



## Estructura genética y aptitud ambiental de poblaciones de pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] en Chihuahua, México



Alan Álvarez-Holguín<sup>a</sup>

Carlos Raúl Morales-Nieto<sup>b\*</sup>

Raúl Corrales-Lerma<sup>a</sup>

Jesús Alejandro Prieto-Amparán<sup>a</sup>

Ireyli Zuluami Iracheta-Lara<sup>a</sup>

Nathalie Socorro Hernández-Quiroz<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). Campo Experimental La Campana. Carretera Chihuahua-Ojinaga km. 33.3, 32190. Aldama, Chihuahua, México.

<sup>b</sup> Universidad Autónoma de Chihuahua, Facultad de Zootecnia y Ecología. Chihuahua, México.

\* Autor de correspondencia: [cnieto@uach.mx](mailto:cnieto@uach.mx)

### Resumen:

En los últimos años se han realizado diversos trabajos para seleccionar genotipos sobresalientes de pastos para restauración de pastizales. Estos trabajos se han enfocado principalmente en características agronómicas y poca importancia se ha dado a la estructura genética y adaptación ambiental de los genotipos. El objetivo fue evaluar la estructura genética y aptitud ambiental de poblaciones de pasto banderita en Chihuahua, México. Se evaluaron 51 poblaciones de pasto banderita (*Bouteloua curtipendula*) a través de marcadores AFLP y análisis de su estructura genética. La aptitud ambiental de los grupos genéticos que se conformaron se determinó mediante el diseño de modelos que utilizan el algoritmo de MaxEnt. Lo anterior, representa una manera novedosa de usar el algoritmo, ya

que comúnmente solo se utiliza a nivel especie. El análisis STRUCTURE dividió las poblaciones de pasto banderita en dos grupos genéticos diferentes (AMOVA;  $P < 0.0001$ ). El 89 % de las poblaciones integradas al Grupo 1 habitan en la región semiárida y 90 % de las poblaciones del Grupo 2 se encuentran en la región árida. Los resultados del análisis de MaxEnt revelaron que los grupos genéticos tienen aptitud ambiental diferente. El nicho climático del Grupo 1 se encuentra en el centro y sur del estado, mientras que el del Grupo 2 se localiza en el centro, oeste y noreste. Por lo anterior, se concluye que los programas de restauración con pasto banderita deben realizarse con genotipos locales de cada ecorregión del Estado y en áreas con mayor aptitud ambiental.

**Palabras clave:** AFLP; Nicho climático; MaxEnt; STRUCTURE.

Recibido: 13/07/2020

Aceptado: 10/01/2022

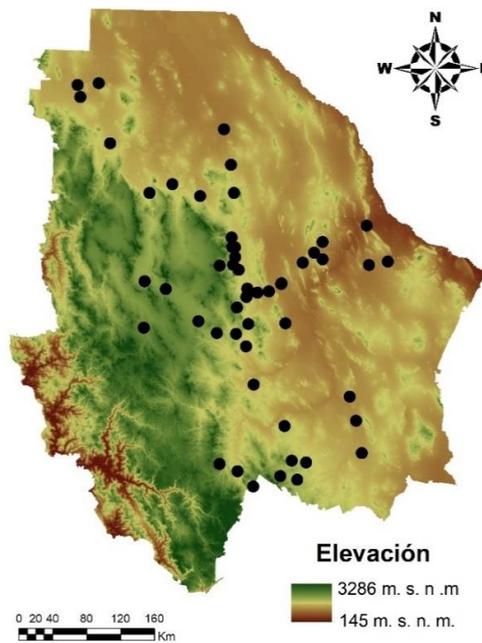
La degradación de los pastizales ocasiona una pérdida importante de productos y servicios que brindan estos ecosistemas al ser humano, como son el forraje para el ganado, captación de agua, retención de suelo y captura de carbono<sup>(1)</sup>. La fragmentación, expansión de especies invasoras, conversión de pastizales en áreas de agricultura, el crecimiento poblacional, entre otros, son algunas de los principales problemas que continúan afectando a los pastizales<sup>(2)</sup>. Para atender estos problemas en los últimos años se han realizado trabajos con la finalidad de seleccionar genotipos de diferentes especies de pastos para utilizarlos en la rehabilitación de pastizales<sup>(3,4,5)</sup>. Sin embargo, la selección de materiales se ha enfocado principalmente en características agronómicas y se le ha dado poca importancia a la estructura genética y al potencial de adaptación a condiciones climáticas.

La estructura genética de una especie la determina principalmente la adaptación a las condiciones ambientales de los sitios donde se distribuye. Por esta razón, conocer la estructura genética de las poblaciones puede ayudar a delimitar la distribución de los tipos genéticos y su uso potencial en programas de restauración ecológica<sup>(6,7)</sup>. Una de las especies más utilizadas en restauración de pastizales en el norte de México es el pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.], debido a que se adapta a una amplia gama de climas y tiene un excelente valor forrajero. Debido a esto, en los últimos años se han realizado diversos trabajos para seleccionar genotipos sobresalientes de pasto banderita, que puedan ser utilizados para restaurar los pastizales del estado de Chihuahua<sup>(8,9,10)</sup>. Sin embargo, es necesario que se analice la estructura genética de las poblaciones de esta especie en el Estado y la aptitud ambiental que poseen.

