



Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS

"DETERMINACION DEL TAMAÑO EFECTIVO EN UNA POBLACION
DE Echeveria gibbiflora D. C., EN EL PEDREGAL DE SAN
ANGEL, C. U., MEXICO"



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

T E S I S

Que para obtener el título de

B I O L O G O

p r e s e n t a

Carlos Fabián Vargas Mendoza

a mi Padre y a mi Madre
con mucho cariño, quienes
siempre estarán en mi memoria

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a todas las personas que ayudaron a que pudiera realizarse este trabajo, ya sea con su apoyo moral o con sugerencias, revisiones y préstamo de algún material.

En primer lugar quisiera dar las gracias a los miembros de mi familia a mi padre y madre, a mis hermanos y a mi tata, por su ayuda no sólo en estos años sino desde hace 25 años.

También quisiera agradecerle a Victor Parra, con quien realicé este trabajo. A Luis Equiarte por todas sus ideas y préstamo del material para la tesis. A Jorge Soberón, Raúl Benet, Carlos Cordero y Juan Nuñez, por sus revisión y sugerencias. A Alberto Aldama por la revisión del modelo de las vecindades. A Miguel Franco por el préstamo de la computadora. A el laboratorio de Microcine por las fotografías de las gráficas y las figuras, y al Sr. Pedro Chiriguchi por las fotos en el campo. También quisiera agradecerle a Ponciano su ilustración de la Echeveria gibbiflora, y a todos los cuates (Itzia, Jarvis, Gaby, Laura, Melina y Horacio).

Y muy especialmente quisiera agradecerle a Sachi por todo su enorme ayuda en el campo, en la mecanografía y redacción de el manuscrito, con las figuras, etc. etc.. Pero principalmente por su apoyo moral y cariño. Gracias

Este trabajo fué apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnologia (CONACyT), mediante una beca.

RESUMEN

En este trabajo se estimó el tamaño genéticamente efectivo de una población de la Crassulaceae Echeveria gibbiflora D.C., en el Pedregal de San Angel, usando el método de la vecindades de Wright (1943, 1946, 1969).

En el estudio de la genética de poblaciones es de interés conocer la forma en la que actúan las fuerzas evolutivas (Selección Natural, Mutación, Migración y Deriva Génica). Wright (1929, 1931) mostró que el tamaño efectivo puede afectar la importancia de estas fuerzas en la determinación de las frecuencias de los genes en las poblaciones. Así mientras menor sea el tamaño de una población mayor efecto tendrá la Deriva Génica (Falconer 1986). El modelo de las Vecindades fue propuesto inicialmente por Wright en 1943 para tratar de explicar la posible diferenciación que sufren las poblaciones continuas. Este modelo postula que, los apareamientos efectivos de una población se van a dar dentro de un círculo de radio 2θ y área $(3.1416) 4\theta^2$, en la cual se encuentran una densidad efectiva "d", de individuos adultos. De esta forma el Tamaño Efectivo va a ser igual a $N_e = 4 (3.1416) \theta^2 d$.

De esta forma se buscó estimar en E. gibbiflora la dispersión del polen y las semillas, al igual que la densidad, para tener determinado el tamaño efectivo.

Para conocer la dispersión del polen se midió la distancia del vuelo del polinizador Cynantus latirostris, reportado como el único polinizador de esta población del Pedregal (Parra 1988), y el número de flores visitadas por inflorescencia. También se midió el flujo de polen con maracdores fluorescentes a la luz UV., en diferentes densidades de individuos reproductivos.

La dispersión de las semillas se efectúa por anemocoria, principalmente y al caer la inflorescencia en menor grado. Para conocer la distancia de dispersión se usaron trampas de vaselina para capturar la semillas, tanto para la anemocoria como para la caída de inflorescencias.

La densidad se estimó a lo largo de cuatro transectos tomando cuadrantes de 1 m, que iban del centro de la población a los extremos.

El tamaño efectivo encontrado para esta subpoblación varia entre 2 y 40 individuos. Wright (1951) considera que para poblaciones menores de 100 individuos el efecto del Deriva Génica es preponderante para la distribución de las frecuencias de los genes.

INDICE

I. INTRODUCCIÓN.

a) Tamaño Efectivo y Deriva Génica	2
b) Tamaño Efectivo	3
c) Las Causas de la Evolución (Haldane)	3
d) Teorema Fundamental (Fisher)	4
e) Proceso de los Equilibrios Intermitentes (Wright) ..	6
f) Aislamiento por Distancia	8
g) Gráficas	12

II. OBJETIVOS.

a) Objetivos	16
--------------------	----

III. MODELO DE LAS VECINDADES.

a) Modelo en una Línea	18
b) Modelo en un Área	22
c) Correcciones al Modelo	25

IV. GENERALIDADES.

a) Sitio de Estudio	
i) Topografía	28
ii) Datos Edáficos	28
iii) Clima	29
b) Datos Generales de <u>Echeveria gibbiflora</u>	29
c) Biología Reproductiva	
i) Polinizadores	30
ii) Sistema Reproductivo	31
iii) Frutos y Semillas	31
d) Figuras	33

V. MATERIAL Y METODOLOGÍA.

a) Flujo de Polen	
i) Movimiento del Polinizador	35
ii) Movimiento de Análogos de Polen	35
b) Dispersión de Semillas	
i) Anemocoria	36
ii) Caída de Inflorescencias	37

VI. RESULTADOS.

a) Flujo de Polen	
i) Vuelos del Polinizador	39
ii) Polvos Fluorescentes	39
b) Dispersión de Semillas	
i) Anamocoria	40
ii) Caída de Inflorescencias	41
c) Figuras	42

VII. ESTIMACIÓN DEL ÁREA DE LA VECINDAD Y TAMAÑO EFECTIVO.

a) Varianza Axial de la Dispersión de Polen	48
b) Varianza Axial de la Dispersión de las Semillas	48
c) Cálculo de la Densidad	49
d) Corrección para distribuciones no Normales.....	51
e) Cálculo del Área y Tamaño de la Vecindad	51
f) Análisis de Sensibilidad	52
g) Figuras	54

VIII. DISCUSION.

a) Flujo de Polen	60
b) Dispersión de Semillas	62
c) Tamaño Efectivo y Cálculo de la F_{is} y F_{st}	63
d) Tamaño Efectivo y Selección Natural	65
e) Crítica al Modelo de las Vecindades	65
f) Consideraciones Generales	67
g) Perspectivas.....	68
h) Figuras.....	69

IX. CONCLUSIONES.

a) Conclusiones generales del trabajo	73
---	----

X. CITAS BIBLIOGRÁFICAS.

a) Citas Bibliográficas	75
-------------------------------	----

INTRODUCCION

I. INTRODUCCION.

En esta primera parte y a manera de introducción, me gustaría comenzar con la polémica suscitada entre tres de los primeros exponentes en la genética de poblaciones, J.B.S. Haldane (1882-1964), R. Fisher (1890-1962) y S. Wright (1889-), en lo concerniente a la importancia que tenía para ellos el tamaño efectivo de las poblaciones y como manejan cada uno de ellos este parámetro en su trabajo, al igual que con un breve resumen de lo que es el tamaño efectivo.

a) Tamaño Efectivo y Deriva Génica.

La teoría de la genética de las poblaciones en esencia trata el estudio de las modificaciones de las frecuencias de los genes bajo cuatro causas fundamentales (Falconer 1986):

- 1) Diferencias de fertilidad y viabilidad: que es la contribución diferencial de gametos a las siguientes generaciones.
- 2) Tamaño de las poblaciones: el tamaño de la muestra de los genes de la población parental que serán heredados a la siguiente generación.
- 3) Mutación y migración: la entrada de genes en la población.
- 4) Sistema de apareamiento: la manera en la cual se forman los cigotos por la unión de los gametos de la generación parental.

En ausencia de selección natural, mutación, migración y otras fuerzas evolutivas, el efecto de la segregación aleatoria de los genes en los gametos de una población finita, puede producir fluctuaciones azarosas de las frecuencias de los alelos en loci polimórficos (Lande y Barrowclough 1987). Este fenómeno se conoce como Deriva Genica y tiende eventualmente a disminuir la variación genética dentro de las poblaciones y a mantenerlas homocigas (Wright 1931, Crow y Kimura 1970, Falconer 1986, Futuyma 1986). En una población idealizada las fluctuaciones al azar van a depender del tamaño de la población, siendo mayor mientras más pequeña sea esta, en una proporción que sigue una distribución binomial (para un locus dos alelos con frecuencias q y $1-q$). Esto es, $\Delta q = q(1-q)/2N_e$, donde N_e es el tamaño efectivo (Crawford 1984 b, Crow 1986, Falconer 1986, Futuyma 1986). Y la pérdida de heterocigosidad es de $1 - 1/2N_e$ por generación (Wright 1931).

Para conocer la fuerza con la que actúa la deriva génica y/o la selección natural, se ha propuesto la siguiente relación. Si $4N_eS \gg 1$, la selección natural va a tener un papel mayor que la deriva génica dentro de la población, y si $4N_eS \ll 1$ es el caso inverso (Crawford 1984 b).

De esta forma se puede tener una idea general de la importancia de estas dos fuerzas evolutivas en la población a partir de la cuantificación del tamaño efectivo (N_e).

b) Tamaño Efectivo:

El tamaño efectivo (N_e) es el número de individuos reproductivos en una población idealizada que muestra la misma tasa de endogamia o dispersión de las frecuencias alélicas de la población que se está considerando. (Crawford 1984a).

Normalmente el tamaño efectivo no puede ser obtenido mediante un simple censo, ya que es necesario en primer término distinguir los diferentes grupos de edades, y en segundo, para poblaciones dioicas, conocer el número de machos y hembras reproductivas de la población. El primero en notar esto fue Wright (1938), el cual trata las posibles desviaciones de las condiciones idealizadas (contribuciones diferentes a la siguiente generación, tamaños diferentes en el tiempo, generaciones sobrelapadas y sexos separados), y la forma en la cual estas afectan el cálculo del tamaño efectivo. Crawford (1984b) menciona que aún considerando las desviaciones anteriores y aplicando la fórmula adecuada (Ver Wright 1938, Crawford 1984b, Crow 1986, Falconer 1986,), a veces es necesario obtener la proporción N_e/N , para conocer el grado de endogamia y dispersión.

Con una población distribuida continuamente en un área geográfica, la estimación del N_e también presenta ciertas dificultades, la pregunta que se formulaba es ¿Si una población con amplia distribución (como en el caso de los pinos que cubren laderas de muchos cerros) es un área de panmixia, o esta área se restringe a una cierta distancia?. En 1943, 1946 Wright postula su modelo de aislamiento por distancia para tener un cálculo del tamaño efectivo de una población que se distribuye continuamente, más adelante se va a tratar este tema.

c) Las Causas de la Evolución (J.B.S Haldane):

La contribución a la teoría de la genética de poblaciones de Haldane es extensa y resaltan principalmente sus trabajos sobre la cuantificación de la selección natural. Sin embargo en su libro "Las Causas de la Evolución" (Haldane 1932, 1966) también trata las alteraciones cromosómicas, las poliploidías, y la

selección rápida como factores evolutivos importantes, lo que lo hace estar, en un punto intermedio entre Wright y Fisher (ver mas adelante).

Haldane (1932,1966) dedica un apartado en el apéndice de su libro para tratar el tema del tamaño de las poblaciones, abordando el caso de una población finita y lo que el llamó extinción azarosa (deriva génica).

Menciona que este punto ya ha sido tratado tanto por Fisher (1930,1958) como por Wright (1932) pero que quedan ciertos problemas que no se han podido salvar, e incluso han llevado a autores como Elton (1930) a pensar que la extinción azarosa es una fuerza evolutiva importante. Por esto Haldane (1932,1966) trata de llegar, de una forma cuantitativa, a ver si esta es de consideración o no.

Define una población de N_e individuos los cuales tienen una cierta variación en un número de genes x , y se pregunta ¿ Cuantas generaciones deben pasar para perder la variación debida a estos genes?.

Si existe en la población $2N_e$ juegos cromosómicos la fracción de genes perdidos por generación es $1/2N_e$, y considerando t generaciones la fórmula se aproxima a la exponencial $\exp -t/2N_e$. Si despejamos el tiempo de la fórmula anterior tenemos que la pérdida de un gen debido a la extinción azarosa es $2 \ln 2N_e = 1.39 N_e$.

Haldane (1932,1966) utiliza un ejemplo dado por Elton (1930) de una población de zorros del ártico en Canadá donde hay una reducción en el número poblacional de 800 000 a 80 000 individuos. Usando la fórmula anterior tenemos que $1.39 * 80 000$ es igual a 111,200 generaciones para perder un gen, y como el tiempo de generación de estos zorros es de tres años, se necesitan 333,600 años para que ocurra la extinción al azar de un gen.

