

Consejo Nacional de Áreas Protegidas

Guatemala y su Biodiversidad

Un enfoque histórico, cultural, biológico y económico



Guatemala, agosto 2008/Documento Técnico 67 (06-2008)

La biodiversidad agrícola y forestal de Guatemala: un acercamiento a su conocimiento bioquímico y molecular y sus implicaciones en conservación



César Azurdia*

RESUMEN

Guatemala es un país megadiverso; por esta razón, la biodiversidad debe conservarse adecuadamente para aprovechar esta ventaja comparativa.

Los métodos de conservación establecidos en Guatemala hacen énfasis, principalmente, en ecosistemas y poblaciones. Sin embargo, se reconoce que es de suma importancia conservar la diversidad a nivel genético. Los marcadores bioquímicos y moleculares son herramientas modernas que ayudan al conocimiento de la diversidad en este nivel.

Estrategias adecuadas de conservación de la biodiversidad (*in situ* o *ex situ*) dependen de la disponibilidad de información relacionada con localización, distribución y tipo de diversidad genética.

El uso de marcadores bioquímicos y moleculares, conjuntamente con datos de tipo morfológico y georeferenciados, proveen información confiable para estimar la cantidad de diversidad genética, estructura de la diversidad en muestras y poblaciones, tasas de divergencia genética entre poblaciones y distribución de diversidad genética en poblaciones presentes en diferentes localidades.

En el presente capítulo se hace una revisión del conocimiento molecular de algunas especies vegetales nativas de Guatemala, con importancia económica local y mundial, y se enfatiza en aspectos como riqueza comparativa, centros de origen y diversidad, genética de poblaciones, presencia de genes útiles, entre otros.

También se formula una discusión general en torno a las implicaciones de esta información con el objeto de orientar los métodos de conservación *in situ* y *ex situ* y su complementariedad.

Palabras clave: *Biodiversidad, conservación in situ y ex situ, marcadores bioquímicos y moleculares.*

SUMMARY

Guatemala is a megadiverse country; consequently, biodiversity should be properly preserved to take advantage of this comparative benefit.

Conservation methods established in Guatemala make primary emphasis on ecosystems and populations. However, it is of great importance to preserve diversity at genes level. Biochemical and molecular markers are modern tools that help to learn about diversity at this level.

Proper strategies for biodiversity preservation (*in situ* or *ex situ*) depend on availability of information related to location, distribution and kind of genetic diversity.

The use of biochemical and molecular markers, along with morphological and georeferenced data provide truthful information to estimate the amount of genetic diversity, diversity structure in samples and populations, rates of genetic divergence among populations, and distribution of genetic diversity in populations present in different locations.

* Consultor independiente.

This chapter reviews the molecular knowledge of some native vegetable species of Guatemala with local and global economical importance, emphasizing aspects as comparative richness, centers of origin and diversity, populations genetic, presence of useful genes, among others.

There is a general discussion about the implications of this information to guide *in situ* and *ex situ* conservation methods and their complementarity.

Key words: *Biodiversity, in situ and ex situ conservation, biochemical and molecular markers.*

ULAJUJ UQ'AT WUJ

JALAJUJ UWACH K'ASLEMALIL TIKO'NIJEM RACHI'L K'ACHE'LAJ RECH PAXIL KAYALA': RETA'MAXIK UWACH KAXLAN MES XUQUJE' K'UXJASTAQ RACHI'L UK'EYEWAL ULOQ'OQ'EXIK RI JALAJUJ UWACH K'ASLEMALIL.

CH'UTI'SANEM

Ri amaq' Paxil Kayala' nim uwach ri jalajoj k'aslemalil, rajawaxik kaya' uq'ij uloq'oq'exik,

ukojixik rononej tiko'm k'o chuwachulew, rech kato'b'an che ukojik uwach pa junamilal.

Ri ub'e'al chak che uloq'oq'exik jalajoj uwach k'aslemalil pa (in situ rachi'l ex situ) ri reta'maxik ukojik-ub'anik b'ixkil are kaya'w ub'e utarne'xik jas taq k'o wi rulewal ri jalajoj uwach k'aslemalil ija'.

Ri ukojik taq k'ak' ub'e'al chak chech k'axlan mes, rachi'l taq k'uxjastaq kuya' ub'e utarne'xik uk'exenik uwach ija' xuquje' kuya' ub'e uchakuxik uwach janipa' jalajoj uwach k'aslemalil ija' k'o chuwach ulew, ja taq e k'iyinaq wi uloq.

Wa jun no'jwuj xusolij uwach ri no'jib'alil chirij uk'uxjastaq kech ronojel ajwaralik q'ayes-ichaj rech Paxil Kayala' jas kuya wi q'inomalil che komom xuquje' che chaqap taq amaq', xq'alajisax ub'ixik ujunamilal q'inomal chike jas poq'inaq wi, janipa' uwach kik'aslemalil, ucholaj ri utzilaj ija'.

Xsolik uwach ronojel b'ixkil b'anom puwi suk'majinem ub'e ronojel chak che uloq'oq'exik uwach ri jalajoj k'aslemalil e k'o (in situ xuquje' ex situ) rachi'l utz'aqatil.

UCHOLAJ TZIJ: *jalajoj uwach k'aslemalil, uloq'oq'exik uk'ux ija'-tiko'nijem, Ub'e'al chak puwi kaxlan mes rachi'l k'uxjastaq chuwachulew.*

1. INTRODUCCIÓN

El Convenio sobre la Diversidad Biológica, del cual Guatemala es signatario, señala la necesidad de conservar la biodiversidad en tres niveles: ecosistemas, poblaciones y genes. El Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas se enfoca principalmente en el primer nivel, aunque debe admitirse que, a consecuencia de ello, también incluye, en alguna medida, parte de los restantes niveles. Esto porque la conservación de la biodiversidad debe ser complementada con las diferentes modalidades de conservación *ex situ*, que se centran en el nivel de población y variación a nivel de genes. La conservación de la variación intraespecífica se ha tomado como elemento prioritario en relación con el mantenimiento del potencial evolutivo de las especies (Newton *et al.*, 1999). En este sentido, el uso de marcadores bioquímicos y moleculares es la técnica mediante la cual se puede detectar la variación como resultado de diferencias, ya sea en la secuencia de un segmento o en genes específicos, o bien en elementos modificadores. Debido a su naturaleza, la caracterización molecular ofrece mayores ventajas para determinar diversidad (genotipos y genes) en comparación con los métodos tradicionales, ya que éstos revelan diferencias a nivel de ADN y no son afectados por efectos ambientales.

Guatemala es reconocido como un país megadiverso (CONAP, 2006), por tal razón es necesario desarrollar políticas tendientes a conservar y utilizar de manera sostenible dicha diversidad, mediante el empleo de metodologías modernas que orienten las decisiones para alcanzar este objetivo. Es comprensible que el uso de marcadores moleculares sea una tecnología moderna que no ha alcanzado en el país su máximo desarrollo; sin embargo, existe información generada por otras instituciones de investigación de países con mayor desarrollo tecnológico en el tema, así como trabajos pioneros formula-

dos por investigadores de centros nacionales de investigación.

Por lo tanto, la escasa información que se ha generado debe discutirse y analizarse para así presentar propuestas que incidan en las decisiones que adopten las instituciones nacionales encargadas de la conservación de la biodiversidad. También es necesario porque ello propiciará que las unidades de investigación definan el tema como algo prioritario y diseñen metodologías de conservación sustentadas científicamente.

El presente capítulo muestra la revisión del conocimiento bioquímico y molecular de algunas especies vegetales nativas de Guatemala y de importancia económica para el país. Se realiza un análisis comparativo que evidencia la condición de Guatemala como un país megadiverso, así como otros datos relacionados con la distribución de diversidad, centros de origen y diversidad, presencia de genes útiles y elementos de genética de poblaciones, entre otros. En su conjunto, estos datos pueden utilizarse para orientar científicamente el uso y conservación de la biodiversidad. Finalmente, se realiza una reflexión acerca de las implicaciones de la información genética presentada, con el objetivo de orientar la conservación de la biodiversidad en Guatemala, tanto *in situ* como *ex situ*.

2. ALGUNOS EJEMPLOS DE DIVERSIDAD DE FLORA ÚTIL

2.1. Agrobiodiversidad

2.1.1. Chile (*Capsicum spp.*)

Existen cinco especies de chile cultivadas: *Capsicum annum*, *C. frutescens*, *C. chinense*, *C. pubescens* y *C. baccatum*. En Guatemala se cultivan las cuatro primeras especies anotadas; sin embargo, se considera que solamente *C. annum* y *C. frutescens* son nativas del país, mientras que *C. chinense* y

C. pubescens fueron introducidas en tiempos prehispánicos desde su centro de origen, situado en América del Sur.

En este sentido, la gran diversidad presente en Guatemala corresponde principalmente a variedades nativas pertenecientes a *C. annuum*. Además, en el país existen cinco especies silvestres: *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*, *C. ciliatum*, *C. frutescens*, *C. lanceolatum* y *C. rhomboideum*.

La más común es la conocida como “chiltepe” (*C. annuum* var. *glabriusculum*), que se distribuye en todas las partes cálidas del país y alcanza alturas hasta de 1,800 msnm. Se considera como el ancestro directo de todos los materiales de chile domesticado pertenecientes a *C. annuum* se encuentra en forma de maleza, que crece a la orilla de caminos, bosques y algunas veces en huertos familiares donde, dada su alta demanda, llegó a cultivarse.

Estudios conducidos por Votava, Nabhan y Bosland (2002) acerca de poblaciones de chiltepe (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) (Figura 1) provenientes de la distribución periférica y del centro de origen de dicha especie mostraron ser diferentes. Específicamente, las poblaciones de Guatemala se parecen tan sólo en un 25% a las que provienen del norte de México y de Arizona, Estados Unidos. Se reporta que las accesiones guatemaltecas presentan secuencias únicas, con base en estudios que utilizaron marcadores moleculares RAPDs (ADN Polimórfico Amplificado al Azar).

La diversidad molecular de las poblaciones de chiltepe de Guatemala es notoria. Guzmán *et al.* (2005) reportan la existencia de cuatro grupos de accesiones, dos de ellos asociados con materiales genéticos cultivados de la misma especie y los otros dos asociados inclusive con otras especies de *Capsicum*: *C. chinense* y *C. frutescens*. Se verificó

también que los huertos familiares de Alta Verapaz son un reservorio importante en la conservación *in situ* de germoplasma de chile, ya que la diversidad identificada con marcadores AFLP (Polimorfismo en la Longitud de los Fragmentos Amplificados) fue similar a la presente en la colección nacional de semillas (conservación *ex situ*).



Figura 1. *Capsicum annuum* var. *glabriusculum*
Crédito: Ayala, H.