Una manera de estimar áreas con aptitud ambiental potencial para distribución de una especie, es mediante el uso de modelos matemáticos, tales como el método de máxima entropía que aplica el software (MaxEnt)<sup>(11)</sup>. El uso de este tipo de métodos mediante la implementación de MaxEnt tiene una serie de ventajas entre las cuales destacan las siguientes: solo se requiere datos de presencia para su uso, muestra resultados confiables con un número limitados de datos, se emplean datos ambientales de tipo continuo y/o categórico, los resultados se muestran en formato de grafico (mapa) lo cual facilita su interpretación. Así mismo, dentro de las virtudes que posee el software es que permite apreciar la relevancia que tiene cada variable ambiental en la distribución de la especie mediante la prueba de Jackknife que genera<sup>(11,12)</sup>. Por lo antes descrito, los modelos generados a partir de la implementación de MaxEnt han sido ampliamente utilizado para estimar el nicho climático de especies de flora y fauna<sup>(13,14)</sup>. Así, este modelo se ha utilizado para identificar áreas con aptitud ambiental con potencial para la distribución del pasto banderita en México y Estados Unidos<sup>(15,16)</sup>, lo cual se considera un requisito si se desea rehabilitar un ecosistema<sup>(17)</sup>. No obstante, esta herramienta solo se ha utilizado a nivel especie y no para estimar áreas con aptitud ambiental de tipos genéticos que existen dentro de las especies, lo cual podría ayudar para hacer más eficientes los programas de restauración de ecosistemas. Por lo anterior, el objetivo fue evaluar la estructura genética del pasto banderita en el estado de Chihuahua, México, aplicando los modelos de MaxEnt a nivel de grupo genético e identificando las áreas con aptitud ambiental para los grupos genéticos resultantes para la especie.

La toma de muestras se realizó en 51 poblaciones, distribuidas en 29 municipios del estado de Chihuahua, situado en el norte de México. Se encuentra dentro de las coordenadas geográficas de 32 y 25 latitud norte y -103 y -109 longitud oeste. Los sitios de muestreo se ubicaron en las eco-regiones árida y semiárida del Estado, con el objetivo de captar una mayor diversidad genética posible (Figura 1).

**Figura 1:** Localización geográfica del material genético colectado, correspondiente a 51 poblaciones de pasto banderita (*Bouteloua curtipendula*), distribuidas en el estado de Chihuahua, México



La estructura genética del pasto banderita fue analizada mediante marcadores moleculares AFLP (Polimorfismos en la longitud de fragmentos amplificados). En cada sitio se colectaron hojas de plantas, las cuales fueron utilizadas para la extracción de ADN, proceso realizado con base en el método propuesto por Doyle & Doyle<sup>(18)</sup>. El análisis AFLP se llevó a cabo mediante el método propuesto por Vos *et al.*<sup>(19)</sup>. El análisis AFLP comenzó con la digestión de 2  $\mu$ l de ADN diluido por medio de las enzimas de restricción EcoRI y MseI. Posteriormente, los fragmentos de ADN digeridos fueron ligados con adaptadores para EcoRI y MseI. Después, se adhirió un nucleótido extra a los primers (EcoRI + A y MseI + A) para realizar la pre-amplificación. La amplificación selectiva se realizó mediante cuatro combinaciones de primers marcados con fluorescencia: MseI + CTG - EcoRI + AAG, MseI + CTG - EcoRI + ACT, MseI + CAG - EcoRI + AGG, MseI + CAG - EcoRI + AAC. La reacción en cadena de la polimerasa se realizó en un termo ciclador cycler (Verity Applied Biosystems 2720), con el siguiente programa: un ciclo de 94 °C por 30 s, 65 °C por 30 s, 72 °C por 1 min; 12 ciclos de 94 °C por 30 s, 65 °C por 30 s, 72 °C por 1 min; 23 ciclos de 94 °C por 30 s, 56 °C por 30 s, 72 °C por 1 min. Los productos de la amplificación selectiva (2  $\mu$ l) se mezclaron con 8  $\mu$ l de formamida y 1  $\mu$ l de marcado Eco 700 GeneScan (Applied Biosystems). Finalmente, la separación de los fragmentos amplificados se hizo en el analizador de DNA LI-COR, cargando 0.8  $\mu$ l de muestra por pozo. Se utilizaron oligos o primers, marcados con fluorescencia, a diferentes longitudes de onda (700 nm y 800 nm). Con el patrón de bandas obtenido del análisis AFLP, se formó una matriz binaria de presencia (1) o ausencia (0) de bandas.

Para el análisis de la información, los datos binarios fueron sometidos a un análisis de estructura genética, con base en el algoritmo de agrupamiento Bayesiano, mediante el software STRUCTURE versión 2.3.4<sup>(20,21)</sup>. El programa STRUCTURE se corrió 30 veces para cada  $K$  número de conglomerados genéticos y se analizó desde  $K=1$  hasta  $K=10$ . En cada corrida se efectuaron 10,000 repeticiones de cadena de Markov-Monte Carlo (CMMC) y 100,000 periodos de rodaje (burn-in periods). Este análisis se realizó por medio de un modelo de mezcla y frecuencia de alelos correlacionados. Se consideró como número óptimo de  $K$  grupos al que obtuvo el valor mayor de la probabilidad posterior promedio (LK) y de  $\Delta K$ , de acuerdo con los criterios propuestos por Evanno *et al*<sup>(22)</sup>. Los valores de la probabilidad posterior promedio y  $\Delta K$  se obtuvieron a través del sitio web Structure Harvester<sup>(23)</sup>. La asociación entre las zonas climáticas del Estado y la distribución de las poblaciones integradas en los grupos genéticos se analizó mediante una prueba de independencia Ji-cuadrada ( $\alpha=0.05$ ).

Los grupos conformados en el análisis de estructura genética fueron comparados mediante un análisis de varianza molecular (AMOVA)<sup>(24)</sup>. Este análisis se llevó a cabo empleando el software GenAIEx versión 6<sup>(25)</sup>. Con los estadísticos F ( $\Phi_{ST}$ ) obtenidos del AMOVA, se calculó el índice de flujo genético entre grupos, con la fórmula  $N_m = [0.25 (1 - \Phi_{ST}) / (\Phi_{ST})]$ <sup>(26)</sup>. Adicionalmente, los datos genéticos fueron analizados mediante el algoritmo de Monmonier, para detectar posibles barreras eco-geográficas que afecten el flujo genético entre poblaciones. Este análisis se realizó con ayuda del software Barrier versión 2.2<sup>(27)</sup>, donde los valores de Bootstrap de cada barrera fueron calculados con 100 matrices de distancias del coeficiente Dice.