Así Haldane (1932,1966) llega a considerar que esta fuerza es poco importante para explicar el cambio evolutivo. Esto es similar a las conclusiones del trabajo de Fisher (1930,1958).

d) Teorema Fundamental (R. Fisher):

El teorema fundamental de Ronald A. Fisher, ha sido para "la síntesis moderna", el núcleo en torno al cual se ha construido toda la estructura contemporánea con autores como Dobzansky, Simpson y Mayr. (Benet 1987).

En la pagina 38 de su libro "The Genetical Theory of Natural Selection", Fisher (1930, 1958) hace alusión a considerar el tamaño de una población y las fluctuaciones azarosas en el teorema fundamental de la siguiente forma:

..." Ya que el teorema solo es exacto para poblaciones idealizadas, en las cuales las fluctuaciones en las composiciones genéticas han sido excluidas, es importante obtener una estimación de la magnitud del efecto de estas fluctuaciones"... (Fisher 1930, 1958)

Fisher trata de obtener una expresión donde se pueda incluir los efectos de las fluctuaciones por errores de muestreo de un locus con dos alelos (dado por la varianza de la distribución binomial $pq/2n$) y la tasa de incremento en adecuación, definida como la sumatoria de la ventaja que da cada alelo sobre el valor promedio de la población, para cada loci polimorfo, llegando a la expresión:

$$\frac{1}{2n} \quad 2pq \quad \alpha^2 \quad (1)$$

donde p y q son las frecuencias de los genes y α^2 es la ventaja de un gen sobre el promedio de la población.

Si se toma la desviación estándar de la varianza en el incremento de la adecuación por generación, considerando las fluctuaciones por errores de muestreo, tenemos que:

$$1/T \quad \sqrt{(W/2n)} \quad (2)$$

donde T es el tiempo de generación y W es la varianza en el incremento en la adecuación

En las dos ecuaciones tenemos que la varianza por fluctuaciones al azar es más pequeña mientras más grande es la n ; y por lo tanto el incremento no se ve afectado. Fisher concluye que si nosotros tomamos el tiempo de una generación las fluctuaciones al azar esperadas son pequeñas con respecto al incremento en W .

Esto significa que la pequeña fluctuación al azar en las frecuencias de cada gen es balanceada en su efecto sobre un carácter seleccionado, hasta un grado en que las irregularidades en el avance evolutivo son de segundo orden con respecto a la tasa de incremento en la adecuación, (según la crítica de Wright

1930, a este punto).

Si N_e es muy pequeño, digamos menor de 10, el efecto ya no es tan insignificante pero para Fisher el tamaño de las poblaciones naturales era de miles de individuos. En una carta escrita a Wright en Agosto de 1929 Fisher comenta (en Provine 1986):

..." No estoy seguro de estar de acuerdo con usted sobre la magnitud de las poblaciones naturales . Reducir este a el número de una comarca , requiere que no haya difusión [migración] aún en el número de generaciones consideradas. Para propósitos relevantes, creo que N_e puede usualmente ser el total de poblaciones en el planeta, contando sólo a los sexualmente maduros, ...Para las aves dos veces el número de nidos puede ser bueno. Estoy agradecido sin embargo, de su énfasis en la importancia de este número:...

(Carta de Fisher a Wright en Provine 1986).

Esto nos muestra como Fisher no se ve en la necesidad de considerar más a fondo el tamaño efectivo o el efecto de la endogamia, ya que para el una población Mendeliana es toda la especie que existe en un momento dado en el planeta y esta no puede tener fluctuaciones por azar y mucho menos menguar el incremento en adecuación W .

e) Proceso de los Equilibrios Intermitentes (S.Wright):

En 1930 Sewall Wright publicó una revisión al libro de Fisher, en la cual puntualiza sus diferencias en la interpretación con este. Un punto en el que están en desacuerdo es en la importancia de la endogamia. Wright considera a esta como fundamental en la evolución de las especies, ya que desarrollo varios trabajos con ganado y animales de laboratorio donde encontro relación entre la pérdida de heterocigosis y el tamaño de una población. Mientras que Fisher jamás menciona el efecto endogámico, por ver a la selección como la única fuerza evolutiva importante. El mismo Wright dice:

..."Puede observarse que la concepción de la evolución del Dr. Fisher es puramente selección Darwiniana"...

Wright(1930.)

La concepción del proceso evolutivo con Wright es más completa, ya que considera muchos factores y su efecto en la distribución de las frecuencias génicas.

Un artículo que es importante de mencionar para mostrar el pensamiento de Wright en lo concerniente al tamaño de la población, es el de "Evolution in a Mendelian Population"

publicado en 1929 en el Anatomical Record. Es un artículo menos desarrollado que el publicado en 1931 en Genetics, pero que muestra claramente lo que posteriormente sería conocido como el proceso de los Equilibrios Intermitentes ("Shifting Balance").

En este artículo Wright menciona que las frecuencias de los genes están afectados por la mutación, selección, migración y variación al azar. Siendo posible hallar el grado en que cada una actúa, y los puntos de equilibrio a los cuales se puede llegar cuando todas estas fuerzas actúan en forma contrapuesta o a favor. Menciona también que estos equilibrios fluctúan con el tamaño de las poblaciones:

..."En una población muy pequeña, hay una fijación al azar casi completa, hay poca variación, es reducido el efecto de la selección y así hay una condición estática, modificada ocasionalmente por la fijación azarosa de una nueva mutación llevando a la degeneración y a la extinción. En una población grande, de entrecruzamiento libre, hay una gran variabilidad, pero tal aproximación de todas las frecuencias génicas al equilibrio hace que no haya evolución bajo condiciones estáticas... Con un tamaño intermedio de la población, hay continuamente cambios al azar de las frecuencias génicas y consecuentemente alteración de todos los coeficientes de selección, llevando a cambios relativamente rápidos, indefinidamente continuos, irreversibles y azarosos, pero no degenerativos aún bajo condiciones estáticas. No obstante la tasa absoluta es lenta, siendo limitada por la presión de mutación. Finalmente en una población grande pero subdividida, hay una continuamente cambiante diferenciación entre las razas locales, aún bajo condiciones uniformes y estáticas, las cuales a través de selección intergrupar, llevan a estas a una evolución indefinidamente continua, irreversible y adaptativa, viendo a la especie como un todo"... (Wright 1929.)

En los artículos que siguieron a este, Wright hace un tratamiento matemático mas formal, sobre todo en el artículo de 1931 donde muestra como se afecta la distribución de frecuencias de una población con libre entrecruzamiento y con selección génica en la fórmula siguiente:

$$Y = C e^{4Nsq q^{4N[mq_m + v] - 1} (1-q)^{4N[m(1-q_m) + v] - 1}} \quad (3)$$

En esta fórmula se predice la distribución de p y q considerando la tasa de mutación u y v, la fuerza de la selección s, la tasa de migración m y el tamaño de la población N, donde $C = 1/2 \log 3.6 N$. Así Wright conjunta en una fórmula el efecto de todas las fuerzas evolutivas, las cuales pueden estar en un

punto de equilibrio afectado principalmente por el tamaño de la población.

En 1932 Wright muestra una gráfica que ejemplifica sencillamente los resultados esperados en la fórmula (3). (ver figura 1). En esta figura se muestra mediante las flechas el efecto de cada fuerza evolutiva sobre las frecuencias genicas. Por un lado la selección s tiende a mantener la distribución agrupada en torno a $\bar{x}$, mientras que $N/4$ (ejemplifica la deriva génica) distribuye a la población en torno a 0 y a 1 dándole una forma de U a la distribución de frecuencias. La tasa de mutación u o v llevan hacia uno de los extremos, y la migración lleva hacia la $\bar{x}$ de la población total.

Comparando lo expuesto aquí por Fisher, Wright, y Haldane podemos contrastar que:

1) En el teorema fundamental de la selección natural la inclusión de la N tiene un efecto mínimo sobre la tasa de progreso y no es importante; similarmente Haldane considera a este parámetro poco relevante en el cambio evolutivo; mientras que en el proceso de los equilibrios intermitentes la N afecta la forma en la que las frecuencias se distribuyen en la población.

2) Para Fisher la estructura de la población no es considerada. Para Haldane se puede llegar a tener una pequeña población aislada que rompa su equilibrio no siendo esto lo común; para Wright una población subdividida es la base de la cual parte para el proceso de los Equilibrios Intermitentes ("Shifting Balance").

3) El proceso evolutivo en Fisher es gradual y siempre en aumento, la única fuerza importante es la selección natural que marca la velocidad de incremento en adecuación, y las mutaciones son la fuente última de la variación sobre la cual actúa la selección. Para Haldane la selección es el factor más importante, pero también considera factible la evolución por cambios rápidos, y la formación de nuevas especies por la ruptura de su equilibrio "metaestable". Contrastando, para Wright la evolución es un proceso complejo donde actúan varias fuerzas en conjunto llegando a diversos estados de equilibrio donde los cambios pueden ser tanto bruscos como graduales.

f) Aislamiento por Distancia.

Sin duda alguna para el planteamiento de Wright, resulta muy relevante conocer la estructura de las poblaciones además de su

tamaño efectivo, y establecer un tratamiento formal para la cuantificación de estos.

En 1938, Wright escribe su artículo "Size of Population and Breeding Structure in Relation to Evolution" donde establece este tratamiento matemático, donde se encuentran los principios del modelo usado en esta tesis, el modelo del aislamiento por distancia.

Este modelo supone que si una población está continuamente distribuida sobre un área, ésta se puede diferenciar localmente, si la población es más grande que el rango en el cual se desplazan los individuos (o los gametos), a lo largo de toda su vida. (Crow 1986).

Wright (1940, 1943) nos dice que es posible determinar una distancia con una cierta varianza en longitud y latitud, donde se encuentran los ancestros de la generación K para un individuo ubicado en un lugar determinado. En este sitio se asume que dichos ancestros pueden ser tomados al azar, estableciendo de esta forma una unidad de apareamientos libres, o área de panmixia. Por ejemplo la distancia a la cual se encuentran los abuelos, es dos veces la variación paterna $2R$ (esto es debido a que la función de localización de los abuelos está en función de los padres y de los hijos [nietos]), y el tamaño efectivo es KN , donde R es la distancia de dispersión y N el número de organismos reproductivos.

Wright (1940) nos muestra la diferenciación génica esperada en una cierta población distribuida en una línea o en un área, relacionando la desviación estándar de la media de q dentro de ciertas unidades panmíticas de tamaño N y la distancia (Fig. 2)

En la Figura 2 se observa que una población de $N_e = 1000$ la desviación estándar no cambia considerablemente con la distancia aún a más de 1000 (unidades de distancia). De esta forma esperaríamos tener una población homogénea (no estructurada). En la medida en que N_e disminuye de 100 hasta 10, la variación de las frecuencias crece gradualmente a menos de 10 unidades. Esto sugiere una variación en torno a q muy grande incluso a cortas distancias, y por lo mismo una estructuración local en la población. Por otro lado se ve como se afecta esta relación con la distribución espacial ya sea en una línea o en un área, viendo como la desviación crece mucho más en una dimensión que en dos.

De aquí nace el concepto de vecindad, o área de la vecindad, la cual se define como un área en la que se considera que los padres del individuo en el centro se pueden tomar al azar en

dicha área.

Este ha sido un método bastante popular para la estimación del N_e . En la Figura 3., se muestra una gráfica tomada de Eguiarte (sin publicar), donde se ven los diferentes tamaños efectivos obtenidos para varios grupos de plantas usando el modelo de las vecindades de Wright (1946). Es importante notar que la mayor parte de las estimaciones no están arriba de los 100 individuos.

También existen otros métodos menos sencillos que el de las vecindades para estimar el N_e los cuales requieren datos demográfico o genéticos. Crow y Denniston (1988) presentan un resumen de como obtener el número endogámico efectivo y el número de variación efectiva de una población, a partir de datos demográficos. Algunas fórmulas para hacer dichos cálculos son:

$$\frac{1}{N_{eI}} = \frac{\sigma^2_{mm.mf} + \mu_{mm} \mu_{mf}}{4 N_m t - 2 (\mu_{mm} \mu_{mf})} + \frac{\sigma^2_{fm.ff} + \mu_{fm} \mu_{ff}}{4 N_f t - 2 (\mu_{fm} \mu_{ff})} \quad (4)$$

donde N_{eI} es el número endogámico; $\sigma^2_{sm.sf}$ es la covarianza del número de hijos machos y hembras para un progenitor de sexo s (σ, ϕ); μ_m y μ_f son el número promedio de hijos e hijas de un padre de sexo s ; y $N_s t - 2$ es el número de individuos de sexo s en la generación $t - 2$.

Esta fórmula es aplicable para el caso de una especie con sexos separados donde es fácil distinguir la progenie femenina y masculina.

Ahora para el caso de una planta monoica con posibilidad de autopolinización tenemos:

$$\frac{1}{N_{eI}} = \frac{\mu_k + \sigma^2_{ep} / \mu_k}{N t - 1 \mu_k} \quad (5)$$

donde μ_p es el número promedio de granos de polen por padre; μ es el promedio de gametos femeninos por padre; $\mu_k = \mu_e = \mu_p$; y σ^2_{ep} es la covarianza entre el número de gametos femeninos y masculinos observados por padre.

