP) y Kilómetro 121, San Juan Atepec (KM). Además de seis sitios con aprovechamiento de uso local (corte de los árboles desde la base del tronco para leña o carbón): La Resinera, Santa Catarina Ixtepeji (R); El vivero, Ixtlán de Juárez (EV); Santa María Jaltianguis (J); Puente Roto, Santa Catarina Ixtepeji (PR); Truchas, Santa Catarina Ixtepeji (T) y Ecoturixtlán, Ixtlán de Juárez (EC) (Fig. 1). La distancia promedio de separación entre las poblaciones de aprovechamiento para uso local fue de 12.60 km y de 5.8 km para las poblaciones con manejo forestal.

### Análisis genéticos

Se extrajo ADN de hojas jóvenes de 223 individuos siguiendo el protocolo DNeasy Plant Minikit QIAGEN.

La calidad y la cantidad del ADN se visualizaron en geles de agarosa al 1.0 %. Se utilizaron para el análisis nueve microsatélites nucleares (neutrales) desarrollados por Aldrich, Micher, Sun y Romero-Severson, (2002) *quru-GA-1F02*, *quru-GA-1F05*, *quruGA-1F07*, *quru-GA-0C11*, *quru-GA-0M04*, *quru-GA-0M05*, *quru-GA-0M07* y dos (*ssrQpZAG110* y *ssrQpZAG15*) diseñados por Steinkellner *et al.* (1997) para *Q. petraea*.

La reacción de amplificación utilizada contiene un volumen de 25 µl de 1x buffer Invitrogen™ (200 mM Tris-HCl (pH=8,4) y 500 mM de KCl), 2 mM de MgCl<sub>2</sub> (Invitrogen™), 12.8 µl de agua purificada (Invitrogen™) 10 ng de ADN de cada muestra; 25 µM de cada dATP, dGTP, dCTP y dTTP de Pharmacia, 10 mM de Oligonucleótido (primer F), 10 mM de Oligonucleótido (primer R) (Invitrogen™) y 1U de *Taq* DNA polimerasa (Invitrogen™). La amplificación se realizó con el termociclador Mycycler Thermal Cycler-BIORAD (2012) y el programa de PCR consistió de una pre-naturalización a 94 °C durante tres minutos, seguida de 45 ciclos para la etapa de naturalización a 94 °C por 10 segundos. Se utilizó una temperatura (°C) variable y específica para cada microsatélite: 50 °C para *quru-GA-1F02* y *ssrQpZAG15*; 53 °C para *quru-GA-0C11*, *quru-GA-1F05* y *quru-GA-0M05*; 55 °C para *quru-GA-0M07* y *quru-GA-1F07* y 56 °C para *quru-GA-0M04*) durante 10 segundos (etapa de alineamiento), 72 °C por 10 segundos (etapa de extensión) por 30 ciclos y por último una extensión final a 72 °C por cinco minutos.

Los productos de PCR obtenidos se visualizaron en geles de agarosa a 1.2% a 110 volts durante 45 minutos y se tiñeron con bromuro de etidio, para luego visualizarlos con luz ultravioleta. Los productos amplificados se diluyeron con base en la relación de volumen a volumen (v/v), 1/10 v/v o 1/25 v/v según la calidad del producto de PCR, se mezcló 1 µl de la dilución del producto amplificado; 9.75 µl de HiDi Formamida y 0.25 µl ROX-500. Esta mezcla se analizó en un equipo 3100 Genetic Analyzer ABIPRISM de Applied Biosystem por el método de análisis de fragmentos.

Una vez obtenidos los electroferogramas, se identificó el tamaño de cada uno de los fragmentos mediante el



programa Genescan Analyzer 3.7 de Applied Biosystems. Posteriormente, se procedió a identificar los genotipos de cada uno de los individuos. Con los genotipos obtenidos se construyó una matriz de datos para el análisis estadístico. Los datos obtenidos fueron, en primer lugar, analizados con el programa MicroChecker v2.2.3 (van Oosterhout, Hutchinson, Willis y Shipley, 2004) con la finalidad de detectar alelos nulos. En este análisis se descartó el primer *ssr* QpZAG15, debido a que el porcentaje de alelos nulos fue mayor a 10%.

### Análisis estadísticos de datos genéticos

Por medio del programa GenAlEx v. 6.501 (Peakall y Smouse, 2012) se determinó el número de alelos observados ( $A_o$ ), exclusivos (privados) ( $A_e$ ) por sitio y alelos totales de los sitios ( $A_t$ ). Mediante una prueba de *chi*-cuadrada ( $\chi^2$ ) (Zar, 1984), se analizó si existían diferencias significativas entre alelos  $A_o$  y  $A_e$ .

Se obtuvieron los parámetros de diversidad genética: heterocigosis observada  $H_o$ , heterocigosis esperada ( $H_e$ ) y heterocigosis de todos los sitios ( $H_t$ ) (Hedrick, 2011) y, mediante la prueba de  $\chi^2$  (Zar, 1984), se verificó si la proporción de heterocigotos se encontraban en equilibrio de Hardy y Weinberg, por cada sitio y el total de muestreo analizado. Además, se analizó con una  $\chi^2$  (Zar, 1984) si existían diferencias significativas entre heterocigosis observada ( $H_o$ ) y heterocigosis esperada ( $H_e$ ) en sitios con uso local y sitios manejados. Posterior a esto, se utilizó el programa ARLEQUIN v.3.5.1 (Excoffier, Laval y Schneider, 2005), para verificar desequilibrio de ligamiento entre *loci* utilizados.