Al hacer el estudio cromosómico, los cruces de dos líneas de *C. frutescens* de origen guatemalteco (Figura 2) revelaron la presencia de translocaciones recíprocas únicas (Yamoah, 1975). Además, al estudiar la diversidad genética utilizando isoenzimas, se observó que accesiones de Perú, Bolivia y Brasil están estrechamente relacionadas, ya que muestran distribución isoenzimática e índice de polimorfismo similares.

Las poblaciones mexicanas estudiadas reportaron ser más cercanas a las accesiones de los países mencionados, mientras que las de Guatemala y Colombia se diferencian considerablemente de éstas (Yamoah, 1975).



Figura 2. *Capsicum frutescens*. Crédito: Ayala, H.

2.1.2. Frijoles (*Phaseolus* ssp.)

Mesoamérica es centro de origen y diversidad del género *Phaseolus*. Guatemala posee por lo menos 12 especies, tres de ellas endémicas (*Phaseolus persistentus*, *Phaseolus macrolepis* y *Phaseolus dumosus*).

Las especies más importantes desde el punto de vista económico, y por ende las más estudiadas, son *P. vulgaris*, *P. dumosus*, *P. coccineus* y *P. lunatus*. En Guatemala éstas presentan poblaciones en estado silvestre.

Los análisis moleculares en accesiones de *Phaseolus vulgaris* silvestre de Guatemala muestran una variabilidad única. Por ejemplo, al utilizar ADN mitocondrial, Khairallah *et al.* (1992) evidenciaron que los patrones de polimorfismo detectados mediante el uso de marcadores moleculares tipo RFLPs (Polimorfismo en la Longitud de los Fragmentos de Restricción), encontrados en un material de origen mesoamericano, son muy próximos a aquellos presentes en una accesión procedente de Sacatepéquez, Guatemala. Estos resultados indican, de alguna manera, que el altiplano central de Guatemala podría ser un área específica de domesticación.

Tohme *et al.* (1996), usando AFLPs en ADN genómico, encontraron que las accesiones silvestres de origen guatemalteco (11 en total) representan un grupo de diversidad único, el cual es distinto de los materiales silvestres de origen mexicano, algo que no se había reportado con anterioridad.

Las poblaciones silvestres de *Phaseolus vulgaris* de Guatemala (Figura 3) presentan relación con la región ecológica de origen. Azurdía *et al.* (1999), mediante el uso de proteínas de almacenamiento, evidenciaron que la diversidad de faseolinas presenta un gradiente de variación que va del oeste al este del país. Dichos autores mostraron que la variabilidad molecular, utilizando marca-

dores AFLPs, distingue grupos según la región de origen.

El material genético de frijol domesticado (*P. vulgaris*) proveniente de Mesoamérica presenta tres haplotipos de ADN del cloroplasto, típicos de los materiales silvestres de frijol. De estos tres haplotipos, dos se encuentran en materiales silvestres provenientes de Guatemala y conforman el genoma de las cuatro razas de frijol cultivado presentes en Mesoamérica (Mesoamérica, Durango, Jalisco y Guatemala). El llamado haplotipo I es el único presente en la raza Guatemala y se puede encontrar en los materiales silvestres de frijol de Chiapas y en los de la parte occidental y central de Guatemala (Pickersgill, Chacón y Debouck, s.f.). Esto indica que la raza Guatemala fue domesticada acá o en Chiapas, tal como fuera sugerido previamente por Beebe *et al.* (2000).

Además, en los materiales silvestres de Mesoamérica se presentan nueve haplotipos, cuatro presentes en Guatemala y uno de ellos (el conocido como G), único y no presente en ningún material cultivado (Pickersgill, Chacón y Debouck, s.f.).



Figura 3. *Phaseolus vulgaris* silvestre. Crédito: Azurdía, C.

Phaseolus dumosus es una especie cultivada en México, Centroamérica y parte de América del Sur. Poblaciones en estado silvestre se

encuentran solamente en el altiplano central y suroccidental de Guatemala, por lo cual se considera que dicha especie fue domesticada en el país (Figura 4).

Schmit y Debouck (1991), mediante el uso de proteínas de almacenamiento en la semilla, descubrieron la existencia de 10 patrones electroforéticos en algunas accesiones silvestres de Guatemala y numerosas accesiones cultivadas provenientes del continente americano. De estos patrones, ocho corresponden a materiales genéticos mesoamericanos y a dos andinos. La mayor diversidad (seis patrones) se encontró en las formas silvestres ancestrales presentes en el centro del país.

El patrón denominado “b”, dominante en todos los materiales cultivados mesoamericanos, está presente, con alguna frecuencia, en materiales colombianos cultivados. Estos resultados indican que esta especie fue domesticada a partir de un ancestro silvestre aún presente en Guatemala. Otra evidencia que contribuye a sustentar esta teoría fue generada por Azurdia (1994a), quien mostró, mediante el uso de isoenzimas, marcadores moleculares tipo RAPDs con ADN total y RFLPs con ADN de cloroplasto, que las accesiones silvestres se agrupan perfectamente con las

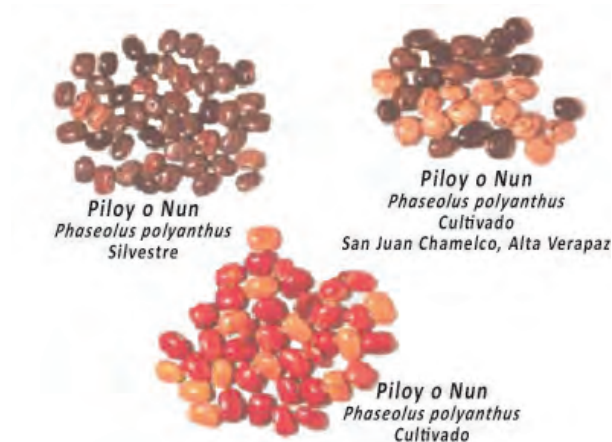


Figura 4. Diferentes estados en la evolución de *Phaseolus dumosus*. Crédito: Azurdia, C.

accesiones cultivadas originarias de Guatemala (Figura 5).

Phaseolus dumosus ha sido reconocido como resistente a la enfermedad llamada antracnosis, producida por *Colletotrichum lindemuthianum*, la cual ocasiona grandes pérdidas en el cultivo de frijol común (*P. vulgaris*). Por esta razón se utiliza *P. dumosus* como fuente de resistencia para el mejoramiento de frijol común (Mahuku *et al.*, 2002).

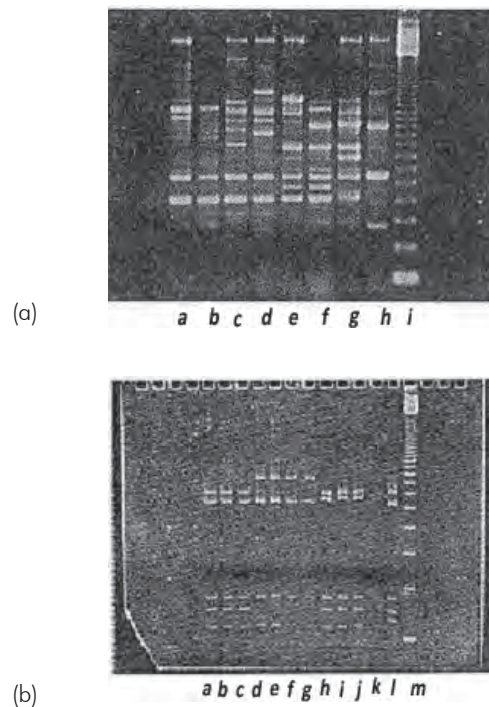


Figura 5. Diversidad genética identificada con RAPDs (a) y con RFLPs (b) en especies de *Phaseolus* de Guatemala. Crédito: Azurdia, C.

Phaseolus coccineus (Figura 6) es nativo de Mesoamérica, presenta una gran variabilidad agrupada en 19 variedades taxonómicas; de las cuales, de acuerdo con Freytag y Debouck (2002), el 21% se encuentra en Guatemala.

Análisis utilizando RAPDs revelaron que en el país existen dos grupos de *P. coccineus* silvestre; uno que está evolucionando más rápi-

damente debido a la presencia de flujo genético con materiales cultivados, y otro que permanece en estado silvestre y se caracteriza por semilla pequeña de color uniforme y porque crece en áreas no perturbadas (Azurdia, 1994a).

Por otro lado, se estableció que *P. coccineus* está más ligado a *P. dumosus* cuando se analiza el ADN nuclear, mientras que está más alejado cuando se estudia la variación en ADN citoplásmico.

Otro dato importante es el relativo a la tasa de cruzamiento y genética de poblaciones. Mediante el uso de isoenzimas, se estableció que *P. coccineus* silvestre y cultivado es una especie alógama que presenta mayor diversidad genética dentro de poblaciones que entre poblaciones (Azurdia, 1994a).



Figura 6. *Phaseolus coccineus* silvestre. Crédito: Ayala, H.

2.1.3. Maíz (*Zea mays*)

Mesoamérica es reconocida como un centro de origen y diversidad del maíz. De acuerdo con Wellhausen *et al.* (1957), en Guatemala existen 13 razas distintas y nueve sub-razas, donde se incluyen dos razas antiguas de maíz palomero o reventón, cuatro razas que fueron introducidas al país en épocas prehistóricas,

y siete razas que se cree se han originado a través de hibridaciones entre razas primitivas y entre el maíz y el teocinte.

La riqueza genética anotada es considerable si se compara el número de razas de maíz presentes en México (25 razas según Wellhausen *et al.*, 1952), considerando el territorio cubierto por dicho país en relación con el guatemalteco.

De las 14 razas de maíz reportadas para Centroamérica, solamente una no se localiza en el país. Estos resultados han llevado a considerar a Guatemala como un centro de convergencia y divergencia de razas de maíz, especialmente el área occidental (Mangelsdorf y Cameron, 1942).

Estudios iniciales de tipo citogenético conducidos por McClintock (s.f.) mostraron que los materiales genéticos guatemaltecos presentan por lo menos dos tipos de nudos cromosómicos. Uno caracterizado por nudos grandes (patrón que se distribuye de México hasta Sudamérica), y otro por nudos pequeños, también predominante en la parte occidental del país. Además, se estableció que en los materiales genéticos de origen guatemalteco no existe presencia del llamado cromosoma B (cromosoma accesorio que no tiene información genética).

Estudios isoenzimáticos conducidos por Bretting, Goodman y Stuber (1990) revelaron la alta variabilidad genética presente en las razas de maíz guatemalteco. Se indica que la variación isoenzimática en este germoplasma se asocia con la altitud sobre el nivel del mar. Las razas de la parte baja se diferencian de las de la parte alta ya que, en general, estas últimas presentan mayor variación genética y mayor similitud con materiales de origen mexicano.