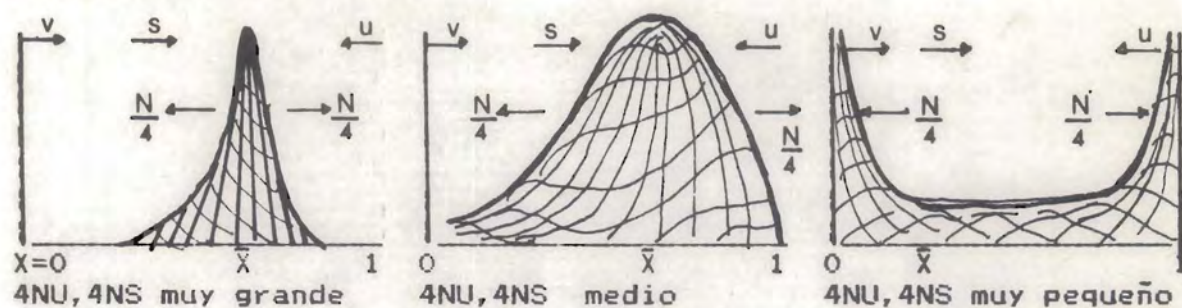
El número de variación efectiva se calcula según Crow et al (1988) de la siguiente forma:

$$\frac{1}{NeV} = \frac{1}{2(2Ns - 1)} \left[\frac{1}{\mu_{sm}} + \frac{1}{\mu_{sf}} + \frac{\sigma^2_{sm}}{\mu_{sm}} + \frac{2\sigma^2_{sm.sf}}{\mu_{sm}\mu_{sf}} + \frac{\sigma^2_{sf}}{\mu_{sf}} \right] \quad (6)$$

donde σ^2_{sm} y σ^2_{sf} es la varianza de hijos e hijas de un progenitor de sexo s; y μ_{sm} y μ_{sf} es el promedio de hijos e hijas para dicho progenitor.

Como se puede observar estas fórmulas requieren de la obtención de parámetros demográficos que son obtenidos generalmente en poblaciones animales. Sin embargo con poblaciones de plantas distribuidas en un amplio espacio geográfico, el modelo de las vecindades puede ser más adecuado.

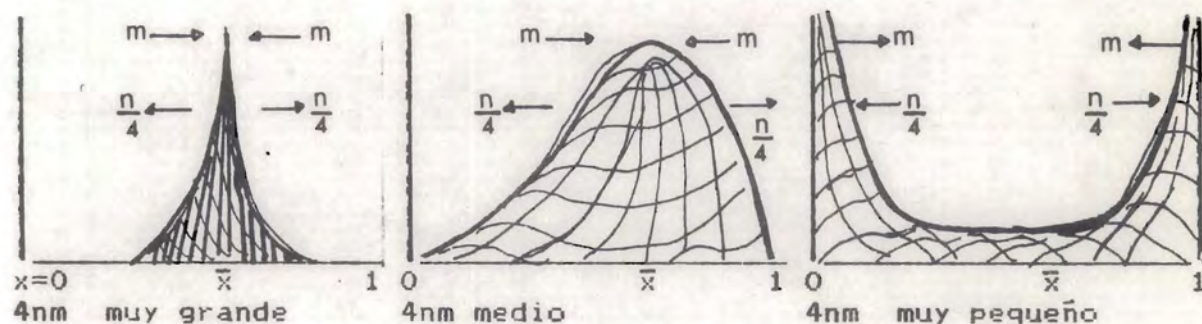
A. Especie como un todo



Símbolos:

x = Frec. génica, y = probabilidad, C = Coeficiente, N = tamaño de la población, s = coeficiente de selección, v, u = tasa de mutación por generación.

B. Razas Locales.



Símbolos:

x = Frec. génica, y = probabilidad, c = coeficiente, n = número poblacional, s = coeficiente de selección, m = tasa de migración.

Figura 1. Distribución de las Frecuencias Génicas esperadas de la ecuación (3). (Wright 1932)

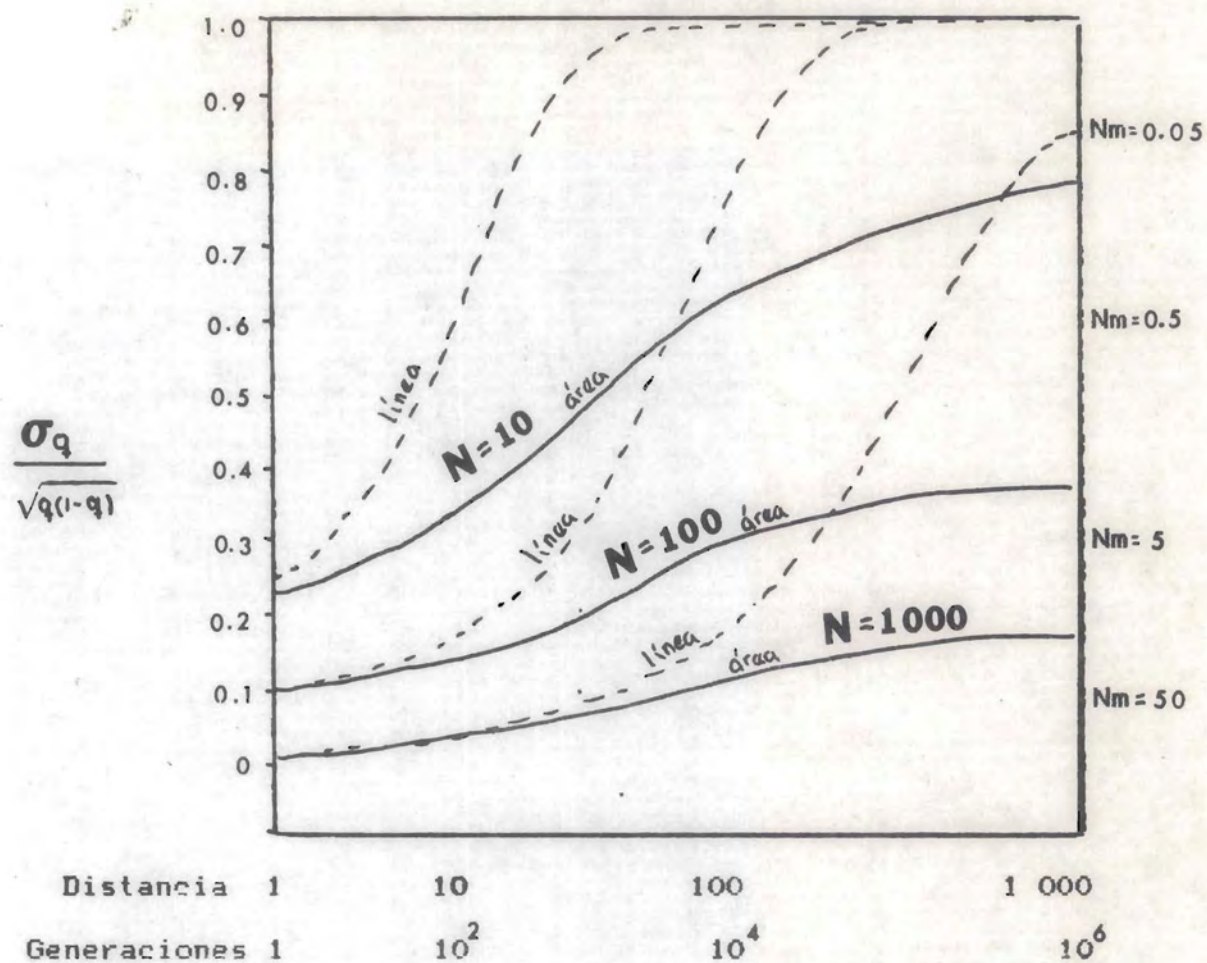


Figura 2. Desviación Estandar de distintos valores de N_e (10, 100, 1 000), para el caso de una población en una línea (raya punteada) o en un área (raya continua). Tomado de Wright (1940).

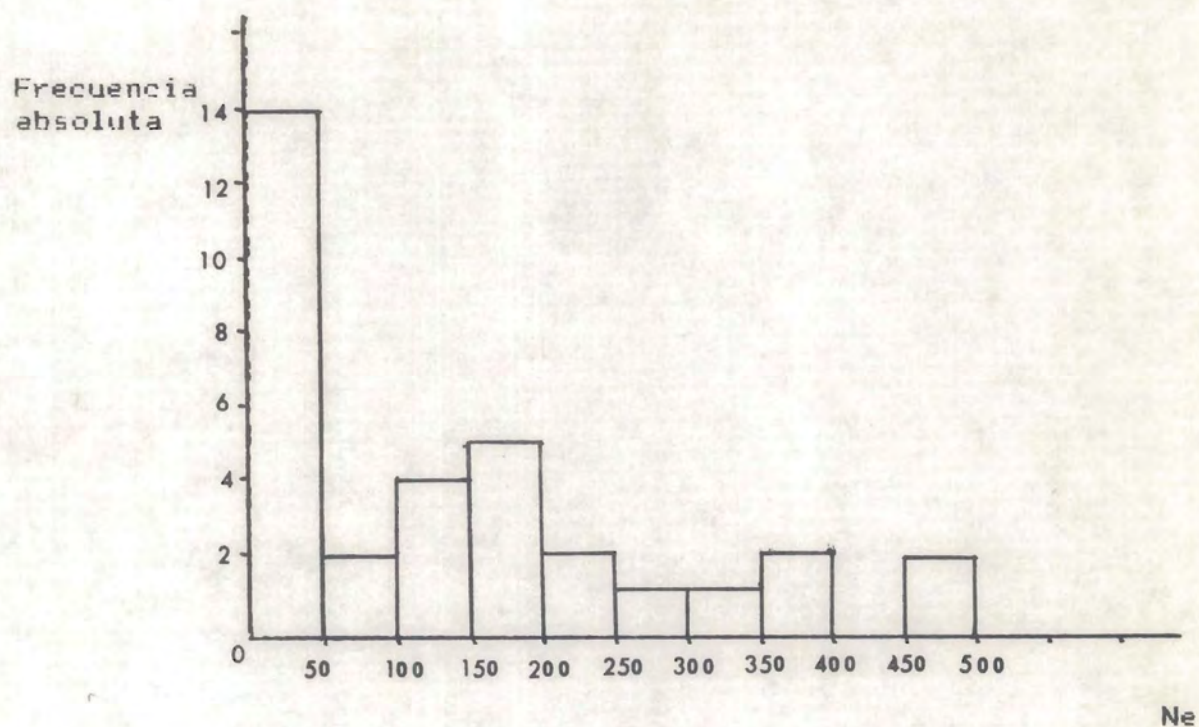


Figura 3. Diferentes tamaños efectivos estimados por el método de las vecindades para diferentes especies de plantas Tomada de Eguiarte (sin publicar).

OBJETIVOS

II. OBJETIVOS.

En este trabajo se pretende conocer y discutir esencialmente tres aspectos:

1) Hacer una revisión del modelo de las vecindades y conocer sus fundamentos matemáticos básicos, para llegar a la derivación de las fórmulas propuestas por Wright en 1946.

2) Aplicar el modelo de las vecindades en condiciones naturales, para conocer el tamaño efectivo y el área del vecindario de una población de Echeveria gibbiflora, mediante la estimación de la dispersión del polen y las semillas.

3) En base al ejemplo, discutir el modelo de las vecindades.

MODELO
DE LAS
VECINDADES



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

III. MODELO DE LAS VECINDADES (Wright 1943,1946).

Es importante resaltar que quizá uno de los problemas a los que se han enfrentado los trabajos de Wright, que han evitado en cierta medida su aceptación general, es su complejo tratamiento matemático. Este ha resultado más inaccesible que el de Fisher y Haldane, para la mayoría de los biólogos.

A continuación se presenta un resumen del trabajo de Wright (1943,1946,1969) donde se presenta de forma más sencilla el modelo de las vecindades, y las correcciones hechas posteriormente a estos.*

a) Considerando una población distribuida en una línea:

Sea una población de N_e organismos monoicos, donde la unión de sus gametos es al azar (incluso la probabilidad de autofecundación). Así, la probabilidad de la unión de un gameto particular con otro gameto particular es uno entre el total de los gametos posibles de N_e individuos. De esta forma se tratará de encontrar la relación entre el tamaño (N_e), con la desviación estandar de las distancias de dispersión de la población parental y la densidad de adultos.

Sea " n " el número de adultos en una tira de longitud 2σ , donde la densidad es:

$$d = \frac{n}{2\sigma} \quad (7)$$

y el espacio ocupado por un individuo en la tira es $1/d = 2\sigma/n$, suponiendo a los adultos equidistantes. La ecuación anterior también puede expresarse como la integral siguiente (suponiendo un intervalo pequeño donde se encuentra el individuo x_i).

$$\frac{1}{d} = \int_{x_i - \sigma/n}^{x_i + \sigma/n} dx = (x_i + \sigma/n) - (x_i - \sigma/n) = \frac{2\sigma}{n} \quad (8)$$

Supongamos entonces que los puntos de localización de los padres con respecto a su descendencia pueden representarse con la distribución normal.