La estructura genética se evaluó con los estadísticos  $F$  de Wright (1951), que incluyen el índice de fijación o endogamia de los individuos con respecto a la población total ( $F_{IT}$ ), el índice de fijación o endogamia de los individuos dentro de cada una de las poblaciones ( $F_{IS}$ ) y el índice de fijación o endogamia de los individuos que ocurre entre las poblaciones ( $F_{ST}$ ), el cual es una medida de la diferenciación genética entre las poblaciones. Se estimó además, el índice  $R_{ST}$ , un cálculo de diferenciación complementario al índice  $F_{ST}$ , que supone un modelo de mutación por

pasos (Slatkin, 1995) y que expresa con mayor precisión el patrón de mutación de los microsatélites (Ballaoux y Lugon-Moulin, 2002). Estos estadísticos y sus respectivas probabilidades se obtuvieron con el programa ARLEQUIN 3.5.1.2 (Excoffier *et al.*, 2005). Posterior al cálculo de los índices  $F_{ST}$  y  $R_{ST}$ , se estimó el flujo génico, número de migrantes entre poblaciones con el estadístico  $N_e m$  de acuerdo con Crow y Aoki (1984). Debido a la naturaleza neutral de los microsatélites también se estimó la representatividad de la diversidad genética de cada sitio de muestreo mediante la estimación del índice de diferenciación genética de Gregorius  $D_j$  (Gregorius, 1984) y el nivel medio de diferenciación entre los sitios de muestreo con el índice de diferenciación subpoblacional ( $\delta$ ) (Gregorius y Roberds, 1986), donde se utilizó el nivel de acervo genético (los elementos genéticos corresponden a todos los alelos) para caracterizar a cada sitio analizado. Para los análisis se utilizó el programa GSED versión 3.0 (Gillet, 2010).

Las diferencias de las frecuencias alélicas entre poblaciones se utilizaron para la detección de *loci* bajo selección natural usando el software BayeScan versión 2.1 (Foll y Gaggiotti, 2008). El método ejecutado por BayeScan utiliza un modelo de regresión logística de Dirichlet y aplica algoritmos de cadena de Markov de salto reversible Monte Carlo para producir distribuciones posteriores de los parámetros de interés y puede ser utilizado para escenarios que se desvían del modelo de islas. Este análisis se realizó en las 12 poblaciones y se basó en las diferentes probabilidades de información previa 1:10 del modelo neutral, que incluyó 20 pruebas piloto que consistieron de 5000 iteraciones de salida, un tamaño del intervalo de dilución de 10, 50000 quemaduras adicionales y un valor beta conocido ( $F_{IS} = 0.03$ ) como sugiere el manual (Foll, 2012). Valores alfa positivos a una probabilidad de 0.95 permitieron distinguir *locus* específicos bajo selección direccional, mientras que los valores alfa negativos se utilizaron para inferir *locus* bajo selección balanceadora (Foll, 2012).

Finalmente, para la comprensión de las relaciones geográficas e interrelaciones genéticas entre los sitios con

manejo histórico y uso local, se aplicó un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA por sus siglas en inglés), basado en la matriz de correlación resultante de las distancias genéticas de los individuos, con el programa GenAlex (Genetic Analysis in Excel) versión 6.2 (Peakall y Smouse, 2012). Además se aplicó un análisis multivariado entre frecuencia genotípica de cada población y variables abióticas (climáticas y fisiográficas) con la finalidad de encontrar correlación entre ambos tipos de variables. De cada sitio se obtuvieron cuatro variables fisiográficas: latitud (X), longitud (Y), altitud (ALT) y pendiente (%P), así como nueve variables climáticas obtenidas de la base de datos WorldClim (<http://www.worldclim.org>, Hijmans, Cameron, Parra, Jones y Jarvis, 2005), debido a que el municipio carece de datos climáticos: 1) temperatura máxima del cuartil frío (C1), 2) temperatura máxima promedio, 3) temperatura media anual (C3), 4)

desviación estándar de la temperatura (C4), 5) temperatura mínima promedio (C5), 6) precipitación máxima promedio (C6), 7) precipitación mínima promedio (C7), precipitación máxima del cuartil de secas (C8) y altitud (C9). Para dicho análisis se usó el software XLSTAT versión 2014.3.02 (Fahmy, 2014).

## RESULTADOS

En ocho *loci* polimórficos se obtuvo un total de 211 alelos en los 12 sitios estudiados y un promedio total de  $26.38 \pm 5.68$  alelos por *locus*. Además, se encontró un promedio total de  $10.30 \pm 0.30$  de alelos observados y una baja frecuencia de alelos exclusivos ( $0.60 \pm 0.36$ ). No obstante, el número promedio de alelos observados ( $N_o$ ) y promedio de alelos exclusivos ( $N_e$ ) no mostraron diferencias significativas entre sitios de uso local y manejo forestal (Tabla 1).

TABLA 1. Diversidad genética de los sitios de aprovechamiento para uso local (US) y manejo forestal (MF) de *Quercus crassifolia* en Sierra Juárez, Oaxaca.

Sitio	$N_o$	$N_e$	$H_o$	$H_e$	F
Puente Roto (PR)	78	0.88	$0.779 \pm 0.244$	$0.768 \pm 0.175$	ns
Truchas (T)	103	1.5	$0.773 \pm 0.191$	$0.811 \pm 0.115$	ns
Jaltianguis (J)	82	0.75	$0.729 \pm 0.165$	$0.776 \pm 0.106$	ns
La Resinera (R)	71	0.25	$0.592 \pm 0.121$	$0.778 \pm 0.135$	*
El Vivero (EV)	80	0.63	$0.756 \pm 0.156$	$0.798 \pm 0.098$	ns
Ecoturixtlán (EC)	82	0.63	$0.787 \pm 0.124$	$0.751 \pm 0.136$	ns
<b>Promedio US</b>	<b><math>10.33 \pm 1.34</math></b>	<b><math>0.81 \pm 0.12</math></b>	<b><math>0.737 \pm 0.107</math></b>	<b><math>0.780 \pm 0.111</math></b>	<b>ns</b>
Cerro Pelón (CP)	82	0.50	$0.719 \pm 0.200$	$0.778 \pm 0.138$	ns
Km 121 (KM)	74	0.13	$0.649 \pm 0.264$	$0.716 \pm 0.176$	ns
MDS (M)	86	0.63	$0.813 \pm 0.131$	$0.809 \pm 0.108$	ns
Matarrasa 1 (M1)	83	0.50	$0.660 \pm 0.180$	$0.771 \pm 0.167$	ns
Matarrasa 2 (M2)	79	0.75	$0.791 \pm 0.121$	$0.752 \pm 0.123$	ns
Matarrasa 3 (M3)	89	0.38	$0.690 \pm 0.222$	$0.783 \pm 0.161$	ns
<b>Promedio MF</b>	<b><math>10.27 \pm 0.66</math></b>	<b><math>0.48 \pm 0.21</math></b>	<b><math>0.720 \pm 0.164</math></b>	<b><math>0.768 \pm 0.134</math></b>	<b>ns</b>
<b>Total (<math>H_T</math>)</b>	<b><math>10.30 \pm 1.01</math></b>	<b><math>0.60 \pm 0.36</math></b>	<b><math>0.728 \pm 0.135</math></b>	<b><math>0.774 \pm 0.121</math></b>	<b>ns</b>