Bretting, Goodman y Stuber (1990) sugieren que las diferentes combinaciones isoenzimá-

ticas, cariotípicas y características morfológicas encontradas en Guatemala evolucionaron en razas de maíz locales, quizá como resultado de los diferentes regímenes selectivos impuestos por los indígenas que las cultivaron y domesticaron.

El taxon *Zea mays ssp. huehuetenanguensis* (Figura 7) es endémico para localidades de los municipios de Santa Ana Huista, San Antonio Huista, Jacaltenango y Nentón, en el departamento de Huehuetenango (USDA *et al.*, 2006).

La otra especie de teocinte (*Zea luxurians*) se distribuye en los departamentos de Jalapa y Chiquimula.

Estudios conducidos por Mano, citado por Mano *et al.* (2005), indicaron que plántulas de *Z. mays ssp. huehuetenanguensis* pueden sobrevivir después de aplicarles un tratamiento de inundación con 12 cm de agua, porque son capaces de formar una corona de raíces adventicias. Esto sugiere que el germoplasma tiene el potencial de sobrevivir en áreas anegadas, hecho que incide en la mejora del maíz para resistencia a anegamiento.

El primer paso para identificar la posición del gen o genes responsables de este comportamiento fue la elaboración de un mapa genético de maíz, mediante el análisis de la segregación F2 del cruce obtenido entre un maíz cultivado y *Z. mays ssp. huehuetenanguensis* proveniente de San Antonio Huista (Mano *et al.*, 2005). Se detectó en el genoma de *Z. mays ssp. huehuetenanguensis* la presencia de un gen que potencialmente favorece a aquellos gametos que lo portan a tener un grano con un tubo polínico que crece más rápido, esto lo convierte en un material con características avanzadas desde el punto de vista de la polinización y supervivencia en el medio natural. Adicionalmente, se estableció la probable posición de los genes responsables de la resistencia a zonas inundadas

(Mano *et al.*, 2005a). Se determinó que las regiones que contienen estos genes (llamados QTL en inglés, que significa loci para caracteres cuantitativos) se encuentran en los cromosomas 4 y 8 del genoma de *Z. mays ssp. huehuetenanguensis* crucial para la creación de materiales cultivados de maíz resistentes a zonas inundadas.

2.1.4. Cebada (*Hordeum spp.*)

La cebada es un cereal de importancia mundial. Fue domesticado a partir de razas silvestres que en la actualidad se encuentran en el suroeste de Asia. El género *Hordeum* está constituido por especies con tres citotipos (2x, 4x y 6x) y sus relaciones filogenéticas son reticuladas y complejas. En América existen especies nativas de Norteamérica, Sudamérica y una endémica para Guatemala, *Hordeum guatemalense* (Figura 8), descrita como especie nueva por Bothmer, Jacobsen y Jorgensen (1985).



Figura 7. *Zea mays ssp. huehuetenanguensis*
Crédito: Azurdia, C.

Esta especie se ubica en los Cuchumatanes, específicamente en el llano de Paquix, Chiantla, Huehuetenango. Su área de distribución es pequeña, se presenta en zonas inundadas a lo largo de corrientes de agua, a menudo sumergidas, a una altitud de 3,100 msnm.

Los estudios citológicos conducidos con *H. guatemalense* muestran que es una especie tetraploide ($2n=4x=28$), reproductivamente aislada de otras pertenecientes al mismo género y, de alguna manera, más estrechamente relacionada con taxa norteamericanos. Es probable que su diferenciación sea resultado de su aislamiento geográfico (Bothemer y Jacobsen, 1989). Estudios moleculares conducidos con marcadores moleculares del ADN del cloroplasto expusieron que el origen de *H. guatemalense* quizá involucró la hibridación entre *H. brachyantherum* subsp. *californicum* y un genoma diploide alterado tipo H (Nishikava *et al.*, 2002).



Figura 8. *Hordeum guatemalense*. Crédito: Montes, L.

2.1.5. Papaya (*Carica papaya*)

La papaya cultivada pertenece a la especie *Carica papaya*, también presente en Guatemala en estado silvestre (Figura 9). Jobin-

Decor *et al.* (1997), mediante la utilización de marcadores tipo RAPDs, indican que las especies silvestres de origen centroamericano (*C. cauliflora* y *C. quercifolia*) no son necesariamente los parientes más cercanos.

Estudios conducidos con marcadores moleculares de ADN del cloroplasto mostraron que la papaya no tiene un origen monofilético como sucede con otras especies cultivadas. Se pudo observar que esta especie se separa de otras variedades silvestres de *Carica*, se supone que evolucionó aisladamente, posiblemente en Centroamérica (Aradhya *et al.*, 1999), en la región Yucatán-Petén-Río Motagua, ya que de acuerdo con el estudio conducido por Morshidi (1996), desarrollado con especies americanas, y utilizando isoenzimas, dicha región es la más variable.

Además, el origen centroamericano de la papaya se fundamenta en el trabajo desarrollado por Mallikarjuna *et al.* (1999) mediante el uso de marcadores moleculares.



Figura 9. *Carica papaya* silvestre. Crédito: Azurdia, C.

2.1.6. Camote (*Ipomoea batatas*)

Estudios conducidos por Zhang *et al.* (2000) y Dapeng *et al.* (2000) revelaron, mediante el uso de marcadores moleculares del tipo microsátelite y AFLPs respectivamente, que

el camote es originario de Mesoamérica. En Guatemala se encuentran presentes diferentes especies de *Ipomoea* silvestres (Figura 10), dentro de las cuales está *Ipomoea trifida*, considerada como el pariente silvestre más cercano del camote cultivado (Jarret y Austin, 1994; Huang y Sun, 2000).

Por otro lado, en el análisis conducido por Zhan *et al.* (2000) se observó que el material cultivado de origen guatemalteco, identificado como GUA 940, procedente de Usantán, Quiché (Azurdia y González, 1986), presenta un fragmento único que lo diferencia de 24 materiales genéticos cultivados de Latinoamérica.

2.1.7. Yuca (*Manihot esculenta*)

En relación con el origen de la yuca (*Manihot esculenta*) se han postulado dos centros de origen, uno ubicado en Sudamérica y el otro en Mesoamérica (Roger y Appan, 1973). Diversos estudios muestran que el probable origen de esta especie es sudamericano (Fregene *et al.*, 1994; Olsen y Schaal, 1999).



Figura 10. *Ipomoea* silvestre creciendo como ruderal. Crédito: Azurdia, C.

Sin embargo, la diversidad genética presente en Mesoamérica es alta. Por ejemplo, dos estudios recientes (Chavarriga *et al.*, 1999 y Fregene *et al.*, 2003) revelaron la presencia de alelos únicos en “landraces o variedades

locales” de Guatemala, con una frecuencia suficientemente alta, lo cual sugiere a Mesoamérica como un centro de diversidad de yuca.

Estos estudios se realizaron con pocos materiales genéticos. Montes *et al.* (2004) condujeron un análisis con una muestra más amplia de variedades locales (120) de origen guatemalteco. Los resultados revelaron la presencia de alelos únicos propios de Guatemala generados por marcadores de tipo microsatélite (Figuras 11 y 12), lo cual provee evidencia adicional para considerar al país como otro centro de origen de la yuca.

El siguiente paso que se desarrolla es el análisis detallado de las secuencias de fragmentos amplificados, a partir de segmentos de ADN, en un grupo de variedades locales y accesiones silvestres de origen guatemalteco (Azurdia, Montes y Fregene, 2005).

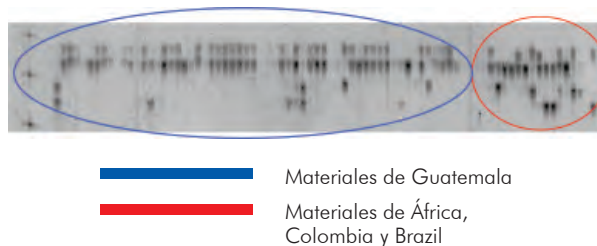


Figura 11. Diversidad de alelos en yuca procedente de Guatemala, comparado con material genético de otras latitudes. Información obtenida con el microsatélite ssry-21. Fuente: Montes *et al.* (2004)

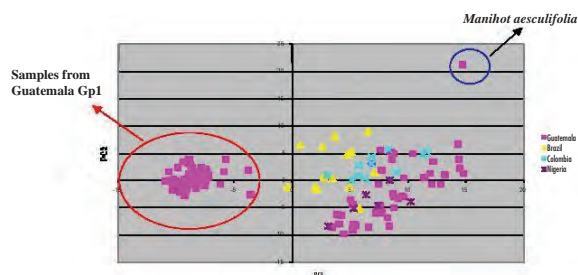


Figura 12. Diversidad genética de yuca cultivada (*Manihot esculenta*) presente en Guatemala, comparada con materiales genéticos de otras partes del mundo. Fuente: Montes *et al.* (2004)

En Guatemala se encuentra la especie silvestre *Manihot aesculifolia* que, según Roger y Appan (1973), figura entre las más emparentadas con la yuca cultivada, por lo cual puede ser importante en mejoramiento (Figura 13). Jennings (1995) cita que *M. aesculifolia* ofrece genes con resistencia a suelos calcáreos.

2.1.8. Güisquil (*Sechium edule*)

El güisquil es una especie nativa del sur de México y Guatemala, países donde se encuentra la mayor diversidad, así como la presencia de materiales silvestres y la especie silvestre más emparentada (*S. compositum*) (Figura 14).

Azurdia *et al.* (2005b) muestran, mediante el uso de isoenzimas, que los materiales cultivados en huertos familiares de la parte fría y cálida del departamento de Alta Verapaz se diferencian por las frecuencias alélicas y por los niveles de heterocigosidad reportados.



Figura 13. *Manihot aesculifolia*. Crédito: Azurdia, C.

El uso de AFLPs (Figura 15) mostró que los materiales cultivados en huertos familiares no se diferencian claramente de los materiales utilizados en plantaciones comerciales, ello se debe posiblemente a que estos últimos materiales genéticos no son el resultado de un programa intensivo de mejoramiento. Por lo tanto, aún no hay diferenciación genética clara entre ambos tipos de materiales genéticos.

Se concluye que existe diversidad a nivel de huerto familiar, entre localidades y, de alguna manera, entre ecorregiones (fría y cálida).

Por último, Azurdia *et al.* (2005b), con base en información morfológica, isoenzimática y molecular; proponen una metodología para determinar áreas mínimas de conservación *in situ* en huertos familiares.



Figura 14. *Sechium compositum* y diversidad de güisquil cultivado (*Sechium edule*). Crédito: Azurdia, C.