*{ El esclarecimiento de las derivaciones de las fórmulas propuestas por Wright en su artículo de 1946 llamado "Isolation by distance under diverse Systems of Mating", fué hecho por Alberto Aldama, (comunicación personal) }

$$Y = [1/\sigma\sqrt{2\pi}] e^{(-x^2/2\sigma^2)} \quad (9)$$

Si hay un descendiente particular ubicado en el origen la probabilidad de encontrar a sus padres va a ser mayor mientras más cercanos estén al origen y menor conforme aumenta la distancia (como la distribución representada por la curva normal). Ahora, la probabilidad asociada a un punto en la curva es cero, por lo que tenemos que considerar un intervalo lo suficientemente pequeño de tal forma que la probabilidad de que un padre se encuentre en el intervalo (a,b) se represente como la integral siguiente:

$$Pr(a,b) = \int_a^b Y(x) dx = \int_a^b \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-x^2/2\sigma^2} dx \quad (10)$$

Uniendo las expresiones (8) y (9) tenemos que la probabilidad de que un gameto provenga de un individuo a cierta distancia en la tira va a ser la probabilidad asociada a un pequeño intervalo representada por la altura en dicho intervalo ($Y(x_i)=Y_i$). De esta forma tenemos que:

$$\frac{Y_i}{d} = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \int_{x_i-\sigma/n}^{x_i+\sigma/n} e^{-x^2/2\sigma^2} dx \quad \text{aprox.} \quad (11)$$

Por lo tanto, la probabilidad de que dos gametos de ese mismo adulto se encuentren será el cuadrado de la expresión anterior:

$$\left[\frac{Y_i}{d} \right]^2 = \frac{Y_i^2}{d^2} \quad (12)$$

Ahora si consideramos que todos los adultos en la tira 2σ , pueden tener una probabilidad de autofecundación como muestra (12), la probabilidad total de autofecundación es:

$$\sum_{x_i=-\infty}^{+\infty} \frac{Y_i^2}{d^2} \quad (13)$$

Entonces por un lado tenemos que $1/N_e$ es la probabilidad de autofecundación en una población de tamaño N_e , y por otro lado la ecuación (13) es la probabilidad de autofecundación de todos los individuos reproductivos en una tira 2σ . Así podemos llegar a tener la igualdad siguiente:

$$\frac{1}{Ne} = \sum_{x_i=-\infty}^{+\infty} \frac{Y_i^2}{d^2} \quad (14)$$

Considerando las igualdades (7), (8) y substituyendo en (14) tenemos que:

$$\begin{aligned} \frac{1}{Ne} &= \sum_{x_i=-\infty}^{+\infty} \left(\frac{1}{d}\right) Y_i^2 \left(\frac{1}{d}\right) = \sum_{x_i=-\infty}^{+\infty} \left(\frac{2\sigma}{n}\right) Y_i^2 \int_{x_i-\sigma/n}^{x_i+\sigma/n} d\chi \\ &= \frac{2\sigma}{n} \sum_{x_i=-\infty}^{+\infty} \int_{x_i-\sigma/n}^{x_i+\sigma/n} Y_i^2 d\chi \approx \frac{2\sigma}{n} \int_{-\infty}^{+\infty} Y^2(x_i) d\chi \quad (15) \end{aligned}$$

La última igualdad, es uno de los pasos más delicados por lo cual es conveniente verlo paso a paso.

En primer lugar la cantidad Y_i es una constante para la integral $\int_{x_i-\sigma/n}^{x_i+\sigma/n} Y_i^2 d\chi$, que aunque está en función de x es la aplicación de la función en un valor x_i , por lo que $Y(x_i)$, es una constante y puede entrar a la integral.

En segundo lugar la integral está representando el área bajo la curva en el intervalo $(x_i+\sigma/n, x_i-\sigma/n)$. Así tenemos un rectángulo de $2\sigma/n$ de base y Y_i de altura, que puede representar el área bajo la curva en el intervalo anterior, si $2\sigma/n$ es suficientemente pequeño (Ver Figura 4).

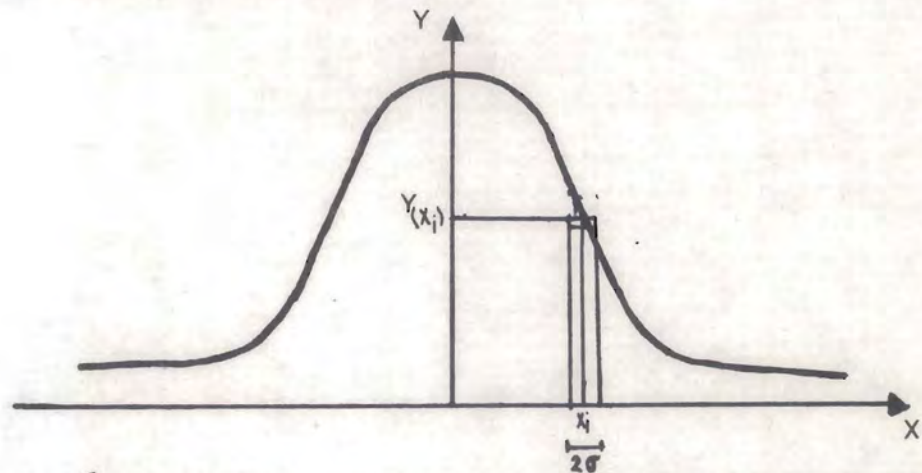


Figura 4. Área bajo la curva en un intervalo $(x_i+\sigma/n, x_i-\sigma/n)$, representada por un rectángulo de base $2\sigma/n$ y altura $Y_i=Y(x_i)$.

Ahora la suma de todos los rectángulos desde $-\infty$ a $+\infty$, considerando a cada individuo sobre la tira, podemos tomar a esta sumatoria como el área bajo la curva desde $-\infty$ a $+\infty$, representado por la última integral de la ecuación (15).

Después Wright hace varios pasos algebraicos para llegar a la expresión siguiente:

$$= \frac{1}{n \pi} \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{1}{\sqrt{2\pi} (\sigma/\sqrt{2})} e^{-x^2/2(\sigma/\sqrt{2})^2} dx \quad (16)$$

viendo con atención la ecuación (16), podemos hallar que:

$$\frac{2\sigma}{n} \int_{-\infty}^{+\infty} Y^2(x_i) dx = \frac{2\sigma}{n} \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{1}{2\pi \sigma^2} e^{-x^2/\sigma^2} dx = \frac{2\sigma}{n} \cdot \frac{1}{2\pi \sigma^2} \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-x^2/\sigma^2} dx$$

si vemos los pasos seguidos por Wright tomando los elementos fuera de la integral llegamos a:

$$\begin{aligned} \frac{2\sigma}{n} \cdot \frac{1}{2\pi \sigma^2} &= \frac{1}{n \pi \sigma} = \frac{1}{n \sqrt{\pi} \sqrt{\pi} \sigma} = \frac{1}{n \sqrt{\pi}} \cdot \frac{1}{\sqrt{\pi} \sigma} \\ &= \frac{1}{n \sqrt{\pi}} \cdot \frac{1}{\sqrt{\pi} (\sqrt{2}/\sqrt{2}) \sigma} = \frac{1}{n \pi} \cdot \frac{1}{2\pi (\sigma/\sqrt{2})} \end{aligned}$$

y considerando ahora los elementos de la integral, en particular el exponente tenemos:

$$\frac{-x^2}{\sigma^2} = \frac{-x^2}{(2/2)\sigma^2} = \frac{-x^2}{2(\sigma^2/2)} = \frac{-x^2}{2\sigma^2/(\sqrt{2})^2} = \frac{-x^2}{2(\sigma/\sqrt{2})^2}$$

De esta forma podemos pasar de la ecuación (15) a la ecuación (16).

$$\frac{2\sigma}{n} \int_{-\infty}^{+\infty} Y^2(x_i) dx = \frac{1}{n \pi} \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{1}{\sqrt{2\pi} (\sigma/\sqrt{2})} e^{-x^2/2(\sigma/\sqrt{2})^2} dx$$

La razón de llegar a esta expresión es que la integral (16) es de la forma:

$$\int_{-\infty}^{+\infty} e^{-x^2/2K^2} dx$$

donde
 $K = \sigma/\sqrt{2}$

Esta integral resulta ser:

$$\int_{-\infty}^{+\infty} e^{-x^2/2K} dx = \sqrt{2\pi} K$$

Así tenemos que la ecuación (17) es:

$$= \frac{1}{n\sqrt{\pi}} \frac{1}{\sqrt{2\pi} (\sigma/\sqrt{2})} \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-x^2/2 (\sigma/\sqrt{2})^2} dx$$

$$\frac{1}{Ne} = \frac{1}{n\sqrt{\pi}} \frac{1}{\sqrt{2\pi} (\sigma/\sqrt{2})} \sqrt{2\pi} (\sigma/\sqrt{2}) = \frac{1}{n\sqrt{\pi}} \quad (17)$$

Tomando el inverso de (17), y despejando n de la ecuación (7) podemos llegar a :

$$Ne = \sqrt{\pi} n = 2 \sqrt{\pi} \sigma d = 3.545 \sigma d \quad (18)$$

De esta forma Wright (1946) establece una expresión donde Ne esta en función directa de la varianza de la distancia de dispersión paterna y la densidad. Esto es equivalente al número de individuos que se reproducen a lo largo de un intervalo de longitud 3.545σ , donde con un 92.4% de probabilidad se encuentran los padres del individuo ubicado en 0.

b) Considerando una población distribuida en un área:

Sea, igual que en el caso anterior, $1/Ne$ la probabilidad de autofecundación en una población de Ne adultos monoicos.

Sea n el número de adultos en un cuadrado de 2σ de lado. En donde la densidad es $d = n/4\sigma^2$ y el espacio que ocupa cada individuo en el cuadro es:

$$\frac{1}{d} = \int_{x_2 - \sigma/\sqrt{n}}^{x_2 + \sigma/\sqrt{n}} \int_{x_1 - \sigma/\sqrt{n}}^{x_1 + \sigma/\sqrt{n}} dx_1 dx_2$$

$$= \left[(x_2 + \sigma/\sqrt{n}) - (x_2 - \sigma/\sqrt{n}) \right] \left[(x_1 + \sigma/\sqrt{n}) - (x_1 - \sigma/\sqrt{n}) \right] = \frac{4\sigma^2}{n} \quad (19)$$

La función de densidad de probabilidad para los padres de un organismo en el origen es una normal en dos dimensiones (Figura 5):

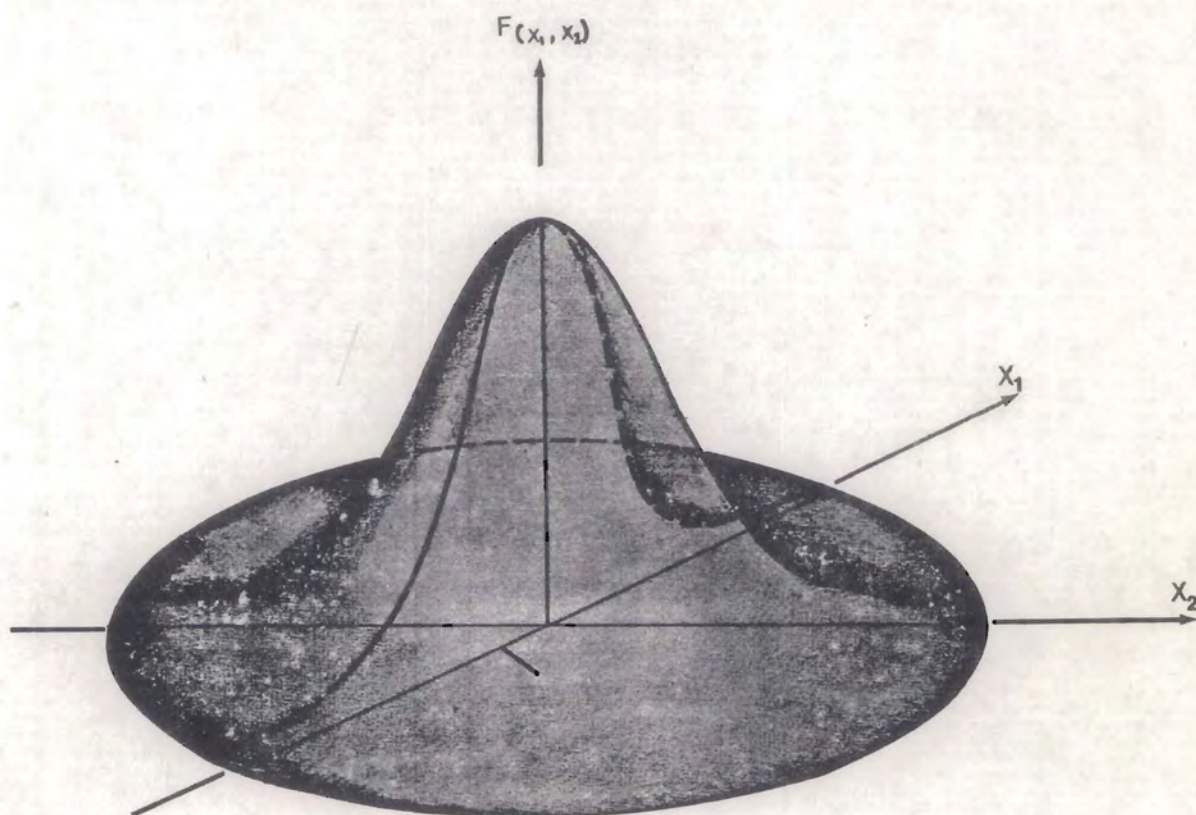


Figura 5. Función de densidad de probabilidad para los padres de un individuo centrado en el origen, para el caso de una población distribuida uniformemente en un área.