$N_o$  = número de alelos observados;  $N_e$  = número efectivo de alelos;  $N_p$  = número de alelos exclusivos;  $H_o$  = Heterocigocidad observada;  $H_e$  = Heterocigocidad esperada y  $H_T$  = Heterocigocidad total. En paréntesis están las desviaciones estándares. EHW = Equilibrio de Hardy y Weinberg. El número de asteriscos indica desviación del equilibrio según su grado de significancia. \*  $P \leq 0.05$ ; \*\*  $P \leq 0.01$ ; \*\*\*  $P \leq 0.001$ .



La heterocigosis total para *Q. crassifolia* tuvo un valor de  $H_t = 0.774 \pm 0.121$ . El promedio de heterocigosis observada ( $H_o = 0.737 \pm 0.107$ ) y heterocigosis esperada ( $H_e = 0.78 \pm 0.111$ ) para los sitios de extracción de uso local y los sitios de manejo forestal ( $H_o = 0.72 \pm 0.164$ ;  $H_e = 0.768 \pm 0.134$ ), fueron muy similares y no se encontraron diferencias significativas entre los sitios. El sitio M mostró la mayor diversidad genética ( $H_e = 0.81 \pm 0.108$ ) en comparación con el sitio KM que obtuvo la menor diversidad genética ( $H_e = 0.72 \pm 0.18$ ) como sitios de manejo forestal. Asimismo, para los sitios de uso local, el sitio T fue el que mostró mayor diversidad genética ( $H_e = 0.81 \pm 0.12$ ) y el valor más bajo se encontró en el sitio EC ( $H_e = 0.75 \pm 0.14$ ). Por otra parte, no se encontró ligamiento entre *loci*; los sitios analizados de *Q. crassifolia* se encuentran en las proporciones esperadas si los apareamientos son al azar, es decir en equilibrio de Hardy-Weinberg, con excepción de La Resinera (Tabla 1). De manera similar, el estadístico  $F_{IS}$  se encontró en equilibrio de Hardy-Weinberg, ya que el valor promedio obtenido en los sitios de uso local, de manejo forestal y total de las poblaciones fue positivo y cercano a cero (0.196, 0.18 y 0.077, respectivamente).

Con base en los índices de diferenciación genética ( $F_{ST}$  y  $R_{ST}$ ) entre las poblaciones, se encontró que menos de

16% de la diversidad genética de la especie, está distribuida entre las poblaciones. Todos los sitios analizados de *Q. crassifolia* presentaron en promedio bajos índices de diferenciación, es decir, los sitios con aprovechamiento para uso local ( $F_{ST} = 0.030 \pm 0.008$  y  $R_{ST} = 0.055 \pm 0.044$ ), con manejo forestal ( $F_{ST} = 0.019 \pm 0.007$  y  $R_{ST} = 0.158 \pm 0.135$ ) y el promedio total de todos los sitios ( $F_{ST} = 0.025 \pm 0.047$  y  $R_{ST} = 0.157 \pm 0.135$ ). Por otra parte, la diferencia entre la composición genética y el complemento de cada sitio examinado mostró que los niveles de diferenciación genética reflejados por los valores de  $D_j$  y de  $\delta$  fue mayor a nivel de sitios de manejo forestal (Fig. 2). En este análisis se encontró que las poblaciones R y M fueron las que presentaron la mayor diferenciación genética a nivel de uso local y manejo forestal y, de manera general, fueron las poblaciones ubicadas en los extremos sur (R) y norte (CP) las que mostraron la mayor diferenciación con el resto de los sitios analizados (Fig. 2). El valor de diferenciación ( $\delta$ ) promedio para los sitios de uso local, manejo forestal y promedio total fue de 0.329, 0.363 y 0.354, respectivamente, lo que significa que los sitios analizados comparten, debido al flujo génico, más de 60% de sus variantes alélicas.

El flujo génico ( $N_e m$ ) obtenido con el índice de diferenciación  $F_{ST}$  entre las poblaciones de manejo forestal

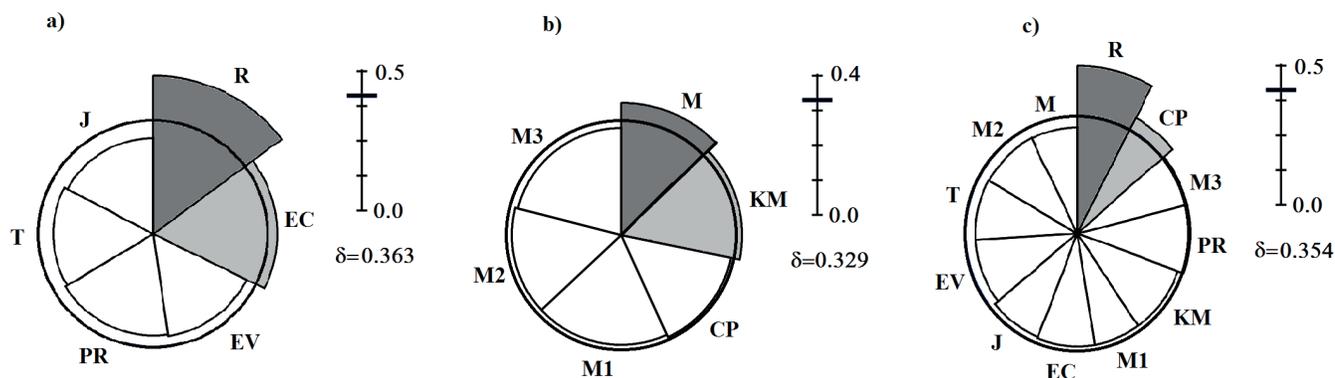


Figura 2. Representación de diferenciación genética a nivel de acervo génico ( $D_j$  y  $\delta$ ) en los sitios bajo aprovechamiento de uso local: (a), manejo forestal (b) y total (c).