El software GenAIEx versión 6<sup>(25)</sup> fue utilizado para obtener los estadísticos de diversidad, porcentaje de loci polimórficos, promedio de alelos por locus, número de alelos efectivos, índice de información de Shannon ( $I$ ) y diversidad de Nei ( $He$ ), para los grupos genéticos formados por el análisis STRUCTURE. Estos índices fueron estimados con base en el supuesto de que cada locus representa un par de alelos, cuando en una banda se encuentra presencia o ausencia de fragmento AFLP. Los estadísticos de diversidad para cada población se compararon mediante la prueba Wilcoxon con corrección Bonferroni ( $\alpha=0.05$ ).

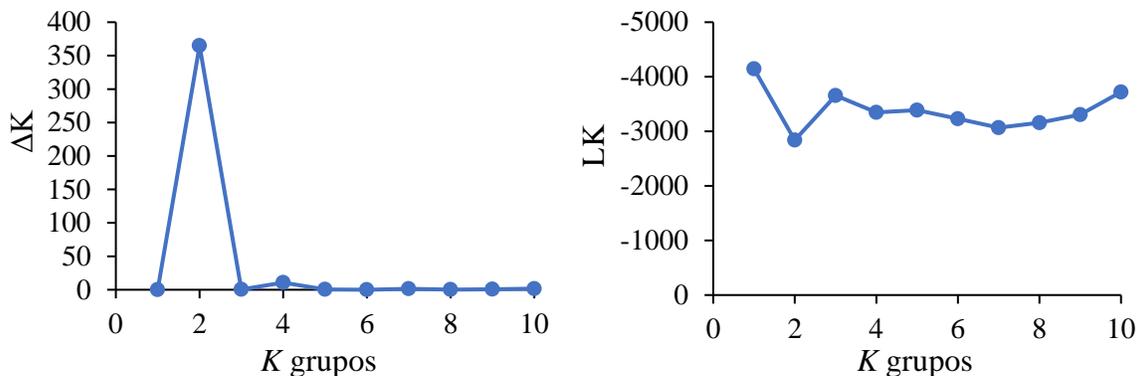
La aptitud ambiental de los grupos genéticos formados por el análisis STRUCTURE, fue determinada mediante el algoritmo de MaxEnt del software de MaxEnt 3.3.3<sup>(11)</sup>. El modelo se corrió con las coordenadas de las poblaciones analizadas genéticamente, para cada grupo genético por separado. Del conjunto de datos, el 75 % se utilizó para probar los modelos, mientras que el 25 % de los datos restantes fueron utilizados para validar los modelos, utilizando la prueba de bootstrap, con 50 réplicas. Los modelos de aptitud ambiental generados fueron evaluados utilizando el análisis de la curva característica de operación del receptor (ROC, por sus siglas en inglés) y el área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés). La puntuación del AUC es de utilidad para medir el rendimiento del modelo. Cuanto

más alto sea el valor de AUC (más cerca de 1), mejor será el modelo para estimar probabilidad de presencia de la especie.

Un total de 22 variables climáticas fueron utilizadas como predictoras para modelar la distribución potencial del pasto banderita. Se emplearon 19 variables bioclimáticas: temperatura promedio anual (Bio1), rango de temperatura promedio diurna (Bio2), oscilación térmica anual (Bio3), estacionalidad de la temperatura (Bio4), temperatura máxima del mes más caliente (Bio5), temperatura mínima del mes más frío (Bio6), rango de temperatura anual (Bio7), temperatura promedio del trimestre más húmedo (Bio8), temperatura promedio del trimestre más frío (Bio9), temperatura promedio del trimestre más caliente (Bio10), temperatura promedio del trimestre más frío (Bio11), precipitación anual (Bio12), precipitación del mes más húmedo (Bio13), precipitación del mes más seco (Bio14), estacionalidad de la precipitación (Bio15), precipitación del trimestre más húmedo (Bio16), precipitación del trimestre más seco (Bio17), precipitación del trimestre más caliente (Bio18) y precipitación del trimestre más frío (Bio19)<sup>(28)</sup>. Adicionalmente se incluyó la radiación solar promedio anual (Rad), evapotranspiración promedio anual (Vapr) velocidad del viento promedio anual (Wind). Las variables que se utilizaron se obtuvieron de la base de datos WorldClim (<https://www.worldclim.org>) y se delimitaron al espacio geográfico del estado de Chihuahua con el software ArcMap 10.3. Los datos climáticos son estimaciones de interpolación del periodo 1950-2000, con una resolución espacial de 30 arco-segundos. El resultado de la aplicación de MaxEnt es un mapa logístico, que muestra la distribución potencial del pasto banderita con valores que van de 0 (inadecuado) a 1 (óptimo).

El análisis de estructura genética (STRUCTURE) dividió a las poblaciones de pasto banderita en dos grupos genéticos, ya que  $K=2$  obtuvo los valores más altos de  $\Delta K$  y LK (Figura 2).