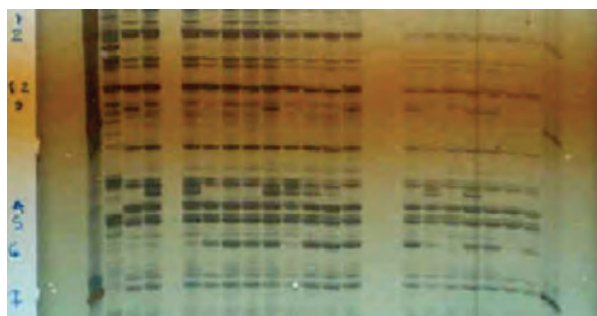


Figura 15. Diversidad en *Sechium edule*, identificada mediante el uso de AFLPs. Crédito: Azurdia *et al.* (2005b)

2.1.9. Cacao (*Theobroma cacao*)

Estudios desarrollados por Motamayor y Lanaud (2002) sugieren que el centro de origen del cacao es Sudamérica, de donde se movilizó una pequeña parte para Mesoamérica; según Wolters (1999), no existe evidencia de domesticación en tiempos precolombinos en la Amazonia, su hábitat natural. En Mesoamérica se originaron algunas mutaciones responsables de las características del fruto. Estas mutaciones fueron seleccionadas por los agricultores y han dado origen a la

alta diversidad morfológica que existe hoy en dicha región.

Esta diversidad puede verse reflejada en la presencia de materiales resistentes a enfermedades. Por ejemplo, Marita *et al.* (2001) mostraron que de los materiales genéticos evaluados contra la enfermedad llamada “escoba de bruja”, solamente un material de origen mesoamericano presenta resistencia: el identificado como SGU 26, procedente de Guatemala.

2.1.10. Jocote (*Spondias purpurea*)

El centro de origen del jocote (*Spondias purpurea*) es Mesoamérica (Figura 16). Recientemente se descubrió que existen dos centros de origen en Mesoamérica, uno localizado en el centro occidental de México y el otro en la parte sur de México y Centroamérica (Miller y Schaal, 2005). El segundo centro tiene su posible origen a partir de materiales genéticos, con un haplotipo presente en materiales silvestres aún disponibles en Guatemala (Villa Canales) y en El Salvador.

Además, en los materiales cultivados de Mesoamérica se encontraron cinco haplotipos no presentes en materiales silvestres. Uno de ellos, el reconocido como AE, se obtuvo a partir de un cerco vivo de Guatemala.

La presencia de haplotipos únicos en hábitats donde se desarrolla agricultura informal (huertos familiares, cercas vivas) provee sustento para indicar que la agricultura tradicional es un reservorio importante de variabilidad genética de especies cultivadas, en especial cuando las poblaciones silvestres de la especie cultivada están declinando.

Estudios adicionales desarrollados por Miller y Schaal (2006), utilizando marcadores AFLPs, confirman la presencia de los dos centros de origen mencionados. Los estudios indican que de todos los materiales cultivados originarios de Mesoamérica que evaluaron, la población proveniente de huertos familiares presente en las faldas de la Sierra de las Minas, en jurisdicción de Río Hondo, Zacapa, reporta el porcentaje más alto de loci polimórficos.



Figura 16. Frutos de *Spondias purpurea*. Crédito: Ayala, H.

2.1.11. Madrecacao (*Gliricidia sepium*)

Madrecacao (Figura 17) es una especie nativa de Mesoamérica, cuyas flores son usadas como fuente de alimento humano, para la alimentación de ganado y la instalación de cercas vivas.



Figura 17. Arbol de madrecacao. Crédito: Ixmalej, A.

Se considera que existen dos especies: *Gliricidia sepium*, distribuida en la costa pacífica desde el centro mexicano hasta Panamá, y *G. maculata*, localizada en la península de Yucatán.

Análisis de ADN genómico mediante el uso de marcadores RAPDs mostraron que materiales procedentes de Poptún, Petén, presentan características de ambas especies, por lo cual pueden considerarse como un híbrido (Dawson y Chamberlain, 1996).

Además, análisis de ADN de cloroplasto mediante el uso de RFLPs revelaron la existencia de cinco genomas, dos de ellos pertenecientes a la especie *G. maculata* y tres propios de germoplasma de *G. sepium* procedentes de México y Centroamérica. De éstos, al menos cuatro se encuentran en Guatemala. La mayor variación en términos de ADN de cloroplasto proviene de accesiones procedentes del este de México, Guatemala y áreas adyacentes a Honduras.

Una explicación para este patrón de variación puede ser que las poblaciones ancestrales de esta especie se encuentran en el país y en regiones cercanas (Lavin, Mathews y Hughes, 1991).

El análisis de ocho poblaciones provenientes de Mesoamérica, mediante análisis de isoenzimas, mostró que las poblaciones procedentes de la costa sur de Guatemala, precisamente de Ocosito y Monterrico, son las que presentan más alta heterocigosidad (Dawson y Chamberlain, 1996).

Estudios más detallados conducidos por estos mismos autores en poblaciones de Monterrico, mediante el uso de ADN mitocondrial, indican que existe variación subpoblacional porque se pueden encontrar dos haplotipos de ADN mitocondrial. Como resultado de estos estudios, en la actualidad se da énfasis, en un programa de mejoramiento, al uso de germoplasma procedente de Monterrico y Retalhuleu (Dawson y Chamberlain, 1996).

2.1.12. Aguacate (*Persea americana*)

El aguacate (*Persea americana*) cultivado corresponde a tres subespecies que son también reconocidas como razas. Así, se cuenta con *Persea americana ssp. americana* (raza antillana), *P. americana ssp. guatemalensis* (raza guatemalteca) y *P. americana ssp. drymifolia* (raza mexicana). Existe otra especie cultivada (*P. schiedeana*) que no está directamente emparentada con el aguacate común. Todas las especies cultivadas mencionadas se encuentran en el país, junto a cinco especies silvestres que están filogenéticamente emparentadas con el aguacate, por lo que se consideran como sus posibles ancestros. Se trata de *P. standleyi*, *P. steyermarkii*, *P. tolimasensis*, *P. zentmeyrii* y *P. americana var. nubigena* (Bergh, 1995; Buffer y Ben-Ya'acov, 1992; Furnier, Cummings y Clegg, 1990; Zentmyer y Schieber, 1990; Scora y Ahmed, 1993).

El análisis desarrollado por Furnier, Cummings y Clegg (1990), utilizando RFLPs, reveló que la raza guatemalteca pudo haber aparecido como resultado de la hibridación de *P. steyermarkii* como el progenitor femenino (dos mutaciones del ADN del cloroplasto similares) con *P. americana* var. *nubigena* (una mutación del ADN mitocondrial similar) (Figura 18).

Estudios desarrollados por Ashworth y Clegg (2003), empleando marcadores moleculares del tipo microsatélite, confirmaron la separación de las tres subespecies ya mencionadas. Además, se comprobó la alta diversidad genética presente entre accesiones de origen guatemalteco.

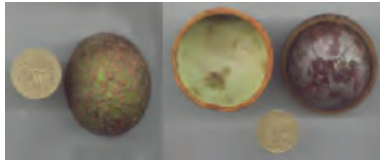


Figura 18. *Persea americana* var. *nubigena*
Crédito: Azurdia, C.

2.1.13. Loroco (*Fernaldia pandurata*)

El loroco es una especie nativa de Mesoamérica utilizada en alimentación humana sólo en El Salvador y Guatemala. Se reportan dos especies, *Fernaldia pandurata* y *F. brachypharynx* (Figura 19), y esta última es endémica del departamento de Escuintla.

Análisis molecular utilizando marcadores RAPDs, conducidos con materiales silvestres y cultivados de origen salvadoreño, y dos accesiones correspondientes a las especies silvestres de Guatemala (López, Montes, Azurdia, 2005), mostraron que no existe una clara separación entre los materiales silvestres y los cultivados. Ello implica que los llamados cultivados aún no han sufrido un proceso de domesticación significativo que los separe de sus parientes silvestres.

Además, los materiales silvestres guatemaltecos se distribuyen en diferentes grupos

dentro del fenograma elaborado. Por esta razón, se puede inferir que los materiales genéticos salvadoreños comparten características genéticas con los silvestres de origen guatemalteco.



(a)



(b)



(c)

Figura 19. Dos especies de loroco. a. *Fernaldia brachypharynx* b. *Fernaldia pandurata* silvestre. c. Diferencias entre las flores de las dos especies. A la izquierda de la moneda se tienen flores de *P. pandurata* y a la derecha, flores de *P. brachypharynx*. Crédito: Azurdia, C.

2.1.14. Algodón (*Gossypium hirsutum*)

Más del 90% de la producción mundial de algodón proviene de cultivares modernos de *Gossypium hirsutum*, denominado Upland cotton. Se mencionan dos áreas geográficas de diversidad, una en el sureste de México y Guatemala, y la otra en el Caribe (Wendel *et al.*, 1992).

Las variedades más productoras tipo “upland” que dominan el mercado mundial tienen su origen a partir de materiales locales semidomesticados, procedentes del centro de diversidad cercano a la frontera mexicano-guatemalteca (Hutchinson *et al.*, 1947), lo cual se ha confirmado mediante datos genéticos (Wendel *et al.*, 1992).

Los algodones de las planicies de los Estados Unidos, cultivados principalmente en Texas y Oklahoma, fueron derivados a partir de introducciones mexicanas mejoradas con diversidad genética procedente de germoplasma q’eqchi’, recolectado en Guatemala durante la primera década del siglo XX (Wendel, 1995).

Estudios más detallados, utilizando marcadores moleculares (Brubaker y Wendel, 1994), mostraron que las poblaciones de algodón presentes en las costas de Yucatán son verdaderas poblaciones silvestres, las cuales están geográficamente cerca de formas agronómicas primitivas. Esto implica que la península yucateca puede ser el centro primario de origen, a partir del cual surgió el centro secundario localizado en el sureste mexicano y en Guatemala.

2.1.15. Injerto (*Pouteria viridis*)

El injerto es una especie sapotácea frutal nativa de Centroamérica (Figura 20). En la actualidad se considera como una alternativa para la diversificación frutícola de la región (Azurdia, 2006). En Guatemala se encuentra

principalmente en áreas templadas y su uso no ha sido muy difundido.

Estudios conducidos en Centroamérica (Azurdia, 2004) revelaron la alta diversidad que se puede encontrar en la región. Sin embargo, el análisis de diversidad mediante el uso de marcadores morfológicos evidenció que la mayor riqueza y diversidad genética se encuentra en el departamento de Alta Verapaz (Figura 21).