El radio de cada porción es proporcional a los niveles de diferenciación de los sitios analizados ( $D_j$ ). El radio del círculo es proporcional al promedio de diferenciación  $\delta$ . Porciones con diferente color representan la contribución del sitio a la diferenciación total. Ver la figura 1 para la descripción de los sitios.

( $N_e m = 9.2$ ) resultó ser más elevado que para las poblaciones sometidas a uso local ( $N_e m = 5.4$ ) y al promedio obtenido de las 12 poblaciones ( $N_e m = 6.7$ ). No obstante, el número de migrantes por generación ( $N_e m$ ) proveniente del índice  $R_{ST}$  fue similar entre los sitios y población total (1.918, 1.910 y 1.917, respectivamente).

El análisis de coordenadas principales (PCoA) expresó 80% de la varianza acumulada, donde el primer componente explicó 35.67% de la variación total, en tanto que el segundo y tercer componente explicaron 23.94% y 19.95%, respectivamente. Este análisis mostró tendencias de agrupar individuos del mismo sitio de muestreo y un agrupamiento predominante de los individuos procedentes de poblaciones bajo manejo forestal en los cuadrantes superior e inferior izquierdo (Fig. 3). Los individuos de poblaciones bajo aprovechamiento de uso local se ubicaron en todos los ejes, con excepción de EC y R que predominaron en el cuadrante inferior izquierdo y derecho, respectivamente.

Las diferencias de las frecuencias alélicas entre poblaciones a través del método bayesiano mostró únicamente la presencia de un *locus* 8 (*ssr*QpZAG15, 13%) bajo selección direccional o selección natural purificadora con una significancia inferior a 95% ( $\alpha = 0.006$ ,  $p > 0.066$ ) y un valor promedio de  $F_{ST} = 0.07$ . Finalmente, el análisis de correspondencia canónica (ACC) realizado con los genotipos de los individuos de cada sitio indicó que la mayor parte del peso se da en el primer eje (54.6%) y en conjunto con el segundo eje se tiene 74.3% de la inercia. Estos valores indican que el análisis dimensional es un buen predictor de las relaciones entre condiciones ambientales, alelos y sitios. El ACC indicó que los alelos encontrados en *locus* específicos muestran asociaciones positivas y negativas significativas con variables climáticas y con la altitud (Fig. 4). Por ejemplo, temperatura máxima promedio (C3) y la precipitación mínima (C7) influyen de manera significativa en la presencia de alelos del *locus* SS110 de los sitios La Resinera y Ecoturixtlán.

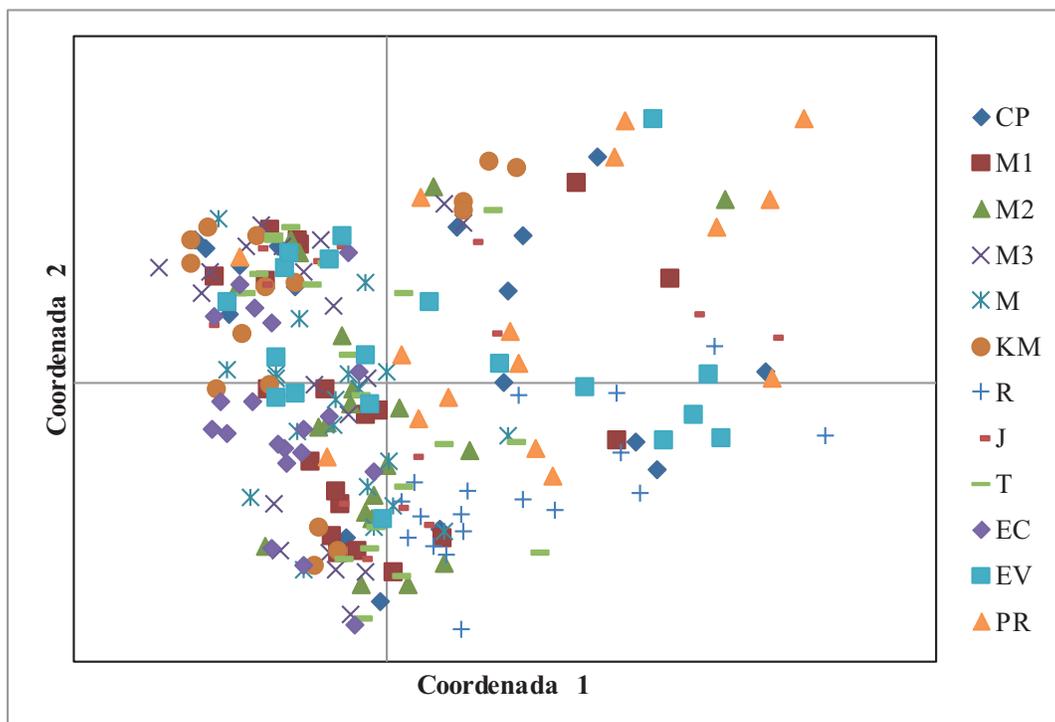


FIGURA 3. Análisis de coordenadas principales utilizando las distancias genéticas de los individuos de *Quercus crassifolia*.

Ver la figura 1 para la descripción de los sitios.