Donde la probabilidad de que un gameto provenga de un organismo en un cuadrado del plano que forman los ejes X_1 y X_2 , es su altura en $f(X_1, X_2)$, esto es:

$$P_r = \frac{1}{2 \pi \sigma^2} \int_{X_1 - \sigma/\sqrt{n}}^{X_1 + \sigma/\sqrt{n}} \int_{X_2 - \sigma/\sqrt{n}}^{X_2 + \sigma/\sqrt{n}} e^{-(X_1^2 + X_2^2)/2\sigma^2} dx_2 dx_1 \quad (20)$$

Con un razonamiento igual al hecho para las ecuaciones (11) y (15) tenemos que:

$$\begin{aligned} \frac{1}{N_e} &= \sum_{X_1=-\infty}^{+\infty} \sum_{X_2=-\infty}^{+\infty} \left[\frac{1}{d} F(X_1, X_2) \right]^2 \\ &= \sum_{X_1=-\infty}^{+\infty} \sum_{X_2=-\infty}^{+\infty} \frac{4\sigma^2}{n} \int_{X_1 - \sigma/\sqrt{n}}^{X_1 + \sigma/\sqrt{n}} \int_{X_2 - \sigma/\sqrt{n}}^{X_2 + \sigma/\sqrt{n}} F^2(X_1, X_2) dx_2 dx_1 \\ &\approx \frac{4\sigma^2}{n} \int_{-\infty}^{+\infty} \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{1}{4\pi^2\sigma^4} e^{-(X_1^2 + X_2^2)/\sigma^2} dx_2 dx_1 \\ &= \frac{1}{n\pi^2\sigma^2} \int_{-\infty}^{+\infty} \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-(X_1^2 + X_2^2)/2(\sigma/\sqrt{2})^2} dx_2 dx_1 = \frac{1}{n\pi} \quad (21) \end{aligned}$$

$$N_e = n\pi = 4\pi\sigma^2d = 12.566\sigma^2d \quad (22)$$

Entonces N_e es el tamaño efectivo en un círculo de 2σ de radio y un área de $4\sigma^2$, con una probabilidad de $1 - e^{-2} = 0.865$, se puede encontrar a los padres del individuo ubicado en el centro del círculo.

De la ecuación (18) y (22), es necesario para conocer N_e ,

primero, saber la densidad (d) y la varianza (σ^2). Más adelante se menciona como se tomaron estos datos para una población de E. gibbiflora, pero antes se mostraran algunas correcciones hechas para la estimación de estos parámetros.

c) Correcciones al Modelo de las Vecindades.

Levin y Kerster (1971), ajustaron el modelo considerando una población de plantas hermafroditas, donde se toma la varianza de la dispersión génica, la cual es la suma de la dispersión del polen y las semillas. Como el modelo supone que la población no se está desplazando en el tiempo, la media de la distribución de la función dispersión génica es cero, y la varianza es (para el polen):

$$\sigma_p^2 = \frac{\sum (p_i - \bar{p})^2}{N_p} = \frac{\sum (p_i - 0)^2}{N_p} = \frac{\sum_{i=1}^{+\infty} p_i^2}{N_p} \quad (23)$$

Donde p_i es la distancia de dispersión del i-esimo grano de polen, y N_p es el total de granos.

Y para las semillas:

$$\sigma_s^2 = \frac{\sum_{i=1}^{+\infty} s_i^2}{N_s} \quad (24)$$

donde s_i es la distancia de la i-esima semilla y N_s el número total de semillas.

Crawford (1984 a,b) señala que estos dos parámetros deben ser sumados considerando que el polen es haploide y las semillas diploides, de la siguiente forma:

$$N_e = 4 \pi (\sigma_p^2/2 + \sigma_s^2) d \quad (25)$$

donde σ^2 es la varianza axial, (en un eje), que es la mitad de la varianza absoluta:

$$\sigma_{axial}^2 = \frac{\sigma^2}{2} = \frac{\sum x_i^2}{2N_x} \quad (26)$$

Wright (1969) y Crawford (1984 b), mencionan la forma para corregir una distribución de dispersión de polen y semillas, que no sigue el patrón de la curva normal, esto es, una función leptocúrtica o platicúrtica. Para calcular la desviación de la curva normal

Crawford (1984 b) sugiere usar el coeficiente de curtosis, cuya fórmula es:

$$\gamma_2 = \frac{n \sum x_i^4}{(\sum x_i^2)^2} - 3 \quad (27)$$

donde x_i es la distancia de dispersión ya sea del polen o de las semillas.

De aquí se puede utilizar las fórmulas propuestas por Wright (1969) y Crawford (1984 b) para el modelo en una línea:

$$k = 2^{a+1} \Gamma_{(a+1)} \Gamma_{(a)}^{1/2} \Gamma_{(3a)}^{-1/2} \quad (28)$$

donde Γ es la función gama; y "a" es una constante de corrección que se obtiene por ensayo y error de la expresión:

$$\gamma_2 = [\Gamma(a) \Gamma(3a) \Gamma^{-2}(3a)] - 3 \quad (29)$$

Para una población distribuida en un área la k se calcula de la siguiente forma:

$$k = 2^{2a} \Gamma_{(2a+1)} \Gamma_{(a)} \Gamma_{(3a)}^{-1} \quad (30)$$

Ahora bien, puede pensarse en la distribución del polen y las semillas por separado y siendo la constante k, un factor que solo afecta a cada distribución podemos llegar a la expresión:

$$N_e = \pi d \left[\frac{k_p \sigma_p^2}{2} + k_s \sigma_s^2 \right] \quad (31)$$

Donde k_p es la constante de corrección de una distribución no normal para el polen, σ_p^2 es la varianza axial del polen, k_s es la constante para las semillas y σ_s^2 es la varianza axial de las semillas.

Crawford (1984 b) trata la forma en la cual se puede estimar el N_e considerando la tasa de entrecruzamiento (t), corrigiendo la fórmula usada por Levin et.al (1971). Esta fórmula se muestra a continuación:

$$N_e = \pi \left[\frac{k_p \sigma_p^2}{2} + k_s \sigma_s^2 \right] \frac{d}{2} (t+1) \quad (32)$$

Así tenemos que la ecuación (31) es la fórmula de trabajo con la cual se estimó el tamaño efectivo de Echeveria gibbiflora.

GENERALIDADES

IV. GENERALIDADES

a) Sitio de Estudio.

El presente trabajo fué realizado en la comunidad vegetal de *Senecionetum praecocis*, que es una de las seis comunidades descritas por Rzedowski (1954) para la zona del Pedregal de San Angel, situado en el rincón Sur-Oeste de la cuenca hidrográfica del Valle de México (ver Figura 6).

Los límites actuales de esta comunidad son; al Norte el Circuito Universitario Exterior, al Sur con la barda que delimita el terreno de la UNAM y el Centro Cultural Universitario, al Este con la estación del metro Universidad, y al Oeste con el Jardín Botánico.

Las características topográficas, edáficas y climáticas del lugar son las siguientes:

i) Topografía.

El Pedregal de San Angel es un sitio con una topografía muy irregular producto del enfriamiento desigual de la lava volcánica. Su límite altitudinal inferior es a los 2 250 m.s.n.m. y el superior es de 3 100 m.s.n.m. que corresponde al cráter del Xitle. A lo largo de este se encuentran gran cantidad de hoyos, grietas, pendientes, paredes y planos, que contribuyen a la diferenciación microclimática y por ende a que este lugar tenga una gran riqueza florística y faunística. Originalmente la superficie aproximada ocupada era de 40.45 Km., en la actualidad se ha reducido a 2.9 km. (Alvarez, et.al. 1982).

La edad del Pedregal se estima en 2 422+-250 años (Arnold y Libby 1951, en Rzedowski 1954). El cono del Xitle y principalmente algunas bocas parásitas, fueron los responsables de la masa volcánica arrojada ahí. Petrográficamente la lava del Pedregal es basalto de olivino (Ordóñez 1890, en Rzedowski 1954).

ii) Datos Edáficos.

El suelo en el Pedregal se origina principalmente por aportes orgánicos y eólicos (Hernández 1984). Generalmente este es de pocos centímetros de espesor, sin mostrar horizontes edáficos, con gran cantidad de materia orgánica, K y Ca (Rzedowski 1954).

iii) Clima.

El clima es templado subhúmedo con lluvias en verano C(w) (w)bi, según las correcciones de García a la clave de Köppen (tomado de Eguiarte 1983). En general este sitio no presenta una estimación fría muy pronunciada. La temperatura máxima se alcanza en Mayo y la mínima en Enero. En general se distingue una temporada lluviosa de Junio a Octubre y una seca de Noviembre a Mayo. Los vientos predominantes son del Nor-Este. (Rzedowski 1954.).

La comunidad de Senecionetum praecox es un matorral Xerófilo, por lo cual prevalecen las condiciones de aridez producto de la escasez de suelo.

Como se mencionó anteriormente, la topografía irregular de la zona contribuye a la diversidad del sitio, en el cual se han reportado 319 especies de Pteridofitas y Angiospermas dentro de 61 familias. (Alvarez et. al., 1982).

Las especies que contribuyen a la fisonomía de este lugar, es el Senecio praecox, conocido como "palo loco"; el Pirú Schinus molle; los tepozanes (Buddleia sp.); las especies del género Wigandia; los magueyes (Agaves sp.); así como la especie de estudio E. gibbiflora, entre otras especies.

La fauna del lugar es también bastante rica encontrándose reportadas 40 especies de aves, 34 de mamíferos y 13 de anfibios y reptiles. (Alvarez et.al. 1982).

b) Datos Generales de Echeveria gibbiflora D.C.

El género Echeveria se describió por vez primera en 1828 por el botánico Frances Augusto DeCandolle, el cual hizo la descripción con base en cuatro ejemplares dibujados por el Sr. A. Echeverria (en honor al cual fue bautizado el género).

En la actualidad se sabe que existen más de 120 especies de Echeveria, las cuales se pueden encontrar desde el Sur-Oeste de Texas hasta el Nor-Oeste de Argentina, siendo México el lugar más rico en especies con 117, donde se ubica el posible origen del género (Walther 1972).

Las características morfológicas de la especie E. gibbiflora son las siguientes, según lo expuesto en Walther (1972).

La raíz es poco desarrollada como en todo el género; y según Molisch (tomado de Walther 1972) las puntas están enrojecidas.

El tallo es largo y robusto de unos 30 cm. de alto y 5 cm. de grueso; según Reich (tomado de Walther 1972) es característico del tallo de E. gibbiflora, el espaciamiento de los elementos conductores en el tallo.

Las hojas están arrosetadas en números de 15 o más, las cuales tienen una forma obiculo-ovaladas, de 25 cm. de largo por 15 cm. de ancho, con un peciolo pequeño de aproximadamente 25 mm. La forma de la hoja y su tamaño le han dado el nombre común de "orejas de burro".

Por lo general se presenta una inflorescencia que puede alcanzar 2 m. de alto, pero en promedio tiene 1 m. La inflorescencia es paniculada de nueve o más ramas florales con 12 flores por rama, que crecen en zigzag.

Los pétalos de la corola erectos y unidos en la base son característicos del género los cuales tienen un tamaño de unos 16 mm. de longitud por 10 mm. de base.

Posee 10 estambres y cinco de ellos están unidos a la corola. Los granos de polen son en forma elíptica de aproximadamente 40 micras de largo.

El gineceo es apocarpico, con cinco hojas carpelares, en la serie *Gibbiflorae* el estilo es largo y delgado de forma erecta pero al madurar se curva hacia el ápice permitiendo la autofecundación

c) Biología Reproductiva.

La biología reproductiva de Echeveria gibbiflora fue estudiada por Victor Parra (1988) del cual se tomaron algunos resultados importantes.

i) Polinizadores.