Estudios más detallados, que utilizaron marcadores bioquímicos con materiales genéticos de Guatemala, revelaron la presencia de polimorfismo en las cinco enzimas estudiadas. Peroxidasa resultó ser la más variable, a tal grado que la mayoría de los materiales genéticos presentan su propio zimograma, lo cual indica que sólo con estudiar esta enzima se puede diferenciar los materiales genéticos en estudio. La serie de zimogramas obtenidos para las cinco enzimas polimórficas muestra que ninguna accesión de *P. viridis* es similar a otra. Es decir, cada una de ellas puede ser identificada plenamente por una combinación particular de bandas (Azurdia, Mejía y Nufio, 1997).

El fenograma resultante del análisis isoenzimático mostró que los materiales de Alta Verapaz están presentes en los dos grupos de diversidad genética formados. Ello podría corroborar, en parte, lo planteado por Azurdia (1994) y Azurdia *et al.* (1997b) que indican, con base en información de tipo etnobotánico, morfológico y presencia de parientes silvestres, que *P. viridis* podría ser originario del área altaverapacense.



Figura 20. Diversidad en frutos de injerto
Crédito: Azurdia, C.

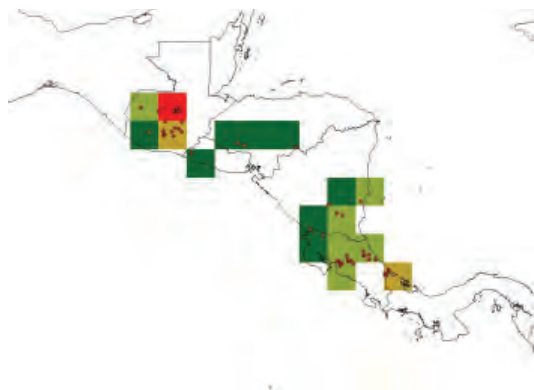


Figura 21. Riqueza de *Pouteria viridis* en Centroamérica. El color rojo identifica al área con mayor concentración
Crédito: Azurdia, 2006

2.2. Especies forestales

2.2.1. Caoba (*Swietenia macrophylla*)

La caoba es una especie neotropical que se encuentra enlistada en el Convenio sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES), debido a que está extinta en la mayoría de

las áreas de su distribución original. En Guatemala aún existen poblaciones en el norte de Petén, precisamente en la Reserva de la Biósfera Maya (Figura 22).

Estudios genéticos conducidos por Vásquez (1998) en materiales procedentes de Centroamérica y México, utilizando marcadores moleculares tipo RAPDs, mostraron que los materiales guatemaltecos poseen el índice de diversidad genética más alto (ya sea el de Shannon o bien el de Nei). Además, estas mismas poblaciones presentan la varianza más alta dentro de procedencias. Vásquez menciona que en Centroamérica se encuentran dos grupos de diversidad, uno constituido por materiales genéticos procedentes del sur (Costa Rica y Panamá) y el otro por el resto de países estudiados.

Es interesante resaltar que las accesiones procedentes de Guatemala se distribuyen en los diferentes subgrupos formados, lo cual muestra la diversidad existente en dichas poblaciones.



Figura 22. Árbol de caoba en el Parque Nacional Tikal. Crédito: Azurdia, C.

Estudios complementarios conducidos por Gillies *et al.* (1999) señalan que los materiales genéticos procedentes de La Técnica, Petén, presentan mayor diversidad genética con los diferentes cebadores utilizados. Esta población es la que reporta el valor más alto de heterocigosidad.

Otro dato importante reportado por estos autores es que las poblaciones estudiadas presentan mayor variación dentro de las poblaciones que el reportado entre poblaciones. Este elemento es crucial en la planificación de metodologías de muestreo y conservación.

Estudios más recientes utilizando marcadores moleculares tipo microsatélite confirmaron la existencia de dos grupos de diversidad genética en México y Centroamérica. Además, de nuevo se muestra la alta diversidad genética latente en poblaciones de caoba de Betel y Tikal, Petén. En Betel se reporta uno de los valores más altos de alelos (8.57 en prome-

dio, con un rango de 5-13). Además, esta población presenta tres alelos únicos (Novick *et al.*, 2003).

2.2.2. Pinabete (*Abies guatemalensis*)

Abies guatemalensis (Figura 23) es la única especie de *Abies* presente en Guatemala, y está distribuido desde la parte sur de México hasta El Salvador y Honduras.

Esta especie se encuentra en peligro de extinción, por lo cual está considerada dentro de la Convención CITES.

El estudio conducido por Aguirre-Planter *et al.* (2000) indica que las poblaciones de pinabete muestran bajos niveles de variación genética (número de alelos por locus, heterocigosidad observada vs. heterocigosidad esperada, porcentaje de loci polimórficos), baja diversidad genética dentro de las poblaciones y alta entre poblaciones. Estas caracte-



Figura 23. *Abies guatemalensis* del altiplano occidental de Guatemala. Crédito: Roma, R.

terísticas son contrastantes por ser propias de especies autóгамas, con distribución geográfica reducida y poblaciones pequeñas.

Se sabe que el pinabete es una especie alógama con distribución geográfica relativamente alta, pero sus poblaciones naturales son de tamaño reducido por la presión que han tenido; además, están separadas una de otra considerablemente (aislamiento), hecho que implica la presencia de endogamia.

Desde el punto de vista de conservación *in situ* es recomendable conservar el mayor número de poblaciones de pinabete antes que conservar pocas poblaciones de tamaño más grande.

2.2.3. Pinos (*Pinus spp.*)

En Guatemala se reportan nueve especies de pino y siete variedades (Fargon y Styles, 1997). De éstas, *P. caribae* var. *hondurensis*, *P. tecunumanii*, *P. maximinoi* y *P. oocarpa* han recibido más atención por ser considerados recursos forestales importantes para el país, así como para su expansión a otras latitudes. La poca investigación realizada sobre los pinos de Guatemala se centra en esas especies. Por ejemplo, se conoce que los pinos del grupo *Oocarpae* de Mesoamérica (dentro de los cuales se encuentran *P. oocarpa* y *P. tecunumanii* de Guatemala) representan un grupo de variación distintivo al compararlo con especies del grupo *Australe*, el cual tiene distribución geográfica más amplia (Dvorak *et al.*, 2000a).

Hodge y Dvorak (1999) mencionan que especies del grupo *Oocarpae* (*P. oocarpa* y *P. tecunumanii*) son mucho más resistentes a la enfermedad llamada cáncer de la médula (causada por *Fusarium subglutinans*), que las especies del grupo *Australe*. Ensayos en *P. maximinoi* de materiales procedentes de San Jerónimo, Baja Verapaz, conducidos en Brasil, Colombia y Sudáfrica, han mostrado

que son una de las especies más productivas (Dvorak *et al.*, 2000).

Referente a *P. tecunumanii*, Dvorak *et al.* (1999) reportan que existe en Guatemala una población de tamaño grande con presencia de alelos específicos con alta frecuencia, y que estos alelos se presentan en alta frecuencia en poblaciones más pequeñas localizadas a distancia considerable. Este elemento debe ser considerado cuando se planifique conservación *in situ* de esta especie.

Por aparte, *P. chiapensis* se considera como un taxón con poblaciones en peligro de extinción. Se distribuye principalmente en México, pero en el departamento de Huehuetenango, Guatemala, se reportan las poblaciones más extremas de su distribución.

Estudios conducidos por Newton *et al.* (2002) muestran que la población huehueteca de Barillas reporta un índice de diversidad genética más bajo que el del promedio de las poblaciones analizadas, así como la presencia de un perfil genético basado en ADN de mitocondria, similar al de materiales genéticos provenientes de Chiapas. La disminución de la diversidad genética podría deberse al tamaño reducido de las poblaciones aún presentes en Huehuetenango, tal como ha sido reportado y discutido para el pinabete (*Abies guatemalensis*).

3. IMPLICACIONES EN LA CONSERVACIÓN Y USO SOSTENIBLE DE LA BIODIVERSIDAD

Las estrategias adecuadas de conservación de la biodiversidad (*in situ* o *ex situ*) dependen de datos como localización, distribución, tipo y cantidad de diversidad genética. La caracterización molecular, conjuntamente con otro tipo de elementos; es decir, datos morfológicos y georreferenciados, proporcionan información confiable para estimar la can-

tividad de diversidad genética, estructura de la diversidad en muestras y en poblaciones, tasas de divergencia genética entre poblaciones y distribución de diversidad genética en poblaciones presentes en diferentes localidades (De Vicente *et al.*, 2005).

Toda esta información orienta las actividades de conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Algunas implicaciones se discuten en los siguientes apartados.

3.1. Nuevas áreas de conservación *in situ*

El objetivo de las áreas de conservación *in situ* consiste en tener representada la máxima variabilidad en los niveles de diversidad conocida (es decir, ecosistemas, poblaciones y genes), por lo que el conocimiento de la distribución de la variabilidad de la biodiversidad comparada con el actual sistema de áreas protegidas puede mostrar la presencia de vacíos.

El establecimiento de nuevas áreas de conservación puede responder a diferentes criterios. Por ejemplo, la presencia de especies endémicas no protegidas, especies con alto valor cultural y económico, ecosistemas especiales no incluidos en el Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas, etcétera.

Un ejemplo importante por considerar es la presencia del maíz silvestre conocido como teocinte (*Zea mays ssp. huehuetenanguensis*), en el departamento de Huehuetenango, donde, a pesar de su importancia, no existe ningún área protegida que incluya las escasas poblaciones aún presentes. El establecimiento de un área protegida en este departamento puede incluir otras especies importantes de la agrobiodiversidad como *Phaseolus vulgaris* silvestre, *Cucurbita lundelliana* (pariente silvestre del ayote) y varias especies silvestres de *Solanum*, emparentadas con la papa (*Solanum tuberosum*).

Otro caso interesante, que indica la importancia del conocimiento de la distribución de la biodiversidad, es el relacionado con *Abies guatemalensis*.

Como se indicó con anterioridad, el hecho de que las pocas poblaciones existentes se diferencien en cuanto a su diversidad genética obliga a que se tenga que proteger una mayor cantidad de áreas para incluir más poblaciones, y de esta manera tratar de conservar la diversidad genética aún presente en el territorio nacional.

3.2. Apoyo a otras metodologías de conservación

En Guatemala no existe ningún programa que apoye la conservación *in situ* de la agrobiodiversidad mediante el uso de huertos familiares y parcelas de agricultores con manejo tradicional.

Los estudios moleculares conducidos sobre *Capsicum* en los huertos familiares de Alta Verapaz (Guzmán *et al.*, 2005) demuestran la importancia de estos sistemas como reservorio de diversidad genética.

Estudios similares conducidos en especies frutales que crecen en huertos familiares llegaron a similares conclusiones (Azurdia, Ayala y Montes, 2005a). Mediante el uso de marcadores isoenzimáticos y moleculares (marcadores AFLPs), Azurdia *et al.* (2005b) recomiendan el establecimiento de una unidad de conservación *in situ*, constituida por diferentes sistemas de huertos familiares en Alta Verapaz.