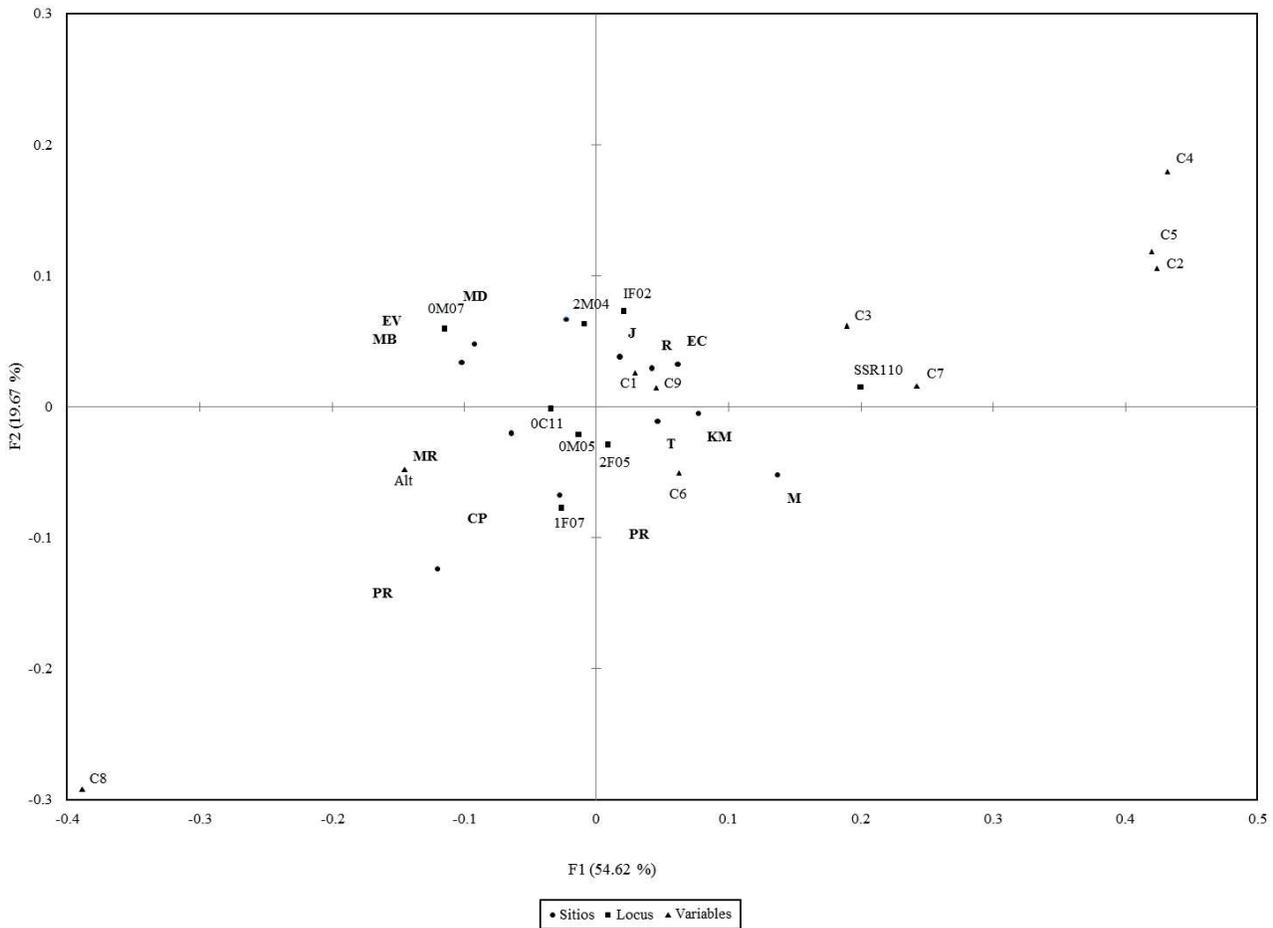


FIGURA 4. Análisis de correspondencia canónica para *Quercus crassifolia* en la Sierra Juárez y su asociación con variables ambientales sobre la presencia/ausencia de alelos por sitios.

La distancia al centro de la variable describe la importancia relativa de cada variable analizada y el punto de ubicación indica la correlación entre variable. Ver figura 1 para la descripción de los sitios.

## DISCUSIÓN

La diversidad alélica total observada a través de los marcadores utilizados en general en las poblaciones de *Q. crassifolia* fue alta comparada con estudios de encinos que han estado sujetos a manejo forestal como *Q. petraea* ( $N_o = 54$ ;  $H_e = 0.86$ ) (Dostálek, Frantik y Lukášová, 2011), o especies bajo manejo silvicultural actual, como *Q. rubra* en zonas manejadas ( $N_o = 31$ ;  $H_e = 0.797$ ) y no manejadas ( $N_o = 29$ ;  $H_e = 0.75$ ) de Estados Unidos (Lien-Riehl y Galling, 2014). Los resultados encontrados en poblaciones de sitios manejadas de *Q. crassifolia* y con uso local, fueron altos; sin embargo, se debe considerar estos valores

con precaución pues no existe un marco de comparación amplio de este tipo de estudios.

Los resultados encontrados mostraron que el impacto en la diversidad genética de la especie en Sierra Juárez durante la segunda mitad del siglo XX y los primeros años del siglo XXI, debido a las actividades forestales no declinó a grado de la diversidad genética a *Q. crassifolia* a pesar de la constante extracción en las parcelas donde se maneja el pino y su uso para carbón y leña local. En este contexto, los disturbios antrópicos de los últimos 60 años no han sido suficientes para mermar la diversidad genética de esta especie, que ha logrado mantener niveles modera-

dos a altos de diversidad genética en sus poblaciones. Esto concuerda con lo que sugieren Dvorak *et al.* (2009) y Alfonso-Corrado *et al.* (2014) respecto a que la degradación genética ocurre a lo largo de varias décadas, a diferencia de la degradación ecológica, que es inmediata ante la extracción de individuos y/o fragmentación del hábitat.

Por lo anterior, la resiliencia y el mantenimiento de la diversidad genética a través del tiempo tanto en sitios sometidos a manejo forestal como en sitios con uso local de este encino, puede ser explicada en parte por la historia de vida común al género. Entre las características que podrían amortiguar la pérdida de diversidad genética están: 1) vida muy larga (Alfonso-Corrado, Clark-Tapia y Mendoza, 2007), 2) abundancia de individuos en las poblaciones, 3) sistema de polinización por viento y autoincompatibilidad en el sistema reproductor (Fernández-M. y Sork, 2007) y 4) regeneración vía sexual y propagación vegetativa (Alfonso-Corrado *et al.*, 2004; Fernández-M y Sork, 2007). La propagación sexual ha permitido que la especie colonice claros, en la región aportando nuevos reclutas y diversidad genética a las poblaciones (vía semilla), mientras que la propagación vegetativa ha permitido que, al ser aprovechados los individuos adultos, rebroten y con esto, el genotipo puede ser retenido en la población. Esta situación es frecuente en sitios con aprovechamiento local, donde los individuos son retenidos y se permite su rebrote para futuro aprovechamiento, sin embargo en sitios con manejo forestal no todos los individuos son retenidos, ya que se prioriza a las especies comerciales del género *Pinus* con prácticas de raleo o aclareo continuo de encino y donde solamente los individuos con mayor capacidad de rebrote persisten. Ambas estrategias pueden tener implicaciones genéticas a futuro.