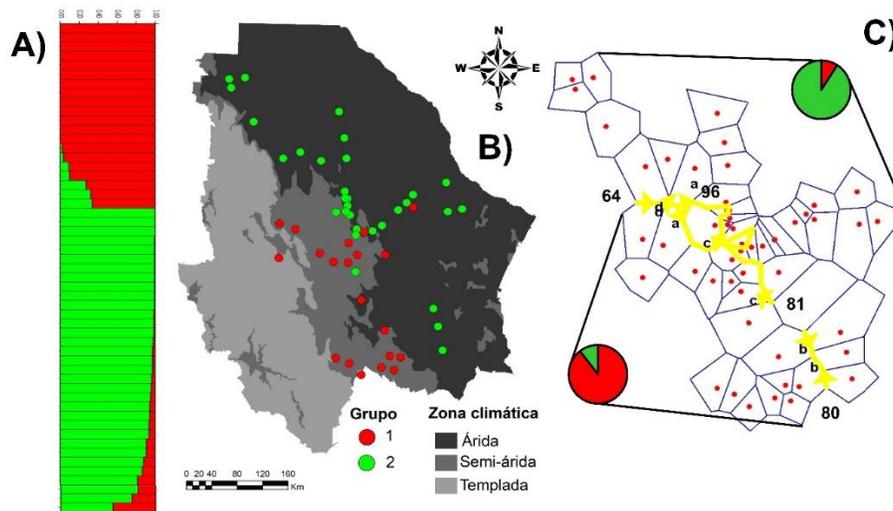
**Figura 2:** Valores de delta  $K$  ( $\Delta K$ ) y probabilidad posterior promedio (LK) para la estructura genética de 53 poblaciones de pasto banderita (*Bouteloua curtipendula*) de Chihuahua, México



Valores desde  $K=1$  hasta  $K=10$ , donde se muestra a  $K=2$  como número óptimo de grupos.

La divergencia genética de estos grupos parece haber sido generada por una adaptación a las condiciones climáticas del Estado, debido a que se encontró una alta asociación entre las eco-regiones del Estado y la formación de los grupos ( $J_i$  cuadrada= 32.9;  $P < 0.0001$ ). El 89 % de las poblaciones integradas al Grupo 1 se ubican en la región semiárida y el 11 % en la región árida. En contraste, el 90 % de las poblaciones del Grupo 2 se encuentran en la región árida y el 10 % en la región semiárida (Figura 3B). Estos resultados concuerdan con los obtenidos en el análisis BARRIER, el cual identificó barreras genéticas que coinciden con la frontera entre las regiones árida y semiárida (Figura 3C).

**Figura 3:** Estructura genética de 53 poblaciones de pasto banderita (*Bouteloua curtipendula*), en el estado de Chihuahua, México



A) Análisis STRUCTURE con  $K=2$  realizado con base en 186 fragmentos AFLP, el color representa la proporción de la probabilidad de pertenecer a cada grupo genético. B) Estructura en contexto geográfico de cada zona climática del Estado. C) Barreras genéticas identificadas mediante análisis BARRIER, líneas amarillas representan las barreras y los números el valor de Bootstrap (1000 remuestrajes). Gráficas circulares representa el porcentaje de poblaciones dentro de cada grupo, dentro de cada región.

Los grupos conformados por el análisis STRUTURE fueron significativamente ( $P < 0.0001$ ) diferentes, de acuerdo con el AMOVA. No obstante, las diferencias entre grupos solo explicaron el 7 % de la variación global, lo que indica que existe amplia variabilidad genética dentro de grupos. En pastos, es común que las diferencias entre grupos expliquen solamente una pequeña proporción de la variación total, ya que generalmente existe un alto flujo genético entre sus poblaciones<sup>(29,30)</sup>. Por otra parte, la baja diferenciación genética entre poblaciones (7 %), revelada por AMOVA, parece contrastar con la marcada asociación entre las zonas climáticas del Estado y la formación de los grupos. No obstante, esto puede deberse a que un solo locus puede estar altamente relacionado con la adaptación a condiciones climáticas. Tso y Allan<sup>(7)</sup> encontraron una alta relación entre la frecuencia de un solo locus con la precipitación del trimestre más seco del año ( $R^2=0.84$ ) y con la estacionalidad de la precipitación ( $R^2=0.77$ ), al estudiar poblaciones de *Bouteloua gracilis*.

El intercambio genético encontrado entre grupos genéticos ( $F_{st}= 3.41$ ) puede considerarse alto, en comparación con los resultados obtenidos en otras investigaciones. Durka *et al*<sup>(31)</sup>, encontraron un flujo genético de 0.76 entre 30 poblaciones del pasto *Stipa pulcherrima*, distribuidas por diferentes países de Europa y Asia. Así mismo, Mitchell *et al*<sup>(29)</sup> encontraron un  $F_{st}$  de 0.02 entre 85 poblaciones australianas de *Microlaena stipoides*. Ambos estudios fueron realizados mediante marcadores AFLP.

Los grupos formados por el análisis STRUCTURE mostraron diferencias significativas ( $P<0.05$ ) en los parámetros de diversidad evaluados. El Grupo 2, que se distribuye principalmente en la región árida, obtuvo los valores más altos ( $P<0.05$ ) en todos los parámetros de diversidad (Cuadro 1). Este resultado es consistente con Zhang *et al*<sup>(32)</sup>, quienes encontraron que los niveles de diversidad genética de *Festuca ovina* son mayores en zonas áridas. Estos investigadores obtuvieron una correlación positiva entre el índice de diversidad genética de Nei y la temperatura media anual ( $r= 0.56$ ) y una correlación negativa ( $r= -0.60$ ) con la precipitación media anual. Resultados similares fueron también encontrados en *Dactylis glomerata*<sup>(33)</sup>. Diversos estudios señalan que las poblaciones de plantas tienden a poseer mayor diversidad en ambientes adversos<sup>(34,35)</sup>. Las poblaciones que se desarrollan en ambientes altamente áridos tienden a poseer mayor diversidad genética como mecanismo de adaptación a la sequía<sup>(36)</sup>.

Por otra parte, ambos grupos presentaron alto nivel de diversidad genética dentro de ellos, de acuerdo con el índice de información de Shannon (Grupo 1 = 0.302 y Grupo 2= 0.427). En comparación, Todd *et al*<sup>(37)</sup> evaluaron 56 accesiones de *Panicum virgatum* y obtuvieron un valor de  $I$  de 0.317. Así mismo, en 281 cultivares de *Pennisetum purpureum* encontraron valores de  $I$  de entre 0.12 y 0.34<sup>(38)</sup>. Dado el amplio número de genotipos analizados en las investigaciones antes mencionadas, se puede considerar que la diversidad genética encontrada en este estudio fue alta para ambos grupos.