El ejemplo del jocote, ya discutido, es interesante ya que, las formas de conservación *in situ* (huertos familiares y cercas vivas) conservan más variabilidad genética comparada con la contenida en poblaciones silvestres, debido a que éstas han sido casi eliminadas en su área de distribución.

Por otro lado, el concepto de colección nuclear fue referido para la utilización de una parte del germoplasma presente en grandes colecciones *ex situ*. En esta muestra, se considera que contiene la diversidad genética contenida en toda la colección almacenada en los bancos de germoplasma. Sin embargo, Azurdia *et al.* (1997a) proponen la inclusión de este concepto como una metodología de conservación.

En esencia, se sugiere tener una muestra representativa de accesiones de aquellas especies arbóreas, principalmente las que poseen semillas recalcitrantes (no se pueden almacenar en condiciones de baja temperatura), de las cuales no es posible contar con muchas accesiones por el espacio requerido para su establecimiento en una colección de campo.

Parte de la información requerida es la diversidad bioquímica y molecular contenida por un número alto de poblaciones normalmente presentes en condiciones silvestres o bajo otro sistema de manejo; es decir, huertos familiares o en parcelas de agricultores manejadas con tecnología tradicional.

3.3. Métodos de muestreo y decisiones referentes a tamaño y número de poblaciones por conservar

Mediante el uso de marcadores de expresión codominante (bioquímicos o moleculares) se establece el tipo de cruzamiento de las poblaciones de una especie. Así, se pueden conocer parámetros relativos a la genética de poblaciones.

Información relativa a tasa de cruzamiento, heterocigosidad esperada y observada, y la diversidad genética entre y dentro de poblaciones, son parámetros que orientan el muestreo de diversidad genética.

Por ejemplo, en poblaciones alógamas o de polinización cruzada (pinos, maíz, sapotá-

ceas), la diversidad genética más alta se encuentra dentro de los componentes de una población antes que entre poblaciones (Azurdia, Ayala y Guarino, 2000). En este sentido, la recomendación es muestrear menor número de poblaciones (al no haber mucha diferencia entre ellas), pero incrementando el número de individuos muestreados en dichas poblaciones, ya que la variabilidad es alta dentro de la población.

Similar lógica se aplica cuando se tiene que contestar a la pregunta relacionada con el tamaño y número de áreas por conservar. Es decir, en especies alógamas se recomienda reducir el número de poblaciones por conservar, pero se necesita incrementar su tamaño. Esto es aplicable siempre y cuando las poblaciones objeto de estudio no hayan sufrido disminución de su diversidad genética por efectos de sobreexplotación del recurso, tal como ha sido discutido para el pinabete en Guatemala.

3.4. Complementariedad entre las dos formas de conservación (*in situ* y *ex situ*)

Las formas de conservación *ex situ* (bancos de semillas, colecciones vivas, colección *in vitro*, bancos de genes) funcionan como complemento a la conservación *in situ*. Los problemas que presentan, entre otros, son el costo de mantenimiento constante, el cese de la evolución de las especies, el peligro inminente de pérdida del germoplasma almacenado y el riesgo de creación de mutaciones en el material almacenado.

Sin embargo, esta metodología puede tener amplia utilidad cuando se pretende conservar y comercializar la biodiversidad, pues así se reduce la presión sobre el recurso conservado *in situ*.

Desde el punto de vista de conservación propiamente dicha, las dos metodologías son

complementarias. Por ejemplo, Guzmán *et al.* (2005) mostraron que la diversidad genética conservada *in situ*, en materiales de *Capsicum* en huertos familiares, es equivalente a la diversidad genética presente en la colección nacional *ex situ*. Por lo tanto, es evidente el papel que juegan los huertos familiares en la conservación de la biodiversidad. Además, se manifiesta la necesidad de realizar más colecciones en Alta Verapaz, donde existe la posibilidad de encontrar más diversidad genética que aún no está presente en la colección nacional.

Otro ejemplo interesante es el que presentan Azurdia, Ayala y Montes (2005) cuando comparan la diversidad genética presente en poblaciones de zapote en huertos familiares versus poblaciones en estado silvestre. Se reporta que bajo las diferentes formas de conservación se tiene diferente variabilidad genética, por lo cual la conclusión a que llegan es que la diversidad genética, en este caso, se debe conservar mediante el uso de huertos familiares y poblaciones silvestres.

3.5. Conservación *ex situ*

Para el manejo adecuado de las colecciones mantenidas *ex situ* se necesita conocer la diversidad genética existente en ella.

El uso de marcadores bioquímicos y moleculares ayuda a identificar esta diversidad, así como a orientar las actividades tendientes a la conservación y uso del germoplasma conservado. Por ejemplo:

- Establecimiento taxonómico, domesticación y estado evolutivo de la especie conservada.
- Estrategias de muestreo de germoplasma más adecuadas para conocer los sitios prioritarios en los que se encuentra la variabilidad genética de una especie en particular.

- Identificación de accesiones duplicadas en la colección.
- Identificación de genes útiles y enriquecimiento de la colección con estos materiales.
- Reconocimiento del papel que juegan los parientes silvestres en el perfeccionamiento de los materiales que han sido mejorados.
- Determinación del tamaño adecuado de la colección sin correr el riesgo de disminuir su variación genética.
- Establecimiento de colecciones núcleo para facilitar la utilización de las colecciones *ex situ*.
- Desarrollo de la huella genética de accesiones importantes en mejoramiento genético.

3.6. Otros usos

- Desarrollo de la investigación básica para establecer elementos sustantivos que respalden los análisis de riesgo ante la introducción de organismos vivos modificados que provoquen contaminación genética de la biodiversidad guatemalteca. Estos estudios incluyen aspectos como relaciones filogenéticas entre especies, estructura genética de las poblaciones, identificación de marcadores clave para el monitoreo, tasa de cruzamiento, distribución de la diversidad genética, etcétera.
- Esta información también puede aplicarse en el campo del uso sostenible de la biodiversidad, precisamente en el establecimiento de aquellas poblaciones de determinada especie que se seleccionen para desarrollar bioco-

mercio y su posterior monitoreo, para asegurar el mantenimiento de la diversidad genética contenida en ellas.

4. ALGUNOS RETOS INMEDIATOS

- Posicionamiento de Guatemala en el orden internacional basado en la riqueza de su biodiversidad. Por ejemplo, continuar con los trámites para que el país sea miembro del grupo de países reconocidos como “megadiversos”, el cual tiene su espacio en todos los foros internacionales relacionados con el Convenio de Diversidad Biológica. Además, se puede acceder a mayor apoyo económico proveniente de fuentes financieras vinculadas con el tema de la biodiversidad. Por ejemplo, la nueva política de asignación monetaria de algunos donantes está basada, en parte, en la riqueza de biodiversidad de cada país.
- Apoyo a las instituciones de investigación y educación superior para promover el uso de las técnicas bioquímicas y moleculares relacionadas con la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Es necesario introducir cursos sobre esta temática a nivel de pregrado y posgrado en las universidades nacionales. A su vez, debe impulsarse el desarrollo de la investigación mediante la búsqueda de financiamiento nacional e internacional.
- Priorización de especies para desarrollar este tipo de estudio. Por ejemplo, los estudios sobre especies endémicas de Guatemala pueden establecer su diversidad genética y, también, orientar las metodologías de muestreo y conservación con una base científica. Otras especies de importancia son aquellas consideradas en proceso de extinción (los ejemplos discutidos acerca del pinabete y teocinte aclaran mejor este punto), así como las que tienen importancia económica real o potencial. Un buen ejemplo que engloba los elementos discutidos es *Hordeum guatemalense*, pariente silvestre de la cebada para el cual se deben desarrollar estudios moleculares en sus pocas poblaciones existentes, porque es una especie endémica, en proceso de extinción, que tiene un alto valor en el mejoramiento genético de este cereal.

5. GLOSARIO

Accesión: Muestra de germoplasma representativa de uno o varios individuos de la población.

AFLP: Tecnología de análisis molecular que busca diferencias (polimorfismos) en el ADN mediante el uso de enzimas de restricción, amplificación mediante el uso de termociclador y separación de fragmentos en geles de alta resolución.

Cariotipo: Número, tamaño y morfología de los cromosomas presentes en una especie. Algunas veces se utiliza el término para describir fotos micrográficas de preparaciones de arreglo de cromosomas.

Codominante: Condición donde dos alelos de un gen se expresan cuando están en condiciones heterocigóticas.

Colección núcleo: Muestra representativa de una colección de germoplasma, de la cual se estima que contiene variabilidad genética. El 10% de la colección original puede ser considerada como una colección núcleo.

Fenograma: Diagrama en forma de árbol donde se muestran las relaciones de similitud o diferencia entre elementos de un sistema.

Fingerprinting: Patrón de variación molecular obtenido mediante marcadores moleculares o bioquímicos que identifica a un individuo en particular.

Haplotipo: Representación simbólica de una combinación de alelos físicamente cercanos o unidos y pertenecientes a un grupo de genes relacionados.

Isoenzimas: Formas múltiples que posee una enzima.

Landrace: También conocida como variedad local. Es una variedad desarrollada por los agricultores en condiciones agroecológicas y socioeconómicas particulares. Se asocia con aquella agricultura manejada con tecnología agrícola tradicional.

Marcadores moleculares: Identificación de segmentos de ADN correspondientes a regiones expresadas o no del genoma. Los más informativos son aquellos con expresión codominante.

Marcadores bioquímicos: Identificación de fenotipos provenientes de la expresión de proteínas. Las más utilizadas son las proteínas de almacenamiento de las semillas y las llamadas isoenzimas. Estas últimas tienen expresión codominante.

Microsatélite: Secuencia de ADN altamente repetitiva. La variación en el número de estas secuencias se emplea como carácter diferencial para análisis de diversidad genética. En este sentido, se convierte en un marcador molecular donde se utilizan segmentos identificadores de la secuencia, amplificación de la misma y separación e identificación de los fragmentos mediante el uso de un gel de alta resolución.

Nudo cromosómico: Término usado en citogenética para nombrar a un cromosoma específico que tiene la capacidad de teñirse intensamente y de servir como punto de referencia. Este tipo de cromosoma se identifica inmediatamente en el estado de meiosis.

Primer: Cadena simple de ADN usada para iniciar la reproducción de un segmento de ADN por parte de ADN polimerasa III. En el uso de marcadores moleculares, esta cadena simple es creada artificialmente y utilizada para identificar y ampliar cadenas de ADN mediante el uso de un aparato artificial llamado termociclador.

QTL: Conjunto de genes responsables de la expresión de caracteres de tipo cuantitativo.