Un efecto negativo de estas prácticas puede expresarse en el número de alelos, debido a que poblaciones sujetas a procesos de extracción de individuos sufren una disminución en la cantidad de alelos (Alfonso-Corrado *et al.*, 2014). De manera natural, en poblaciones de reciente colonización, se espera que el número de alelos disminuya debido a un efecto fundador, cuello de botella o deriva genética posterior a la colonización (Charlesworth *et al.*,

1997). A pesar que las poblaciones analizadas de *Q. crassifolia* no muestran en las frecuencias alélicas evidencia de deriva génica, La Resinera (72) y KM121 (74) serían consideradas poblaciones de reciente colonización al mostrar menor cantidad de alelos (Rosas-Osorio *et al.*, 2010). Ambas poblaciones tienen una larga historia de aprovechamiento, ya sea por uso local o manejo forestal, donde solamente los individuos con mayor capacidad de rebrote regeneran sus poblaciones. En este estudio se sugiere que el efecto fundador o cuello de botella inducido por el aprovechamiento puede ser responsable de la menor variación genética en estas poblaciones. Aun cuando, Zheng *et al.* (2005) sugieren que en poblaciones sometidas a una extracción constante de individuos se genera una leve pérdida alélica en las poblaciones de *Quercus tiaoloshanica*, es necesario continuar investigando los efectos de la capacidad de permanencia de los genotipos vía rebrote, así como el efecto continuo de la corta de los individuos en su reproducción sexual.

Un segundo efecto derivado del aprovechamiento puede presentarse en la diferenciación genética entre poblaciones. No obstante que las poblaciones de *Q. crassifolia* muestran un moderado flujo génico y baja diferenciación genética, además de una ausencia de deficiencia de homocigotos y de endogamia, efecto de diversos factores entre los que se destacan: 1) un tamaño efectivo grande de la población (Craft y Ashley, 2007), 2) un sistema de entrecruzamiento autoincompatible (Grivet, Sork, Wesfal y Davis, 2008), 3) flujo de genes entre las poblaciones debido a la polinización por viento en el género *Quercus* (Lien-Riehl y Galling, 2014) y 4) que las poblaciones están cercanas entre si geográficamente. Los resultados indican que las poblaciones manejadas muestran una tendencia a agruparse y la población R, bajo uso local histórico, mostró una tendencia a diferenciarse. Las barreras geográficas son comunes en la región, sin embargo la distancia geográfica es muy corta entre poblaciones para evitar el flujo génico. Se sugiere que el aprovechamiento, aclareo o extracción de individuos de manera continua, además de favorecer a individuos con capacidad de rebrote, impiden que los árboles alcancen una edad reproductiva y no pre-



senten intercambio genético alto vía polen. Independientemente de la incertidumbre que aún queda de los valores de diversidad y diferenciación obtenidos en este estudio, estos constituyen un acercamiento a la genética de la especie. Futuros estudios que involucren la modelación del movimiento del polen por viento y barreras geográficas, como el modelo desarrollado por Grivet *et al.* (2008) o análisis de estructura por métodos de asignación bayesianos para observar la distribución de los grupos genéticos a través del tiempo (Foll *et al.*, 2008) podrían brindar un escenario de los procesos evolutivos vinculados con el aprovechamiento en esta región.

Por otra parte, diversos estudios en encinos asocian la existencias de genotipos adaptados localmente a variables climáticas, topográficas y/o edáficas (Rubio de Casas *et al.*, 2009; Sork *et al.*, 2010). A pesar de que los marcadores neutrales - como los microsatélites - no pueden utilizarse para analizar las interacciones entre factores ambientales y genéticos que determinan la adaptación, la acumulación de pequeños efectos a través de *loci* ligados puede ser detectada en el genotipo total, debido a la selección, el flujo génico o la deriva génica. Lo anterior permite estimar las diferencias genéticas entre poblaciones asociadas a efectos climáticos (Sork *et al.*, 2010). En este estudio, no se encontró evidencia de genotipos adaptados a nivel local, sin embargo a nivel regional los resultados sugieren la presencia de alelos encontrados en *locus* específicos asociados a variables climáticas (temperatura y precipitación) y de altitud. Esto concuerda con lo registrado por Rubio de Casas *et al.* (2009), para *Q. coccifera* L., quienes encontraron fenotipos y genotipos adaptados a diversos tipos de suelo y factores climáticos a lo largo de toda su superficie de distribución en España. El mismo fenómeno fue encontrado por Sork *et al.* (2010) para variables climáticas en *Q. lobata*. En el presente estudio, la presencia de genotipos regionales puede estar asociada al moderado flujo génico encontrado a nivel regional y a la ausencia significativa de selección direccional. Autores como Alfonso-Corrado *et al.* (2004) y Foll *et al.* (2008) sugieren que uno o pocos migrantes aportan el nivel suficiente de diversidad genética, lo cual puede originar una

baja diferenciación genética entre poblaciones y la ausencia de *locus* bajo selección direccional. Este análisis preliminar, abre las puertas a nuevas interrogantes, particularmente la asociación de genes relacionados con funciones biológicas importantes ante el cambio climático (*e.g.* Seifert, Vornam y Finkeldey, 2012), esenciales para analizar y localizar genes que están bajo selección y que conducen a la adaptación de genotipos locales no solo ante el cambio climático, sino también a factores bióticos.

## CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio muestran que las poblaciones de *Q. crassifolia* de uso local y forestal son genéticamente viables y que no se encuentran amenazadas en el presente, por lo menos desde una perspectiva genética. Se sugiere que las poblaciones presentan una resiliencia genética moderada como consecuencia de las estrategias de historia de vida, principalmente en los procesos de regeneración de la especie (plántulas y vía rebrote). A pesar de esto, en la población la Resinera se puede observar un efecto a nivel genético con respecto al resto de los sitios analizados (*e.g.* menor variación genética, pérdida de alelos, y mayor diferenciación), así como un agrupamiento genético entre poblaciones manejadas, que puede incrementarse si se continúan las prácticas de aprovechamiento como se realizan en la actualidad. Por lo anterior, a partir de este estudio, se sugiere que en las prácticas de corta y aclareos de encino, se retengan individuos de diámetros grandes y medianos, con el fin de tener diferentes cohortes procedentes de distintos individuos y con ello fomentar la reproducción vía sexual que enriquecerá la diversidad genética e intercambio genético entre las poblaciones. En áreas de manejo forestal se recomienda, además, disminuir el tamaño de las matarrasas o, en su caso, dejar franjas intermedias de vegetación que retengan otras especies, entre ellas encinos, que impulsen un manejo forestal sustentable con la biodiversidad.