**Cuadro 1:** Parámetros de diversidad de dos grupos genéticos de pasto banderita (*Bouteloua curtipendula*) del estado de Chihuahua, México

Grupo	Porcentaje de loci polimórficos	Promedio de alelos por locus	Número de alelos efectivos	$I$	$H_e$
Grupo 1	59.1	1.56 <sup>b</sup>	1.34 <sup>b</sup>	0.302 <sup>b</sup>	0.211 <sup>b</sup>
Grupo 2	90.4	1.90 <sup>a</sup>	1.43 <sup>a</sup>	0.427 <sup>a</sup>	0.280 <sup>a</sup>

<sup>ab</sup> Valores en una columna con la misma letra no son estadísticamente diferentes ( $P<0.05$ ; Wilcoxon con corrección Bonferroni).  $I$ = índice de información de Shannon;  $H_e$ = diversidad genética de Nei.

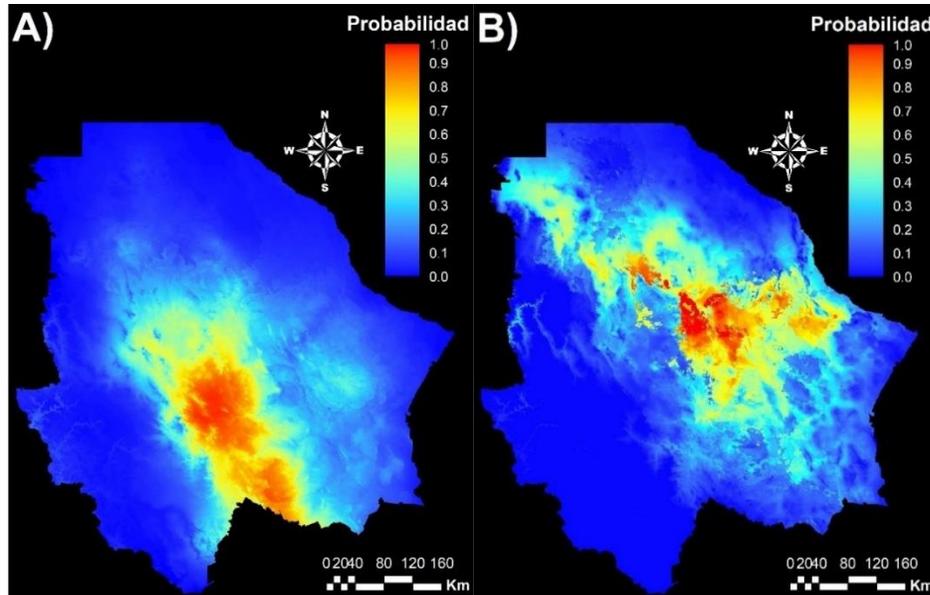
El modelo de MaxEnt se alimentó con las coordenadas de 20 poblaciones para el Grupo 1 y 32 para el Grupo 2 de acuerdo a la división resultante del análisis STRUCTURE. Este modelo

mostró que el nicho climático del Grupo 1 obtuvo un valor promedio de AUC de 0.91, con una desviación estándar de 0.031. El valor promedio de AUC del nicho climático del Grupo 2 fue de 0.93, con una desviación estándar de 0.015. Por esta razón, se puede considerar que la estimación de la aptitud ambiental de ambos grupos genéticos tiene un alto grado de confiabilidad<sup>(11,39)</sup>. La Figura 4 muestra la aptitud ambiental de ambos grupos genéticos, donde se observa que el nicho climático de ambos grupos se diferencia claramente. El nicho climático del Grupo 1 se distribuye principalmente en el centro y sur del estado de Chihuahua (Figura 4A), mientras que el del Grupo 2 se localiza en el centro, oeste y noreste del Estado (Figura 4B). Estos resultados sugieren que los grupos genéticos divergieron por una adaptación evolutiva y que cada genotipo está adaptado a las condiciones climáticas de la región. En este sentido, los programas de restauración con pasto banderita deberían ser realizados con materiales locales de cada eco-región del estado de Chihuahua. Sin embargo, los programas de restauración de pastizales en México se han realizado con materiales extranjeros, debido principalmente a la baja disponibilidad de semilla. En el caso del pasto banderita, se han utilizado variedades provenientes de Estados Unidos. Por ejemplo, se ha utilizado la variedad “El Reno” del pasto banderita con resultados desfavorables debido a su baja adaptabilidad al clima de México. Respecto a esto, Morales *et al*<sup>(40)</sup> analizaron 277 genotipos de pasto banderita, colectados en diferentes estados de México, y encontraron que más de la mitad de ellos presentaron mejor potencial productivo que la variedad El Reno. Otros investigadores<sup>(4)</sup> encontraron que la variedad El Reno presenta baja capacidad de establecimiento y producción de forraje, en comparación con materiales nativos.

Diversas investigaciones señalan que los programas de restauración se deben realizar con materiales locales, lo que garantiza una mayor probabilidad de éxito y además se preserva la estructura genética local<sup>(41,42)</sup>. Esto concuerda con los resultados del presente estudio, los cuales proponen que los programas de revegetación con pasto banderita deben ser realizados con materiales de cada eco-región del estado de Chihuahua.

La alta diversidad encontrada dentro de cada grupo genético sugiere la posibilidad de seleccionar genotipos sobresalientes para cada eco-región. En los últimos años se ha realizado un importante número de trabajos para seleccionar genotipos sobresalientes de pasto banderita<sup>(9,43)</sup>. No obstante, estas investigaciones han dado poca importancia a las condiciones ambientales a las que están adaptados los diferentes genotipos y se han enfocado principalmente en características productivas. Por el contrario, los resultados de la presente investigación proveen información básica sobre la aptitud ambiental potencial de las poblaciones de pasto banderita en el estado de Chihuahua, la cual podría apoyar a los programas de selección de genotipos productivos.