RAPD: Marcador molecular que emplea *primers* para amplificación de segmentos de ADN al azar.

Raza: Poblaciones diferenciadas de otras de la misma especie por tener características propias.

RFLP: Marcador molecular que se basa en la identificación de polimorfismos de la longitud de los fragmentos obtenidos por el corte enzimático del ADN e hibridación de éstos con secuencias homólogas de ADN.

Segregación: Fenotipos presentes en la progenie debido a la separación de diferentes alelos en la planta madre.

Translocación recíproca: Intercambio recíproco de segmentos cromosómicos entre dos cromosomas no homólogos.

Zimograma: Representación esquemática de la expresión fenotípica de una enzima específica.

6. BIBLIOGRAFÍA

1. AGUIRRE-PLANTER, E.; FURNIER, G. and EGUIARTE, L. (2000). Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala. En: American Journal of Botany 87(3). p. 362-371.
2. ARADHYA, M.; MANSARDT, R.; ZEE, F. and MORDEN, C. (1999). A phylogenetic analysis of the genus *Carica* L. (Caricaceae) based on restriction fragment length variation in a cpDNA intergeneric spacer region. En: Genetic Resources and Crop Evolution 46. p. 579-586.
3. ASHWORTH, V.E.T.M. and CLEGG, M.T. (2003). Microsatellite markers in avocado (*Persea americana* Mill.): genealogical relationships among cultivated avocado genotypes. En: Journal of Heredity 94(5). p. 407-415.
4. AZURDIA, C. (1994). Algunas reflexiones acerca del origen del injerto (*Pouteria viridis*). En: Boletín de Recursos Fitogenéticos, Facultad de Agroonomía, USAC. Guatemala, p. 5-6.
5. _____ (1994a.) Genetic diversity in the *Phaseolus vulgaris* complex in Guatemala. Ph D. thesis, University of California, Davis. USA, 138 p.
6. _____ (2004). Compilador. *Frutales sapotáceos centroamericanos*. Proyecto Diversidad, Conservación, Cooperación y Uso Sostenible de los Recursos Genéticos de Frutales Tropicales Nativos de América Tropical. Parte I. Sapotáceas. IPGRI. En prensa.
7. _____ (2006). Tres especies de zapote en América Tropical. Southampton Centre for Underutilised Crops. Universidad de Southampton, Southampton, UK, 216 p.
8. AZURDIA, C. y GONZÁLEZ, M. (1986). Informe final del proyecto de recolección de algunos cultivos nativos de Guatemala. FAUSAC, ICTA, CIRF. Guatemala, 256 p.
9. AZURDIA, C.; MEJÍA, L. y NUFIO, B. (1997). Variabilidad en frutales tropicales nativos de *Pouteria*, *Sapotaceae*, utilizando marcadores isoenzimáticos. En: Ciencia y Tecnología 2 (1). Guatemala, p. 3-25.
10. AZURDIA, C.; MARTÍNEZ, E.; AYALA, H. y NUFIO, B. (1997a.). Colección nuclear, una alternativa para el manejo de colecciones de germoplasma: caso del zapote en Guatemala. En: Ciencia y Tecnología 2 (1). Guatemala, p.105-114.
11. _____ (1997b.) Zapote (*Pouteria sapota*) e injerto (*Pouteria viridis*): dos entidades taxonómicas de Sapotaceae. En: Ciencia y Tecnología 2 (1). Guatemala, p. 27-44.

12. AZURDIA, C.; DEBOUCK, D.; TOHME, J.; CHACÓN, I. y GONZÁLEZ, V. (1999). Diversidad genética de *Phaseolus vulgaris silvestre* de Guatemala usando marcadores bioquímicos (faseolinas) y marcadores moleculares (AFLPs). *Tikalía* 17 (1). Guatemala, p. 81-98.
13. AZURDIA, C.; AYALA, H. y GUARINO, L. (2000). Tasa de cruzamiento y estructura genética de la población de zapote (*Pouteria sapota*) de Sacapulas, Quiché. *Ciencia y Tecnología* 1 (1). Guatemala, p. 27-36.
14. AZURDIA, C.; MONTES, L. and FREGENE, M. (2005). Phylogeographic study of the origin of local guatemalan cassava varieties. CIAT. En: 2005 Annual report. p. 12-16.
15. AZURDIA, C.; AYALA, H. y MONTES, L. (2005a.) Diversidad genética y conservación *in situ* de zapote (*Pouteria sapota*, Sapotaceae) en condiciones silvestres y en huertos familiares. CONAP (Ed.). En: Documento técnico 29 (10-2005). Guatemala, p. 79-91.
16. AZURDIA, C.; AYALA, H.; ROCHA, O.; AGUILAR, G.; MAKEPEACE, O. y ROMA, R. (2005b.) Propuesta para definir unidades de conservación *in situ* en huertos familiares: caso del güisquil (*Sechium edule*) en Guatemala. CONAP (ed.). En: Documento técnico 29 (10-2005). Guatemala, p.1-31.
17. BEEBE, S.; SKROCH, P.W.; TOHME, J.; DUQUE, M.C.; PEDRAZA, F. and NIENHUIS, J. (2000). Structure of genetic diversity among common bean landraces of Middle American origin based on correspondence analysis of RAPD. En: *Crop Sci.* 40. p. 264-273.
18. BERGH, B.O. (1995). Avocado. En: SMARTT, J. and SIMMONDS, N.W. (Eds.). *Evolution of crop plants*. Longman Scientific & Technical. p. 240-245.
19. BOTHMER, R.V. and JOCOBSEN, N. (1989). Interspecific hybridization with *Hordeum guatemalense*. En: *Genetica* 79. p. 147-151.
20. BOTHMER, R.V.; JOCOBSEN, N. and JORGENSEN, R.B. (1985.) Two new species of *Hordeum* (Poaceae). En: *Willdenowia* 15. p. 85-90.
21. BRETTEING, P.K.; GOODMAN, M.M. and STUBER, C.W. (1990). Isozymic variation in Guatemalan races of maize. En: *Amer. J. Bot.* 77(2). p. 211-225.
22. BRUBAKER, C.L. and WENDEL, J.F. (1994). Reevaluating the origin of domesticated cotton (*Gossypium hirsutum*; Malvaceae) using nuclear restriction fragment polymorphisms (RFLPs). En: *American Journal of Botany* 81(10). p. 1,309-1,226.
23. BUFFER, G. and BEN-YA'ACOV, A. (1992). *A study of avocado germplasm resources, 1988-1990*. III. Ribosomal DNA repeat unit polymorphism in avocado. En: *Proc. of Second World Avocado Congress*. p. 545-550.
24. CHAVARRIAGA-AGUIRRE, P.; MAYA, M.M.; TOHME, J.; DUQUE, M.C.; IGLESIAS, C.; BONIERBALE, M.W.; KRESOVICH, S. and KOCHERT, G. (1999). Using microsatellites, isoenzymes and AFLPs to evaluate genetic diversity and redundancy in the cassava core collection and to assess the usefulness of DNA-based markers to maintain germplasm collections. En: *Molecular Breeding* 5. p. 263-273.

25. Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP). (2006). Guatemala, un país megadiverso. En: Documento técnico 44. Guatemala, p. 22.
26. DAPENG, Z.; CERVANTES, J.; HUAMÁN, Z.; CAREY, E. and GHISLAND, M. (2000). Assessing genetic diversity of sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam) cultivars from tropical America using AFLP. En: Genet. Resour. Crop Evol. 47(6). p. 659-665.
27. DAWSON, I.K. and CHAMBERLAIN, J.R. (1996). "Molecular analysis of genetic variation". STEWARD, J.L.; ALLISON, G.E. and SIMONS, A.J. (Eds.). Oxford Forestry Institute, Department of Plant Sciences, University of Oxford. En: Tropical Forestry Papers 33. p. 77-91.
28. DE VICENTE, M.C.; GUZMÁN, F.A.; ENGELS, J. and RAMANATHA, R. (2005). Genetic characterization and its use in decision making for the conservation of crop germplasm. The role of biotechnology. IPGRI. Turin, Italy, p.121-128.
29. DVORAK, W.S.; HAMRICK, J.L. and HODGE, G.R. (1999). Assessing the sampling efficiency of *ex situ* conservation efforts in natural pine populations in Central America. En: Forest Genetics 6(1). p. 21-28.
30. DVORAK, W.S.; GUTIÉRREZ, E.A.; GAPARE, W.I.; HODGE, G.R.; OSORIO, L.F.; BESTER, C. and KIKUTO, P. (2000). "*Pinus maximinoi*". En: Conservation and testing of tropical & subtropical forest tree species by the CAMCORE Cooperative, College of Natural Resources, NCSU. Raleigh, NC. USA, p. 107-127.
31. DVORAK, W.S.; JORDON, A.P.; HODGE, G.P. and ROMERO, J.L. (2000a). Assessing evolutionary relationships of pines in the Oocarpae and Australes subsections using RAPD markers. En: New Forest 20. p. 163-192.
32. FARGON, A. and STYLES, B.T. (1997). *Pinus* (Pinaceae). Flora Neotropical Monograph 75. En: The New York Botanical Gardens. p. 291.
33. FREGENE, M.; VARGAS, J.; IKEA, J.; ANGEL, F.; TOHME, J.; ASIEDU, R.A.; AKORADA, M. and ROCA, W. (1994). Variability of chloroplast DNA and nuclear ribosomal DNA in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) and its wild relatives. En: Theor Appl Genet 89. p. 719-727.
34. FREGENE, M.; SUÁREZ, M.; MKUMBIRA, J.; KULEMBEKA, H.; NDEDYA, E.; KULAYA, A.; MITCHEL, S.; GULLBERG, U.; ROSLING, H.; DIXON, A. and KRESOVICH, S. (2003). Simple sequence repeat marker diversity in cassava landraces: genetic diversity and differentiation in an asexually propagated crop. En: Theor Appl Genet 107. p. 1,083-1,093.
35. FREYTAG, F. and DEBOUCK, D. (2002). Taxonomy, distribution and ecology of the genus *Phaseolus* (Leguminosae-Papilionoideae) in North America, Mexico and Central America. Botanical Research Institute of Texas. USA, p. 300.
36. FURNIER, G.R.; CUMMINGS, M.P. and CLEGG, M.T. (1990). Evolution of the avocado as revealed by DNA restriction fragment variation. En: Journal of Heredity 81. p. 183-188.