## RECONOCIMIENTOS

Al Conacyt por el financiamiento a través del fondo-SEP-Conacyt proyecto número 180790, como a las autorida-

des de Ixtlán de Juárez y Santiago Comaltepec por la ayuda brindada para el trabajo de campo. Finalmente, se agradece a la Dra. Susana Valencia Ávalos por la identificación de la especie.

## REFERENCIAS

- Aldrich, R. P., Micher, C. H., Sun, W. y Romero-Severson, T. (2002). Microsatellite marker for northern red oak (Fagaceae: *Quercus rubra*). *Molecular Ecology Notes*, 2(4), 472-474. doi: 10.1046/j.1471-8286.2002.00282.x
- Alfonso-Corrado, C., Clark-Tapia, R. y Mendoza, A. (2007). Demography and management of two clonal oaks: *Quercus eduardii* and *Q. potosina* (Fagaceae) in Central Mexico. *Forest Ecology and Management*, 251(3), 129-141. doi: 10.1016/j.foreco.2006.4.004
- Alfonso-Corrado, C., Clark-Tapia, R., Monsalvo-Reyes, A., Rosas-Osorio, C., González-Adame, G., Naranjo-Luna, F., Venegas-Barrera, C. S. y Campos, J. E. (2014). Ecological-genetic studies and conservation of endemic *Quercus sideroxyla* (Trel.) in central Mexico. *Natural Resources*, 5(9), 442-453. doi:10.4236/nr.2014.5904
- Alfonso-Corrado, C., Esteban-Jiménez, R., Clark-Tapia, R., Piñero, D., Campos, J. E. y Mendoza, A. (2004). Clonal and genetic structure of two Mexican oaks: *Quercus eduardii* and *Q. potosina* (Fagaceae). *Evolutionary Ecology*, 18(5), 585-599. doi: 10.1007/s10682-004-5145-5
- Balloux, F. y Lugon-Moulin, N. (2002). The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 11(2), 155-165. doi: 10.1046/j.0962-1083.2001.01436x
- Cavenders-Bares, J., González-Rodríguez, A., Deaton, D. A. R., Hipp, A. A. L., Beulke, A. y Manos, P. S. (2015). Phylogeny and biogeography of the American live oaks (*Quercus* subsection *Virentes*): a genomic and population genetic approach. *Molecular Ecology*, 24(14), 3668-3687. doi:10.1111/mec.13269
- Challenger, A. (1998). *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro.* (1a ed.). México, D.F.: CONABIO-UNAM-SIERRA MADRE.
- Charlesworth, B., Nordborg, M. y Charlesworth, D. (1997). The effects of local selection, balanced polymorphism and background selection on equilibrium patterns of genetic diversity on subdivided population. *Genetic Research Cambridge*, 70 (2), 155-174.
- Craft, K. J. y Ashley, M. V. (2007). Landscape genetic structure of Bur Oak (*Quercus macrocarpa*) Savannas in Illinois. *Forest Ecology and Management*, 239(1-3), 13-20. doi: 10.1016/j.foreco.2006.11.005
- Crow, J. F. y Aoki, K. (1984). Group Selection for a Polygenic Behavioural Trait: estimating the Degree of Population Subdivision. *Proceeding of National Academic of Science USA*, 81(19), 6073-6077.
- Dostálek, J., Frantik, T. y Lukášová, M. (2011). Genetic differences within natural and planted stands of *Quercus petraea*. *Central European Journal of Biology*, 6(4), 597-605. doi:10.2478/s11535-011-0034-8
- Dvorak, W. S., Potter, K. M., Hipkins, V. D. y Hodge, G. R. (2009). Genetic diversity and gene exchange in *Pinus oocarpa*, a Mesoamerican pine with resistance to Pitch canker fungus (*Fusarium circinatum*). *International Journal of Plant Sciences*, 170(5), 609-626. doi: 10.1086/597780
- Excoffier, L., Laval, G. y Schneider, S. (2005). Arlequin version 3.5.1: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1, 47-50.
- Fahmy, T. (2014). XLSTAT (versión 3.02) [Software de cómputo]. EUA: Addinsoft.
- Fernández-M., F. y Sork, V. (2007). Genetic variation in fragmented forest stands of the Andean Oak *Quercus humboldtii* Bonpl. (Fagaceae). *Biotropica*, 39(1), 72-78. doi:10.1111/j1744-7429.2006.00217.x
- Flores-Velázquez, R., Fuentes-López, M. E., Quintanar-Olguín, J. y Tamarit-Urías, J. C. (2011). Maquinado de cuatro especies maderables de encino de la Sierra Juárez, Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 16(4), 22-33.
- Foll, M., Baumont, M. A. y Gaggiotti, O. (2008). An approximate Bayesian computation approach to overcome biases that arise when using amplified fragment length polymor-