**Figura 4:** Mapas del modelo MaxEnt para dos grupos genéticos de pastos banderita (*Bouteloua curtipendula*) identificados mediante marcadores AFLP y análisis STRUCTURE



Grupo 1 (A) y Grupo 2 (B), donde el color rojo representa las áreas con mayor aptitud ambiental y el color azul menor aptitud.

Las variables de mayor contribución sobre el modelo de aptitud ambiental del Grupo 1 fueron estacionalidad de la precipitación (79.5 %) y precipitación del trimestre más frío (7.4 %). Por otra parte, el modelo de aptitud ambiental del Grupo 2 estuvo influenciado principalmente por la precipitación del trimestre más frío (36.2 %), oscilación térmica anual (13.2 %), radiación solar promedio anual (8.1 %) y temperatura media del trimestre más seco (7.4 %; Cuadro 2). Estos resultados concuerdan con investigaciones previas, realizadas para modelar el nicho climático del pasto banderita en México y Estados Unidos. Respecto a esto, Martínez *et al.*<sup>(16)</sup> encontraron que la oscilación térmica y la precipitación fueron los descriptores ecológicos que más contribuyeron en la distribución potencial del pasto banderita en México. Así mismo, Martinson *et al.*<sup>(15)</sup> concluyeron que la temperatura media anual fue el factor más importante en la distribución potencial de este pasto en Estados Unidos.

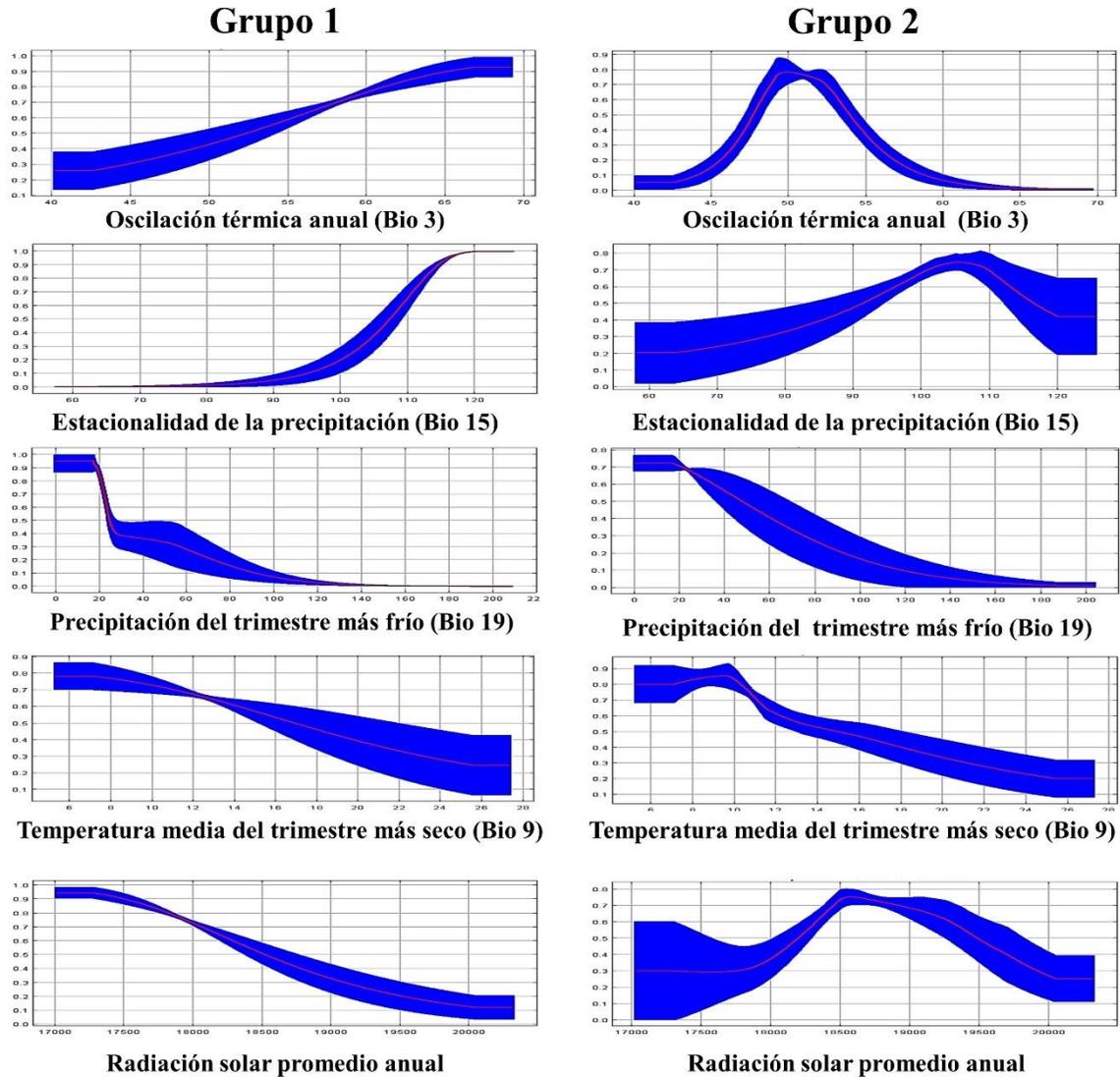
Para un análisis más detallado, las curvas de respuestas de las variables de mayor contribución se ilustran en la Figura 5. Acorde a estas curvas, el Grupo 1 presenta mayor probabilidad de desarrollarse en áreas con más de 120 del coeficiente de la estacionalidad de la precipitación y se desarrolla mejor en zonas de entre 0 y 20 mm de precipitación en el trimestre más frío (diciembre, enero y febrero). Por otra parte, el Grupo 2 también se desarrolla mejor en zonas con entre 0 y 20 mm de precipitación de trimestre más frío. Además, prefiere áreas con oscilación térmica anual de entre 49 y 53, radiación solar promedio anual de entre 18,500 y 19,000 w m<sup>-2</sup> y temperatura media del trimestre más seco de 6 a 10 °C. Los

resultados de las curvas de respuesta de los grupos genéticos sugieren que el Grupo 1 no resiste periodos amplios de sequía y necesita una precipitación dispersa durante los meses cálidos del año (junio-octubre). Por otra parte, el Grupo 2 puede resistir menor oscilación térmica, mayor temperatura y mayor radiación solar, pero necesita que la precipitación se concentre en los meses más cálidos. Lo anterior resalta las diferencias evolutivas de cada grupo genético y la importancia de utilizarlos en la eco-región de donde son originarios.