E. gibbiflora tiene características florales que la ubican dentro del síndrome de Ornitofilia. Posee flores pequeñas que producen $17.21 \pm 15.20 \mu\text{l}$ de néctar, el cual se encuentra en nectarios profundos con entradas estrechas. El néctar está poco diluido, en una concentración de $43.44 \pm 7.2\%$ en equivalentes de

sacarosa, con una baja viscosidad que favorece el ascenso por capilaridad. Las flores cuelgan libremente viendo ligeramente hacia abajo, además de estar bien sincronizado el pico de floración con el pico de demanda energética de las aves. (Parra 1988).

Sin embargo, Parra (1988), sugiere que lo anterior debe ser apoyado con la observación de los visitantes de las flores, para poder establecer con fidelidad el tipo de polinizadores.

De estas observaciones se estableció que el colibrí Cynantus latirostris es casi el único visitante de las flores de E. gibbiflora. Esta ave se distribuye ampliamente en el territorio Mexicano, encontrándose reportada para el Pedregal de San Angel.

C. latirostris, es una ave de talla pequeña cuyos gastos energéticos por día fueron calculados por Parra (1988) en 24.80 KJ-día, de estos requerimientos las flores de E. gibbiflora aportan el 100%. Es también notoria la correlación entre los períodos de actividad de forrajeo y la producción de néctar diaria de las flores. Esta correlación hace pensar en una relación muy estrecha entre la planta y su polinizador. Parra (1988).

ii) Sistema Reproductivo.

Para determinar el sistema reproductivo de una planta existen dos indicadores establecidos por Cruden (1976) y Cruden y Miller (1981), que son la proporción de polen y ovulos (pollen-ovule ratios) y el índice de hibridización (OCI). Tomando la proporción polen-ovulo como criterio E. gibbiflora resultó ser autógama facultativa y considerando el índice de hibridización fue xenógama facultativa. El indicador que mejor se ajusta es el índice de hibridización, ya que este tipo de plantas requiere forzosamente de la acción del polinizador para la producción de semillas, lo cual es el caso para esta especie, (Parra, 1988).

Otro resultado importante es que las flores son autocompatibles, y las semillas producidas por polinizaciones cruzadas o autopolinizaciones controladas, aparentemente no presentan diferencias de viabilidad.

iii) Frutos y Semillas.

La posición de los frutos es usualmente hacia arriba, cosa que no ocurre en las flores, ésta posición permite la descarga de semillas maduras por el viento, de forma parecida a la de las cenizas de un incensario (según Walther 1972).

Los carpelos ya maduros se secan y contraen sus paredes abriéndose en una línea longitudinal de dehiscencia por donde las semillas son expulsadas.

Las semillas son de una forma elíptica de color café claro cuando les da la luz, con una testa rugosa (Walther 1972), y de un tamaño aproximado de 0.75mm. (Rzedowski y Rzedowski 1979, Vargas, obs. pers.).

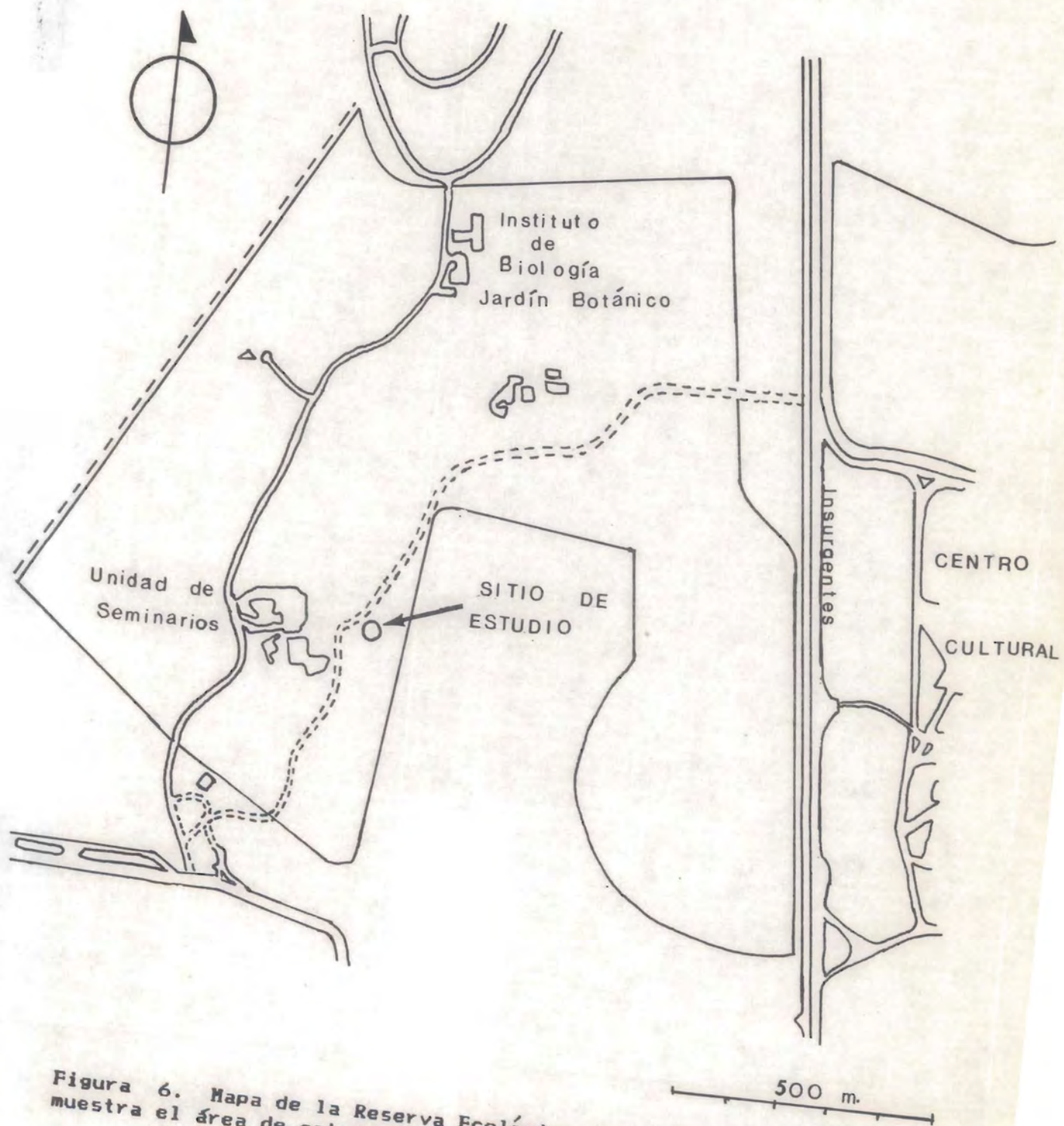


Figura 6. Mapa de la Reserva Ecológica del Pedregal, donde se muestra el área de estudio

MATERIAL

Y

METODOLOGIA

V. MATERIAL Y METODOLOGIA

a) Flujo de Polen

i) Movimiento del polinizador.

Uno de los métodos empleados para conocer el flujo de polen en E. gibbiflora, fué el de la observación en el campo de los vuelos del polinizador. Como se mencionó antes, el único polinizador para estas flores es el colibrí C. latirostris, lo que facilitó el trabajo. Este es un método indirecto, que se usa frecuentemente (Levin y Kerster 1968, 1971, Schmitt 1980, Lack 1986, Eguiarte sin publicar).

Para utilizar éste método se fijaron sitios donde se tuviera una panorámica amplia del lugar; con binoculares de 7X35 se realizaron las observaciones durante diez horas diarias los días 6, 8, 9, 27 de enero y 5 de febrero de 1987. De esta forma se determinó el número de flores visitadas por inflorescencia y la distancia a la que se movía hacia otra inflorescencia en un recorrido de forrajeo, asumiendo que el polen era descargado todo en la siguiente flor.

ii) Movimiento de análogos de polen.

Handel (1983) propone varios métodos indirectos de flujo de polen usando marcadores o análogos de polen, uno de estos es el de los polvos fluorescentes a la luz UV, que es el segundo método empleado aquí para conocer el flujo de polen.

1) 1986-1987

Durante la temporada de floración que va de octubre de 1986 a enero de 1987 se decidió conocer la distancia a la cual era dispersado el polen de la siguiente forma.

De una inflorescencia ubicada al centro del lugar se tomó una flor con las anteras ya dehiscentes y se colocaron antes de que empezara la actividad del polinizador (8:00 hrs, Parra 1988), los polvos sobre el polen. Se dejó expuesta la flor durante el día y se regresó al sitio al oscurecer (19:30 hrs). Con una lámpara portátil de luz negra se examinaron las flores de los alrededores de la fuente de polvos hasta una distancia de 5 m. aproximadamente a partir de la última flor encontrada con marcas. Las flores que tenían polvos fluorescentes eran cortadas previa medición de la distancia de esta a la fuente, y se examinaron los estigmas en un microscopio de disección para

contar el número de granos (de los polvos fluorescentes).

2) 1987-1988.

En 1987 se buscó estimar la posible relación entre la densidad de organismos reproductivos por metro cuadrado y el flujo de polen. Según lo reportado en la literatura (Levin y Kerster 1969 y Crawford 1984b), la relación observada para Liatris sp, es inversamente proporcional, esto es, a mayor densidad de individuos reproductivos menor flujo de polen y viceversa. Para el caso de E. gibbiflora se pensó en tomar los cambios de densidad en una misma área y para medir el flujo de polen se tomó la varianza axial para cada densidad.

Para determinar zonas de diferentes densidades en el sitio de estudio se tiraron cuatro transectos de 25 metros cada uno, tomando como punto de inicio la zona que se encontraba más poblada, de ahí partieron los transectos con direcciones al azar entre 0 y 360 grados. A lo largo del transecto se tomaron cuadrantes de un metro cuadrado donde se contaba el número de individuos reproductivos.

Para conocer el flujo de polen se usaron polvos fluorescentes de diferentes colores en cada densidad, una vez que ya se tenía estimada ésta. Este trabajo se realizó el 15 y 26 de diciembre de 1987 y 2 de enero de 1988. Los análogos de polen eran colocados en una flor (con anteras dehiscentes), que estuvieran dentro de la línea del transecto con el siguiente código de colores; para alta densidad polvos de color verde, para mediana densidad polvos de color rojo, y en baja densidad polvos de color amarillo.

b) Dispersión de Semillas.

El otro componente involucrado en el flujo génico de una angiosperma, es la dispersión de sus semillas. Para E. gibbiflora el principal agente dispersivo es el viento. Por observaciones de campo se encontró que la inflorescencia ya seca se desprendía de la roseta y al caer arrojaba las semillas lejos de la planta madre, de este modo se tomó como un segundo agente dispersivo a la caída de las inflorescencias.

i) Inflorescencias de Pie (Anemocoria).

Para cuantificar el desplazamiento de las semillas desde la planta madre se utilizaron plantas de vaselina a lo largo de cuatro ejes orientados al Norte, Sur, Este, Oeste, respectivamente.

Las trampas de vaselina consistían en pedazos de tela de 40cm de ancho por 240cm de largo, graduadas cada 20cm, a los cuales se les unto vaselina solida sin aroma. Se usaron tres tamaños de inflorescencia que iban de 0-50cm, de 50-100cm, y de más de 100cm, para observar la dispersión en función de la altura.

Se colocaron las trampas alrededor de una inflorescencia, previamente cortadas de una roseta y sembradas en una maceta para fijarlas. El experimento fué montado en un sitio plano del Pedregal, dejandolo expuesto durante dos días. Después se contaron el número de semillas encontradas a cada 20cm con cada tamaño de inflorescencia.

ii) Caída de inflorescencias.

Para medir el efecto dispersivo de la caída de las inflorescencias se tomaron al igual que en la anemocoria tres tamaños de inflorescencias. Aquí se dejó caer artificialmente la inflorescencia a lo largo de una trampa de vaselina removiendo esta para contar el número de semillas dispersadas. Los datos fueron tomados los días 13,17,19 de marzo de 1987.

RESULTADOS

VI. RESULTADOS.

a) Flujo de Polen.

i) Vuelos del polinizador.

Los resultados de las observaciones del movimiento del polinizador se muestra en la Figura 7. Es fácil notar de los datos que los colibries restringen bastante sus movimientos en un recorrido de forrajeo, visitando preferentemente inflorescencias cercanas. Así el 90% de las flores visitadas estaban en la misma inflorescencia o a menos de 1 m. de distancia y muy ocasionalmente se desplazaba a distancias mayores de 5 m. El valor promedio encontrado fue 72.22 ± 87.16 cm.

Lo anterior es considerando los movimientos del polinizador desde que se observa forrajeando en una flor hasta percharse. Es importante notar que se vió frecuentemente a los colibries al estar perchado, limpiarse el pico del polen adherido al término de su recorrido por las flores; esto indica que es posible tratar como independientes los recorridos de forrajeo del colibrí (en cuanto a flujo de polen).

De los datos se ve que la dispersión del polen se efectúa en distancias cortas. Cahalan y Gliddon (1985) reportan para Primula vulgaris una distancia promedio de dispersión del polen de 1.12 m, la cual aunque es mayor que en E. gibbiflora, cualitativamente no es mucho más grande.

ii) Polvos fluorescentes.