37. GILLIES, A.C.M.; NAVARRO, C.; LOWE, A.J.; NEWTONS, A.C.; HERNÁNDEZ, M.; WILSON, J. and CORNELIUS, J.P. (1999). Genetic diversity in Mesoamerican populations of mahogany (*Swietenia macrophylla*), assessed using RAPDs. En: *Heredity* 83. p. 722-732.
38. GUZMÁN, F.A.; AYALA, H.; AZURDIA, C.; DUQUE, M.C. and DE VICENTE, M.C. (2005). AFLP Assessment of Genetic Diversity of *Capsicum* Genetic Resources in Guatemala: Home Gardens as an Option for Conservation. En: *Crop Sci.* 45. p. 363–370.
39. HODGE, G.R. and DVORAK, W.S. (1999). Genetic parameter and provenance variation of *Pinus tecunumanii* in 78 international trials. En: *Forest Genetics* 6(3). p. 157-180.
40. HUANG, J.C. and SUN, M. (2000). Genetic diversity and relationships of sweet potato and its wild relatives in *Ipomoea* series *Batatas* (*Convolvulaceae*) as revealed by inter-simple sequence repeat (ISSR) and restriction analysis of chloroplast DNA. En: *Theor. and Appl. Genet* 100(7). p. 1,050-1,060.
41. HUTCHINSON, J.B.; SILOW, R.B. and STEPHENS, S.G. (1947). The evolution of *Gossypium*. Oxford University Press.
42. JARRET, R.L. and AUSTIN, D.F. (1994). Genetic diversity and systematic relationships in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) and related species as revealed by RAPD analysis. *Genet. Resour.* En: *Crop Evol.* 41(3). p. 165-173.
43. JENNING, D.L. (1995). Cassava. "*Manihot esculenta* (Euphorbiaceae)". SMARTT, J. y SIMMONDS, N.W. (Eds). *Evolution of Crop Plants*. Longman Scientific and Technical. p. 128-132.
44. JOBIN-DECOR, M.P.; GRAM., G.C.; HENRY, R.J. and DREW, R.A. (1997). RAPD and isozyme analysis of genetic relationships between *Carica papaya* and wild relatives. En: *Genetic Resources and Crop Evolution* 44. p. 471-477.
45. KHAIRALLAH, M.; SEAR, B. and ADAMS, W. (1992). Mitochondrial restriction fragment length polymorphisms in wild *Phaseolus vulgaris* L.; insights on the domestication of the common bean. En: *Theor. Appl. Genet* 64. p. 915-922.
46. LAVIN, M.; MATHEWS, S. and HUGHES, C. (1991). Chloroplast DNA variation in *Gliricidia sepium* (Leguminosae): intraspecific phylogeny and tokogeny. En: *American Journal of Botany* 78(11). p. 1,576-1,585.
47. LÓPEZ, Y.; MONTES, L. y AZURDIA, C. (2005). Caracterización molecular de poblaciones silvestres y cultivadas de loroco (*Fernaldia pandurata* Woodson) en El Salvador. Agricultural Development International. Documento en preparación.
48. MAHUKU, G.; JAR, C.; CAJIO, C. and BEEBE, S. (2002). Sources of resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in the secondary gene pool of *Phaseolus vulgaris* and in crosses of primary and secondary gene pools. En: *Plant Dis* 86(12). p. 1,383-1,387.

49. MALLIKARJUNA, A. K.; MANSHARDT R.M.; ZEE F. and MORDEN C.W. (1999). A phylogenetic analysis of the genus *Carica* L. (Caricaceae) based on restriction fragment length variation in a cpDNA intergenic spacer region. *Genet. Resour.* En: *Crop Evol.* 46. p. 579-586.
50. MANGELSDORF, P.C. and CAMERON, J.W. (1942). Western Guatemala, a secondary center of origin of cultivated maize varieties. *Bot. Mus. Leafl. Harvard Univ.* p. 217-252
51. MANO, Y.; MURAKI, M.; FUJIMORI, M.; TAKAMIZO, T. and KINDIGER, B. (2005). AFLPs-SSR maps of maize x teosinte and maize x maize: comparison of map length and segregation distortion. En: *Plant Breeding* 124. p. 432-439.
52. _____, (2005a). Identification of QTL controlling adventitious root formation during flooding conditions in teosinte (*Zea mays* ssp. *huehuetenangensis*) seedlings. En: *Euphytica* 142. p. 33-42.
53. MARITA, J.M.; NIENHUIS, J.; PIRES, J.L. and AITKEN, W.M. (2001). Analysis of genetic diversity in *Theobroma cacao* with emphasis on witches' broom disease resistance. En: *Crop Sci.* 41. p. 1,305-1,316.
54. MCCLINTOCK, B. (s.f.). Chromosome constitutions of Mexican and Guatemalan races of maize. Consultado el 1/08/06. Disponible en línea en: <http://profiles.nlm.nih.gov/LL/B/B/D/C/-/llbbdc.pdf>.
55. MILLER, A. and SCHAAL, B. (2005). Domestication of a Mesoamerican cultivated fruit tree, *Spondias purpurea*. En: *PNAS* 102(36). p. 1,2801-1,2806.
56. _____, (2006). Domestication and the distribution of genetic variation in wild and cultivated populations of the Mesoamerican fruit tree *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae). En: *Molecular Ecology* 15. p. 1,467-1,480.
57. MONTES, L.; AZURDIA, C.; BUITRAGO, R.; DEBOUCK, D.; TOHME, M. and FREGENE, M. (2004). Simple sequence repeat (SSR) assessment of genetic diversity of local cassava varieties from Guatemala. En: *International Scientific Meeting of the Cassava Biotechnology Network* (6, 2004, Cali, Colombia).
58. MORSHIDI, M. (1996). Genetic variability in *Carica papaya* and its related taxa. Dissertation submitted to the University of Hawaii, Honolulu. p. 282.
59. MOTAMAYOR, J.C. and LANUD, C. (2002). Molecular analysis of the origin and domestication of *Theobroma cacao* L. In: ENGELS, J.M.; RMANATHA, V.; RAMANATHA, A.; BROWN, A.H.D. and JACKSON, M.T. (Eds.). *Managing Plant Genetic Diversity*. IPGRI.
60. NEWTON, A.C.; ALLNUTT, T.R.; GILLIES, A.C.M.; LOWE, A.J. and ENNOS, R.A. (1999). Molecular phylogeography, intraspecific variation and the conservation of tree species. *Reviews.* En: *Tree* 14 (4). p. 140-145.

61. NEWTON, A.C.; ALLNUTT, T.R.; DVORAK, W.S.; DEL CASTILLO, R.F. and ENNOS, R.A. (2002). Pattern of genetic variation in *Pinus chiapensis*, a threatened Mexican pine, detected by RAPD and mitochondrial DNA RFLP markers. En: *Heredity* 89. p. 191-198.
62. NISHIKAWA, T.; SALOMON, B.; KOMATSUDA, T.; BOTHMER, R.V. and KADOWAKI, K. (2002). Molecular phylogeny of the genus *Hordeum* using three chloroplast DNA sequences. En: *Genome* 45(6). p. 1,157-1,166.
63. NOVICK, R.R.; DICK, C.W.; LEMES, M.R.; NAVARRO, C.; CACCONE, A. and BERMINGHAM, E. (2003). Genetic structure of Mesoamerican populations of Big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) inferred from microsatellite analysis. En: *Molecular Ecology* 12. p. 2,885-2,893.
64. OLSEN, K. and SCHAAL, B. (1999). Evidence on the origin of cassava: phylogeography of *Manihot esculenta*. *Proc Natl Acad Sci USA* 96, p. 5,586-5,591.
65. PICKERSGILL, B.; CHACÓN, M.I. and DEBOUCK, D.G. (s.f.). Multiple domestication and their taxonomic consequences: the example of *Phaseolus vulgaris*. Consultado el 21-07-06. Disponible en línea: <http://www.genres.de/IGRREIHE/DDD/22-11.pdf>.
66. ROGER, D.J. and APPAN, S.G. (1973). *Manihot*, *Manihotoides* (Euphorbiaceae). En: *Flora Neotropica*, Monograph No. 13. New York.
67. SCHMIT, V. and DEBOUCK, G. (1991). Observations on the origin of *Phaseolus polyanthus* Greenman. En: *Econ. Bot.* 45 (3). p. 345-364.
68. SCORA, R.W. and AHMED, M. (1993). Terpenes of *Persea tolimanensis* (Lauraceae), an ancestor of the Guatemalan avocados. En: *J. Agric. Food Chem.* 41.
69. TOHME, J.; GONZALEZ, D.; BEEBE S. and DUQUE, M. (1996). AFLP analysis of gene pools of a wild bean collection. En: *Crop. Sci.* 36. p. 1,375-1,384.
70. USDA, IPGRI y FAUSAC. (2006). Atlas de los parientes silvestres de las plantas cultivadas nativas de Guatemala. En edición final.
71. VÁSQUEZ, S.A. (1998). Estudio de la variabilidad genética a nivel molecular y cuantitativo de seis procedencias de caoba (*Swietenia macrophylla* King.) del área de Centro América y México. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Costa Rica, p. 93.
72. VOTAVA, E.J.; NABHAN, G.P. and BOSLAND, P.W. (2002). Genetic diversity and similarity revealed via molecular analysis among and within an *in situ* population and *ex situ* accessions of chiltepin (*Capsicum annum* var. *glabriusculum*). En: *Conservation Genetics* 3. p. 123-129.
73. WELLHAUSEN, E.J.; ROBERTS, J.M. and HERNÁNDEZ, E. (1952). Races of maize in Mexico. *Bussey Inst. Harvard Univ., Cambridge, MA.*
74. WELLHAUSEN, E.J.; FUENTES, A. and HERNÁNDEZ, A. (1957). Races of maize in Central America. *Natl. Resc.* En: *Council Publ.* 511.

75. WENDEL, J.F. (1995). Cotton, *Gossypium* (Malvaceae). En: SMARTT, J. and SIMMONDS, N.W. (Eds.). Longman Cientific & Technical, p. 358-366.
76. WENDEL, C.; BRUBAKER, L. and PERCIVAL, E. (1992). Genetic diversity in *Gossypium hirsutum* and the origin of Upland cotton. En: American Journal of Botany 79. p. 1,291-1,310.
77. WOLTERS, B. (1999). Dispersion and ethnobotany of the cacao tree and other Amerindian crop plants. En: Angewandte-Botanik 73 (3-4). p. 128-137.
78. YAMOAHA, E.T. (1975). Fertility, chromosomal and enzymatic relationships between five geographically distinct populations of *Capsicum frutescens* L. Dissertation, Univ. Calif. Davis, USA
79. ZENTMYER, G.A. and SCHIEBER, E. (1990). *Persea tolimanensis*: a new species for Central America. Acta Horticulturae p. 383-386.
80. ZHANG, D.P.; CARBAJULCA, D.; OJEDA, L.; ROSSEL, G.; MILLA, S.; HERRERA, C. and GHISLAIN, M. (2000). Microsatellite analysis of genetic diversity in sweet potato varieties from Latin America. CIP Program Report 1999-2000. p. 295-301.