- phism markers to study population structure. *Genetics*, 179(6), 927-939. doi: 10.1534/genetics.107.084541
- Foll, M. (2012). BayeScan v2.0 User Manual. [http://www.http://cmpg.unibe.ch/software/BayeScan/files/BayeScan2.0\\_manual.pdf](http://www.http://cmpg.unibe.ch/software/BayeScan/files/BayeScan2.0_manual.pdf)
- Gregorius, H. R. (1984). A unique genetic distance. *Biometrical Journal*, 26(1), 13-18. doi: 10.1002/bimj.4710260103
- Gregorius, H. R. y Roberds, J. H. (1986). Measurement of genetically differentiation among subpopulations. *Theoretical and Applied Genetics*, 71(6), 826-834. doi:10.1007/BF00276425
- Grivet, D., Sork, V. L., Westfal, R. D. y Davis, F. W. (2008). Conserving the evolutionary potential of California Valley Oak (*Quercus lobata* Neé): a multivariate genetic approach to conservation planning. *Molecular Ecology*, 17(1), 139-156. doi:10.1111. /j1365-294x.2007.03498.x
- Gillet, E. M. (2010). GSED version 3.0 Genetic structure from electrophoresis data. User's Manual. <http://www.uni-goettingen.de/de/95607.html>
- Hedrick, P. W. (2011). *Genetics of Populations*. (4a ed.). Massachusetts: Jones y Bartlett Publisher.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. E. y Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965-1978. doi: 10.1002/joc.1276
- Lind-Riehl, L. y Gailing, O. (2014). Fine-scale spatial genetic structure of two red oak species, *Quercus rubra* and *Quercus ellipsoidalis*. *Plant Systematics and Evolution*, 3(6), 1-12. doi: 10.1007/s00606-014-1173-y
- Luna-José, A., Montalvo-Espinosa, L. y Rendón-Aguilar, B. (2003). Los usos no leñosos de los encinos de México. *Revista de la Sociedad Botánica de México*, 72, 107-117.
- Mora-Jarvio, M. A. (2006). *Patrones morfológicos foliares de Quercus crassifolia (Fagaceae) a través de México*. Tesis de licenciatura no publicada. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, D.F., México.
- Murillo-García, A. (2009). *El Manejo Forestal y sus implicaciones en la cubierta vegetal y en la estructura demográfica de especies comerciales: reserva de la biosfera de la mariposa monarca*. Tesis de licenciatura no publicada. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, D.F., México.
- Peakall, R. y Smouse, P. E. (2012). GenAlEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics*, 28(1), 2537-2539. doi: 10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x
- Pingarróni Martín del Campo, A. A. (2011). *Variabilidad y estructura genética poblacional de Quercus mulleri (Fagaceae) encino endémico de la Sierra Sur*. Tesis de Licenciatura no publicada. Universidad Nacional Autónoma de México, Tlanepantla, Estado de México, México.
- Rosas-Osorio, J. C., Alfonso-Corrado, C., Monsalvo-Reyes, A., Clark-Tapia, R., Lira-Saade, R. y Campos, E. L. (2010). The genetic variability of *Quercus grisea* Liebm. in the Sierra Fría de Aguascalientes, México. *International Oak Journal*, 21, 64-72.
- Rubio de Casas, R., Vargas, P., Pérez-Corona, E., Cano E., Manrique, E., García-Verdugo, C. y Balaguer, L. (2009). Variation in sclerophylly among Iberian populations of *Quercus coccifera* L. is associated with genetic differentiation across contrasting environments. *Plant Biology*, 11(3) 464-472. doi: 10.1111/j1438.8677.2008.00128x
- Sánchez-García, G. (2011). *Efecto del manejo forestal en la estructura y variación genética de Pinus patula Schiede ex Schltdl. & Cham., en la Sierra Juárez, Oaxaca*. Tesis de Licenciatura no publicada. Universidad de la Sierra Juárez, Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México.
- Sastre-Merino, S. (2008). *Análisis de la gestión forestal comunitaria y sus implicaciones comunitarias y sus implicaciones sociales en Ixtlán de Juárez, Oaxaca (México)*. Tesis de Licenciatura no publicada. Universidad Politécnica de Madrid, Madrid, España.
- Seifert, S., Vornam, B. y Finkeldey, R. (2012). DNA sequence variation and development of SNP markers in beech (*Fagus sylvatica* L.). *European Journal of Forest Research*, 131 (6), 1761-1770. doi:10.1007/s10342.012.0630.19
- Sork, V., Davis L. F. W., Westfall, R., Flint, A., Ikegami, M., Wang, H. y Grivet, D. (2010). Gene movement and genetic association with regional climate gradients in California Valley Oak (*Quercus lobata* Née) in the face of climate

- change. *Molecular Ecology*, 19 (17), 3806-3823. doi: 10.1111/j1365-294x.2010.04726.x
- Slatkin, M. (1995). A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics*, 139(1), 457-462.
- Steinkellner, H., Fluch, S., Turetschek, E., Lexer, C., Steriff, R., Kremer, A., Burg, K. y Glössl, J. (1997). Identification and characterization of (GA/CT)<sub>n</sub> microsatellite *loci* from *Quercus petraea*. *Plant Molecular Biology*, 33(6), 1093-1096. doi: 10.1023/A:1005736722794
- Valencia-Ávalos, S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Revista de la Sociedad Botánica de México*, 75, 33-53.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P. M. y Shipley, P. (2004). MICROI-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology*, 4(3), 535-538. doi:10.1111/j1471-8286.2004.00684.x
- Zar, J. H. (1984). *Biostatistical Analysis*. (2a ed.). Estados Unidos: Prentice Hall.
- Zheng, J. Z., Shu-Qing, A. N., Chen, L., Leng, X., Zhong-Sheng, W. y Xiang, H. (2005). Effects of logging on the genetic diversity of *Quercus tiaoloshanica* Chun et Ko in a tropical montane forest of Hainan Island, Southern China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 47(10), 1184-1192. doi: 10.1111/j1744-7909.2005.00143x
- Wehenkel, C. y Saenz-Romero, C. (2012). Estimating genetic erosion using the example of *Picea chihuahuana* Martínez. *Tree Genetics & Genomes*, 8(5), 1085-1094. doi: 10.007/s11295-012-0488-5
- Wehenkel, C., Mariscal-Lucero, S. R., Jaramillo-Correa, J. P., López-Sánchez, C. A., Vargas-Hernández, J. J. y Sáenz-Romero, C. (2016). Genetic diversity and conservation of Mexican forest trees. En: Springer International Publishing. *Biodiversity and Conservation of Woody Plants*. En prensa.
- Wright, S. (1951). The Genetical Structure of Populations. *Annals Eugenetic*, 15, 323-354.

Manuscrito recibido el 14 de julio de 2016.

Aceptado el 9 de marzo de 2017.

Este documento se debe citar como:

Gorgonio-Ramírez, M., Clark Tapia, R., Campos, J.E., Monsalvo Reyes, A. y Alfonso Corrado, C. (2017). Diversidad y estructura genética de *Quercus crassifolia* en sitios de manejo forestal y uso local en Sierra Juárez, Oaxaca. *Madera y Bosques*, 23(2), 85-98. doi: 10.21829/myb.2017.2321122