1) Usando análogos del polen se tuvo un resultado similar al anterior (ver Figura 8). En la temporada de 1986-1987, se observó que las marcas se encontraron en un porcentaje mayor al 80% en distancias de 0 a 1 m., y el resto (20%) no se encontró más allá de 5 m. El valor promedio de dispersión fue 92.14 ± 97.04 cm.

Haciendo un análisis comparativo entre estos dos estimadores tenemos que la media de la distancia de dispersión del polen con los polvos fluorescentes 92.14 cm., fue significativamente mayor que la estimada por el vuelo del colibrí 72.22 cm (con una $p < 0.05$). Esto puede deberse quizá, a que el acarreo del polen no es tomado en cuenta en el caso del seguimiento del colibrí, y con los polvos sí es considerado (Levin 1981). Este punto se discutirá más adelante.

Estos dos estimadores en conjunto nos muestran que el polen es preferentemente depositado en las flores próximas, lo que sugiere que el área del vecindario es pequeña (ver más adelante).

2) Los resultados obtenidos en la segunda temporada, 1987-1988, en lo que respecta a la densidad, se muestran en la Tabla 1. Los diferentes valores de la dispersión del polen en función de la densidad se muestran en la Tabla 2, esta última tabla nos muestra que la distancia promedio de dispersión en baja densidad fue la mayor con una media de 118.3 ± 46.6 cm, en mediana densidad el promedio fue 80.7 ± 67.0 cm, y en alta fue de 74.8 ± 43.2 cm. Aplicando una prueba de ANOVA para comparar la distancia promedio de dispersión en las tres densidades, resultó no haber diferencias significativas. De esto se puede concluir que la densidad no influyó en la distancia de dispersión del polen.

3) Se comparó también la distancia de dispersión del polen en dos años consecutivos, teniendo que para 1986-87 la distancia promedio alcanzada es 92.14 ± 97.04 cm, y en 1987-88 fue de 91.25 ± 53.29 cm. El resultado obtenido fue que no existen diferencias significativas ($p > 0.05$) en la distancia promedio de dispersión de un año al otro.

b) Dispersión de Semillas.

i) Para las inflorescencias de pie (Anemocoria).

En el caso de la dispersión de las semillas las distancias alcanzadas también se pueden considerar cortas (en promedio 107.20 ± 54.44 cm.). De la Figura 9 se ve que alrededor del 80% de las semillas se hallaron a menos de 160 cm. de la planta madre.

Se realizó una prueba de ANOVA para conocer si la altura de las inflorescencias influía para la distancia que alcanzan las semillas dispersadas (tomando la media de la dispersión de los tres tamaños de inflor. considerados antes) esto se puede ver en la Figura 9. El resultado de la prueba nos dio que no hay diferencias significativas de la dispersión con respecto a la altura; con una $p > 0.05$.

Así la distancia de dispersión es relativamente de corto alcance y no hay diferencias esperadas para cualquier tamaño de inflorescencia.

ii) Caída de Inflorescencias.

Como se mencionó anteriormente, E. gibbiflora puede dispersar sus semillas al caer la inflorescencia. Este método dispersivo es también de corto alcance (en promedio es de 79.13+46.45 cm.). De la Figura 10, se ve que a menos de 120 cm. se encuentra el 83% de las semillas muestreadas. Una cosa que resulta importante de ver es que entre 0-20 cm. casi no se encuentran semillas (1.74%); a diferencia de la dispersión por anemocoria (14.73); esto es debido quizá a que la inflorescencia al desprenderse lleva un impulso que no permite caer cerca a las semillas, alcanzando mayor dispersión. Haciendo una prueba de z para comparar la dispersión por los dos agentes obtenemos que si hubo diferencias significativas (con una $p \ll 0.0001$).

Esto nos indica que la dispersión con mayor alcance es la anemocoria.

Al igual que en el caso anterior se verificó mediante una prueba de ANOVA la influencia del tamaño de la inflorescencia sobre la distancia de dispersión, con las tres alturas tomadas. También dió un resultado no significativo ($p > 0.05$), por lo que se puede considerar que el tamaño afecta muy poco a la dispersión de las semillas.

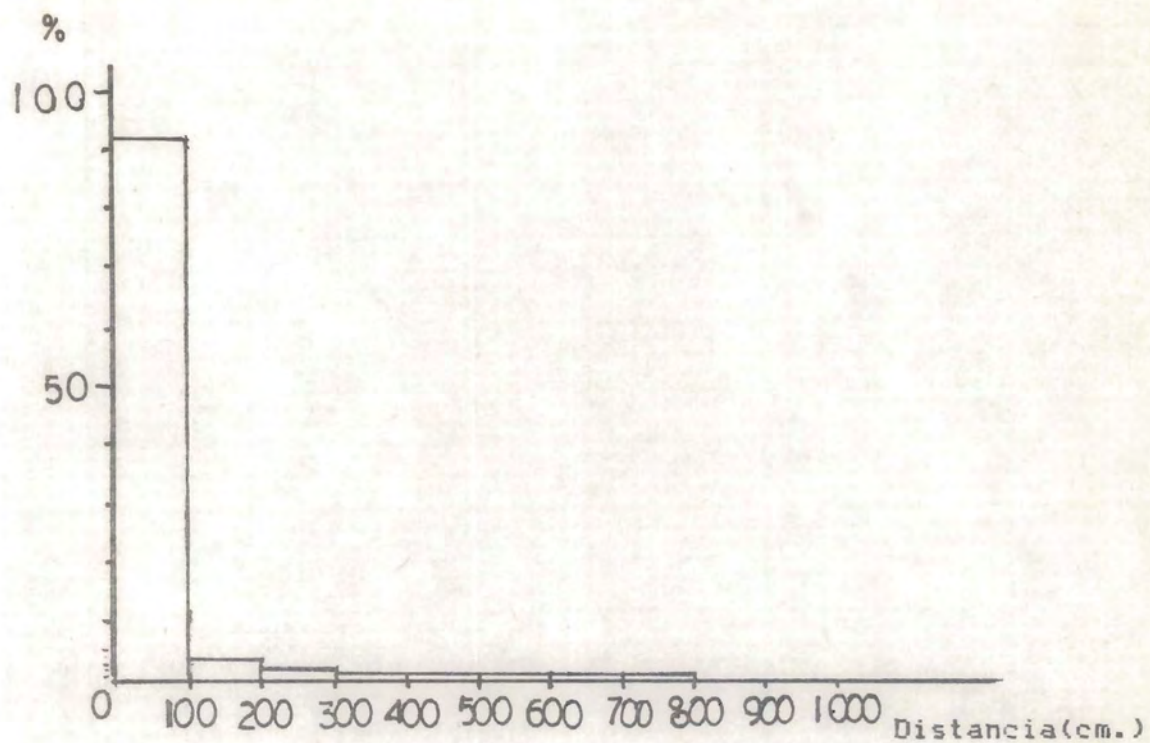


Figura 7. Flujo de Polen estimado mediante el vuelo del polinizador. (Frec. porcentual vs. Distancia).

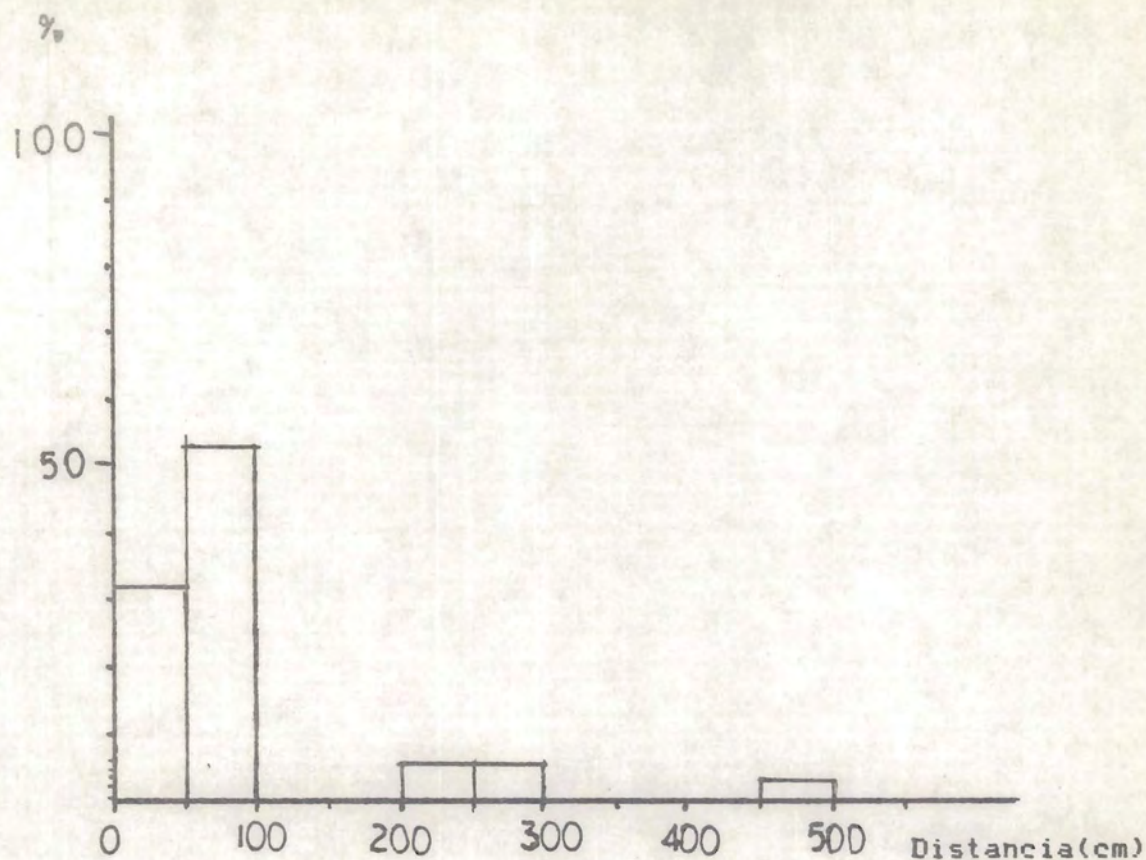


Figura 8. Flujo de Polen estimado con el método de los polvos fluorescentes. (Frec. porcentual vs. Distancia)

Tabla 1. Densidad de individuos reproductivos con respecto a la distancia en cuatro transectos.

Distancia (m)	Transecto				Densidad Promedio +/- D.S. (m ²)
	1 densidad (m ²)	2 densidad (m ²)	3 densidad (m ²)	4 densidad (m ²)	
0 - 8	3.75	1.25	2.25	2.13	2.34 ± 1.14
8 -16	2.62	0.38	0.25	1.38	1.16 ± 1.10
16 -25	0.33	0.89	0.00	0.11	0.33 ± 0.04

Tabla 2. Varianza axial del polen calculada para tres diferentes densidades de individuos reproductivos.

Densidad (ind/ m ²)	Distancia (cm)	Varianza axial (m ²)
2.34	74.8+43.2	0.326
1.16	80.7+67.0	0.410
0.33	118.3+46.6	0.920

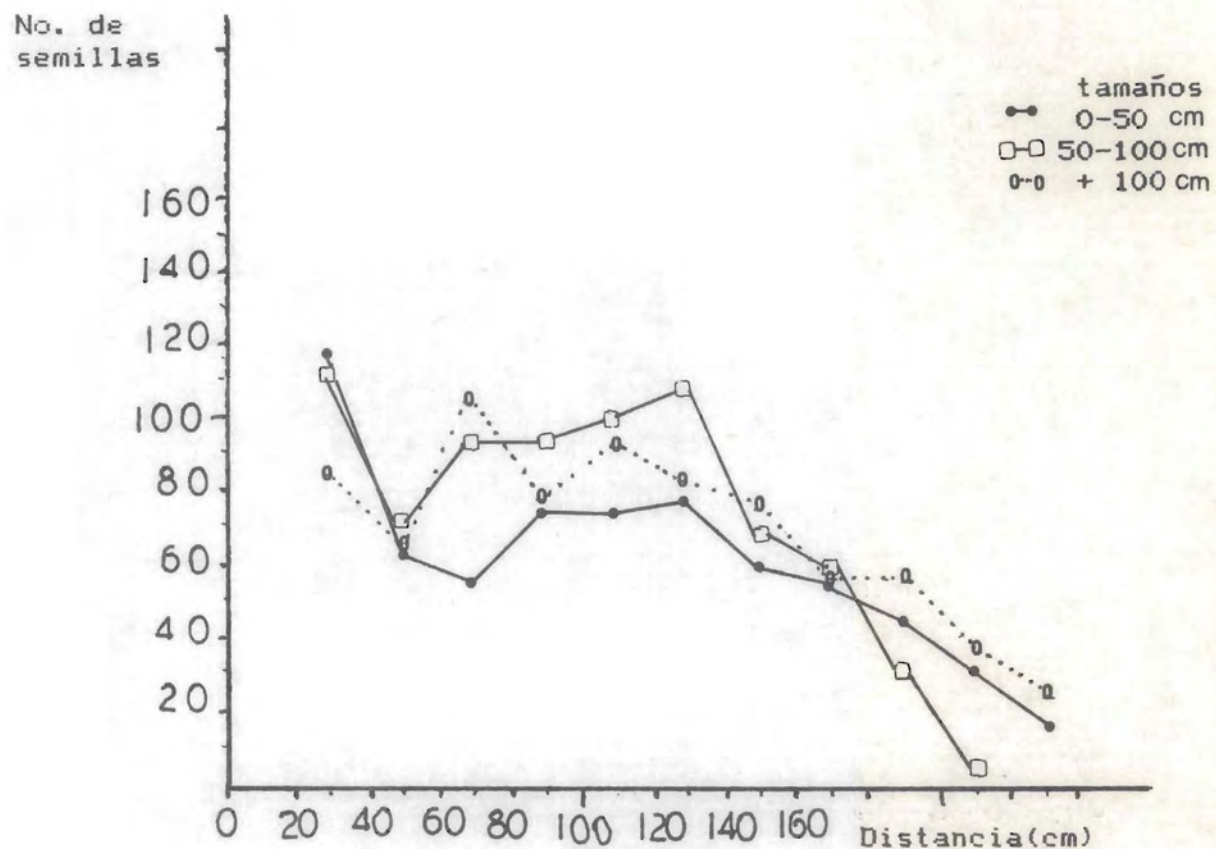


Figura 9. Distancia de dispersión de semillas para la anemocoria con tres tamaños de inflorescencias. (Frecuencia absoluta vs. Distancia).