**Cuadro 2:** Contribución relativa (%) de variables ambientales sobre el modelo de aptitud ambiental (MaxEnt) de dos grupos genéticos de pasto banderita (*Bouteloua curtipendula*)

ID	Variable	Contribución (%) para el Grupo 1	Contribución (%) para el Grupo 2
Wind	Velocidad del viento promedio anual	0.6	6.7
Rad	Radiación solar promedio anual	2.7	8.1
bio-2	Rango de temperatura promedio diurna [media mensual (temperatura máxima – temperatura mínima)]	2.2	2
bio-3	Oscilación térmica anual (Rango de temperatura promedio diurna / Rango de temperatura anual) x (100)	1.1	13.2
bio-9	Temperatura media del trimestre más seco	1.8	7.4
bio-13	Precipitación en el mes más húmedo	0.1	4.3
bio-14	Precipitación en el mes más seco	0.3	4.3
bio-15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)	79.5	1.4
bio-17	Precipitación del trimestre más seco	0.2	5.3
bio-18	Precipitación del trimestre más caliente	0.8	3.4
bio-19	Precipitación del trimestre más frío	7.4	36.2

**Figura 5:** Curva de respuesta de dos grupos genéticos de pasto banderita (*Bouteloua curtipendula*) de acuerdo a las variables de mayor influencia sobre su aptitud ambiental



En conclusión, las poblaciones de pasto banderita del estado de Chihuahua están divididas en dos grupos genéticos. La distribución de estos grupos está altamente influenciada por las condiciones climáticas de las eco-regiones del Estado y cada grupo genético posee un nicho climático diferente. Se recomienda que los programas de restauración con pasto banderita se realicen con genotipos locales de cada eco-región del estado de Chihuahua y en áreas con aptitud ambiental. Así mismo, podrían utilizarse en áreas con condiciones edafoclimáticas similares a las de Chihuahua. La diversidad genética encontrada dentro de cada grupo genético representa una oportunidad para genotipos sobresalientes, los cuales puedan ser utilizados en programas de restauración de pastizales para cada eco-región. No obstante, es necesario realizar estudios que consideren proyecciones climatológicas, ya que se desconoce

cómo puede afectar el cambio climático a los tipos genéticos de pasto banderita y sus repercusiones en futuros trabajos de restauración.

### Literatura citada:

1. Chaplot V, Dlamini P, Chivenge P. Potential of grassland rehabilitation through high density-short duration grazing to sequester atmospheric carbon. *Geoderma* 2016;271:10-17.
2. Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GO, Swartz B, Quental TB, *et al.* Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 2011;471:51-57.
3. Morales NCR, Melgoza CA, Jurado GP, Martínez SM, Avendaño AC. Caracterización fenotípica y molecular de poblaciones de zacate punta blanca (*Digitaria californica* (Benth.) Henr.). *Rev Mex Cienc Pecu* 2012;3:171-184.
4. Sánchez-Arroyo JF, Wehenkel C, Carrete-Carreón FO, Murillo-Ortiz M, Herrera-Torres E, Quero-Carrillo R. Establishment attributes of *Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr. populations native to Mexico. *Rev Fitotec Mex* 2018;41:237-243.
5. Morales-Nieto CR, Álvarez-Holguín A, Villarreal-Guerrero F, Corrales-Lerma R, Pinedo-Álvarez A, Martínez-Salvador M. Phenotypic and genetic diversity of blue grama (*Bouteloua gracilis*) populations from Northern Mexico. *Arid Land Res Manag* 2020;34:83-98.
6. Mattioni C, Martin MA, Chiocchini F, Cherubini M, Gaudet M, Pollegioni, *et al.* Landscape genetics structure of European sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill): indications for conservation priorities. *Tree Genet Genomes* 2017;13:1-14.
7. Tso KL, Allan GJ. Environmental variation shapes genetic variation in *Bouteloua gracilis*: Implications for restoration management of natural populations and cultivated varieties in the southwestern United States. *Ecol Evol* 2019;9:482-499.
8. Corrales LR, Morales NCR, Melgoza CA, Sierra TJS, Ortega GJÁ, Méndez ZG. Caracterización de variedades de pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] recomendadas para rehabilitación de pastizales. *Rev Mex Cienc Pecu* 2016;7:201-211.
9. Morales NCR, Avendaño AC, Melgoza CA, Vega GK, Quero CA, Martínez SM. Caracterización morfológica y molecular de poblaciones de pasto banderita (*Bouteloua curtipendula*) en Chihuahua, México. *Rev Mex Cienc Pecu* 2016;7:455-469.
10. Álvarez-Holguín A, Morales-Nieto CR, Melgoza-Castillo A, Méndez-Zamora G. Germinación de genotipos de pasto banderita (*Bouteloua curtipendula*) bajo diferentes presiones osmóticas. *ERA* 2017;4:161-168.

11. Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model* 2006;190:231-259.
12. Abdelaal M, Fois M, Fenu G, Bacchetta G. Using MaxEnt modeling to predict the potential distribution of the endemic plant *Rosa arabica* Crép. in Egypt. *Ecol Inform* 2019;50:68-75.
13. Cruz-Cárdenas G, Villaseñor JL, López-Mata L, Martínez-Meyer E, Ortiz E. Selección de predictores ambientales para el modelado de la distribución de especies en MaxEnt. *Rev Chapingo Ser Cie* 2014;20:187-201.
14. Tran VD, Vu TT, Tran QB, Nguyen TH, Ta TN, Ha TM *et al.* Predicting suitable distribution for an endemic, rare and threatened species (grey-shanked douc langur, *Pygathrix cinerea* Nadler, 1997) using MaxEnt model. *Appl Ecol Env Res* 2018;16:1275-1291.
15. Martinson EJ, Eddy ZB, Commerford JL, Blevins E, Rolfsmeier SJ, McLauchlan KK. Biogeographic distributions of selected North American grassland plant species. *Phys Geogr* 2011;32:583-602.
16. Martínez SJÁ, Duran PN, Ruiz CJA, González EDR, Mena MS. Áreas con aptitud ambiental para [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] en México por efecto del cambio climático. *Rev Mex Cienc Pecu* 2020;11:49-62.
17. Hufford KM, Mazer SJ. Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends Ecol Evol* 2003;18:147-155.
18. Doyle JJ. A rapid total DNA preparation procedure for fresh plant tissue. *Focus* 1990;12:13-15.
19. Vos P, Hogers R, Bleeker M, Reijans M, Lee TVD, Hornes M, *et al.* AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Res* 1995;23:4407-4414.
20. Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 2000;155:945-959.
21. Falush D, Stephens M, Pritchard JK. Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Mol Ecol Notes* 2007;7:574-578.
22. Evanno G, Regnaut S, Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol Ecol* 2005;14:2611-2620.
23. Earl DA, VonHoldt BM. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv Genet Resour* 2012;4:359-361.

24. Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 1992;131:479-491.
25. Peakall ROD, Smouse PE. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol Ecol Notes* 2006;6:288-295.
26. Whitlock MC, Mccauley DE. Indirect measures of gene flow and migration:  $F_{ST} \neq 1/(4Nm + 1)$ . *Heredity* 1999;82:117-125.
27. Manni F, Guérard E, Heyer E. Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Hum Biol* 2004;2:173-190.
28. Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 2005;25:1965-1978.
29. Mitchell ML, Stodart BJ, Virgona JM. Genetic diversity within a population of *Microlaena stipoides*, as revealed by AFLP markers. *Aust J Bot* 2015;62:580-586.
30. Wu WD, Liu WH, Sun M, Zhou JQ, Liu W, Zhang CL, *et al.* Genetic diversity and structure of *Elymus tangutorum* accessions from western China as unraveled by AFLP markers. *Hereditas* 2019;156:8.
31. Durka W, Nossol C, Welk E, Ruprecht E, Wagner V, Wesche K, *et al.* Extreme genetic depauperation and differentiation of both populations and species in Eurasian feather grasses (*Stipa*). *Plant Syst Evol* 2013;299:259-269.
32. Zhang C, Zhang J, Fan Y, Sun M, Wu W, Zhao W, *et al.* Genetic structure and eco-geographical differentiation of wild sheep Fescue (*Festuca ovina* L.) in Xinjiang, Northwest China. *Molecules* 2017;22:1316.
33. Zhang C, Sun M, Zhang X, Chen S, Nie G, Peng Y, *et al.* AFLP-based genetic diversity of wild orchardgrass germplasm collections from Central Asia and Western China, and the relation to environmental factors. *PloS One* 2018;13:e0195273.
34. Reisch C, Anke A, Rohl M. Molecular variation within and between ten populations of *Primula farinosa* (Primulaceae) along an altitudinal gradient in the northern Alps. *Basic Appl Ecol* 2005;6:35-45.
35. Kiambi DK, Newbury HJ, Maxted N, Ford-Lloyd BV. Molecular genetic variation in the African wild rice *Oryza longistaminata* A. Chev. et Roehr. and its association with environmental variables. *Afr J Biotechnol* 2008;7:1446-1460.

36. Zhao NX, Gao YB, Wang JL, Ren AZ. Genetic diversity and population differentiation of the dominant species *Stipa krylovii* in the Inner Mongolia Steppe. *Biochem Genet* 2006;44:513-526.
37. Todd J, Wu YQ, Wang Z, Samuels T. Genetic diversity in tetraploid switchgrass revealed by AFLP marker polymorphisms. *Genet Mol Res* 2011;10:2976-2986.
38. Wanjala BW, Obonyo M, Wachira FN, Muchugi A, Mula M, Harvey J, *et al.* Genetic diversity in Napier grass (*Pennisetum purpureum*) cultivars: implications for breeding and conservation. *AoB Plants* 2013;5:plt022.
39. Merow C, Smith MJ, Silander Jr JA. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 2013;36:1058-1069.
40. Morales NCR, Quero CA, Melgoza CA, Martínez SM, Jurado GP. Diversidad forrajera del pasto banderita [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.], en poblaciones de zonas áridas y semiáridas de México. *Téc Pecu Méx* 2009;47:231-244.
41. Mijnsbrugge VK, Bischoff A, Smith B. A question of origin: where and how to collect seed for ecological restoration. *Basic Appl Ecol* 2010;11:300-311.
42. Smith SW, Ross K, Karlsson S, Bond B, Upson R, Davey A. Going native, going local: revegetating eroded soils on the Falkland Islands using native seeds and farmland waste. *Restoration Ecology* 2018;26:134-144.
43. Morales-Nieto CR, Corrales-Lerma R, Álvarez-Holguín A, Villarreal-Guerrero F, Santellano-Estrada E. Caracterización de poblaciones de pasto banderita (*Bouteloua curtipendula*) de México para seleccionar genotipos con potencial para producción de semilla. *Rev Fitotec Mex* 2017;40:309-316.