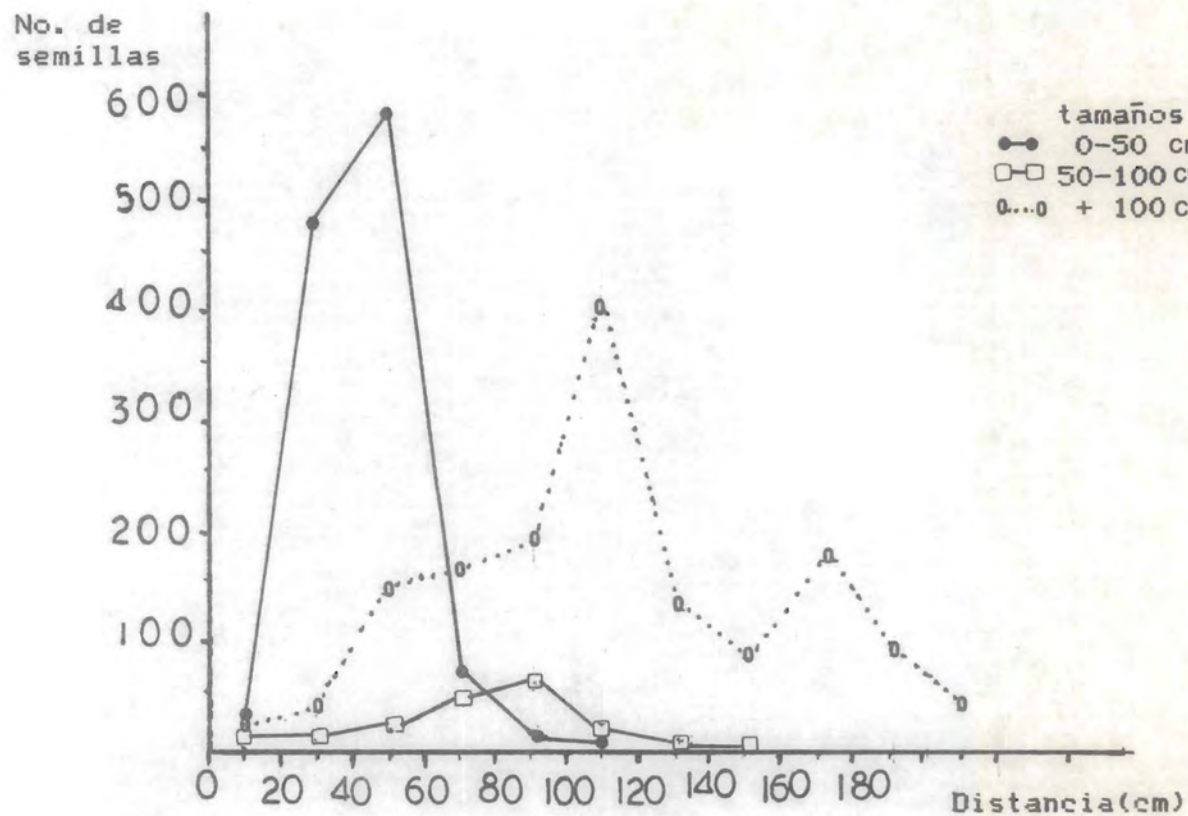


Figura 10. Distancia de dispersión de semillas para la caída de las inflorescencias, comparando tres tamaños de inflorescencias. (Frecuencia absoluta vs. distancia)

ESTIMACION DEL AREA

Y

TAMAÑO DEL VECINDARIO

VII. ESTIMACION DEL AREA Y TAMANO DEL VECINDARIO (Na y Ne).

A continuación se muestra paso a paso los cálculos necesarios para la estimación del vecindario y el tamaño efectivo.

a) Varianza axial del polen .

El primer parámetro es la varianza axial (en un eje), de la dispersión del polen. Esta se estima por dos métodos independientes (capítulo anterior). Para tener un valor se promediaron las dos varianzas resultantes de los dos metodos.

La fórmula empleada por Levin y Kerstner (1971) y Crawford (1984) es:

$$\sigma_{\text{axial}}^2 = \frac{\sum p^2}{2n}$$

Substituyendo los valores en la fórmula tenemos:

i) Polvos

$$\sigma^2 = \frac{1.18 \times 10^3}{2(679)} = 8689 \text{ cm}^2 = 0.869 \text{ m}^2$$

ii) Vuelos

$$\sigma^2 = \frac{280 \times 10^6}{2(216)} = 6481 \text{ cm}^2 = 0.648 \text{ m}^2$$

El promedio es:

$$\bar{\sigma}^2 = \frac{0.869 \text{ m}^2 + 0.648 \text{ m}^2}{2} = 0.759 \text{ m}^2$$

b) Varianza axial de las semillas.

En E. gibbiflora existen dos formas de dispersión de las semillas. Considerando que para un individuo reproductivo de ésta especie, una parte del flujo de sus genes (tomando solo a las semillas), va a ocurrir con la inflorescencia de pie y la otra al caer ésta, entonces tenemos dos métodos alternativos de dispersión, y por lo tanto tener una varianza axial promedio.

i) Varianza axial de semillas (1):

En el capítulo anterior se tomó al viento como el principal agente dispersor. Ya que en las trampas de vaselina no se tenía muestreada el área total, sino la dispersión de las semillas en cuatro tiras de 230 cm de largo (ver Figura 11), se procedió a calcular el área de un círculo de 230cm de radio y se consideró el porcentaje del área muestreada en las tiras, así se extrapoló el número de semillas para el área total, y de aquí se estimó la varianza axial.

Para calcular la varianza en un eje se tomó primero la varianza total, para usar la fórmula siguiente: (Levin y Kerster 1971) y (Crawford 1984 b):

$$\sigma^2_{\text{axial}} = \frac{\sum s^2}{2 N_s} = \frac{1.81 \times 10^9}{2(8868)} = 10205 \text{ cm}^2 = 1.02 \text{ m}^2$$

ii) Varianza axial de las semillas (2).

Para ver el efecto dispersivo de la caída de las inflorescencias, Se calculó la varianza axial considerando la fórmula (Levin et al 1971):

$$\sigma^2 = \frac{\sum s^2}{N_s} = \frac{2.1 \times 10^3}{2581} = 8419 \text{ cm}^2 = 0.842 \text{ m}^2$$

Ya que en este método se tomó la varianza justo sobre un eje por lo que no es necesario dividir entre dos.

El valor promedio es el siguiente:

$$\bar{\sigma}^2 = \frac{1.02 \text{ m}^2 + 0.842 \text{ m}^2}{2} = 0.931 \text{ m}^2$$

c) Calculo de la Densidad

Uno de los puntos de interés para el presente trabajo es el relacionar la varianza axial del polen con la densidad como hicieron Levin y Kerster (1969), la metodología para mostrar la densidad ya se menciona en el capítulo anterior. Aquí me gustaría presentar el tratamiento estadístico (ANOVA) usado para conocer si hay diferencias en densidad, los promedios encontrados de esta y su relación con la varianza axial.

La prueba realizada para encontrar diferencias significativas en la densidad a lo largo de un transecto fué el análisis de varianza. En esta prueba se compararon los promedios de la densidad (individuos/m²), de los cuatro transectos en tres grupos de distancias, que fueron del centro de la población hasta una distancia de 8m, de los 8m a los 16m, y de los 16m a los 25m. La hipótesis nula fué que el promedio de la densidad de 0-8m, de 8-16m y de 16-25m, no era significativamente distinto, y la hipótesis alterna es que si existe esta diferencia. El resultado obtenido fue que habia diferencias significativas para el promedio de la densidad a lo largo del transecto (con $0.025 < p < 0.05$).

El calculo de la varianza axial mostrada en la Tabla 2 fué de la siguiente forma.

Usando la formula para calcular la varianza axial del polen tenemos que:

i) Densidad baja : 0.33 ind/m²

$$\sum p^2 = 11595800$$

$$n = 630$$

$$\text{Varianza axial} = \sum p^2 / 2n = 11595800 / 2(630) = 9203 \text{ cm}^2 = 0.92 \text{ m}^2$$

ii) Densidad media: 1.16 ind/m²

$$\sum p^2 = 48016551$$

$$n = 5854$$

$$\text{Varianza axial} = 48016551 / 2(5854) = 4101 \text{ cm}^2 = 0.41 \text{ m}^2$$

iii) Densidad alta: 2.34 ind/m²

$$\sum p^2 = 2544300$$

$$n = 390$$

$$\text{Varianza axial} = 2544300 / 2(390) = 3261.9 \text{ cm}^2 = 0.326 \text{ m}^2$$

iv) La varianza axial promedio es:

$$\bar{\sigma}^2 = 0.552 \text{ m}^2$$

Lo cual nos indica que la densidad modifica la varianza axial, pero como se vió en los resultados la distancia promedio de dispersión esperada del polen no presenta diferencias significativas.

d) Corrección para Distribuciones No Normales.

Crawford (1984 b), muestra la forma de corregir el parámetro constante 4, para distribuciones leptocúrticas, las fórmulas se muestran en el apartado del modelo de las vecindades. La Tabla 3 muestra los resultados.

e) Calculo del Área del Vecindario y Tamaño Efectivo.

Considerando la fórmula (31) tenemos que:

$$Ne = A * d = 3.1416 [Kp \sigma_p^2 / 2 + Ks \sigma_s^2] d$$

Así el área de la vecindad (tomando la varianza axial promedio del polen y la varianza axial promedio de las semillas), es:

$$A = 3.1416 [3.65 (0.552)/2 + 3.89 (0.931)]$$

$$A = 14.54 \text{ m}^2$$

$$Ne = 14.54 \text{ m}^2 * 1.28 \text{ ind./m}^2 = 18.61 \text{ individuos.}$$

Sin embargo, es posible observar que este valor cambia conforme a las estimaciones hechas de la densidad y la varianza axial del polen y las semillas. En las Tablas 4,5,6,7,8 y 9 se presentan los diferentes valores del tamaño efectivo de E. gibbiflora tomando la fórmula (32), haciendo variar los parámetros antes mencionados.

De los resultados de las Tabla 4-9 se tiene que el menor valor de Ne esperado es de 1.88 cuando la densidad es muy baja, el flujo de polen es cero y la dispersión de las semillas es 0.931 m² promedio. De igual forma el Ne mayor es de 38.9 cuando se tiene alta densidad en la población, una tasa de entrecruzamiento de 1, y los valores más altos de dispersión tanto del polen como las semillas. Estos valores serán analizados con más detalle en la discusión.

f) Analisis de Sensibilidad.

Para conocer cual es el parámetro que afecta mas la estimación del tamaño efectivo, se procedio a efectuar un analisis de sensibilidad de la formula mediante la obtencion de las derivadas parciales de la ecuacion (25) (Wood 1987). Asi se tiene que:

a) Derivada parcial de Ne en función de la densidad.

$$\frac{\partial Ne}{\partial d} = \frac{\pi K_p \sigma_p^2}{2} + \pi K_s \sigma_s^2$$

b) Derivada parcial del Ne en función de la varianza axial del polen.

$$\frac{\partial Ne}{\partial \sigma_p^2} = \frac{\pi K_p d}{2}$$

c) Derivada parcial del Ne en funcion de la varianza axial de las semillas.

$$\frac{\partial Ne}{\partial \sigma_s^2} = \pi K_s d$$

d) Derivada parcial del Ne en función de la Kp y Ks

$$\frac{\partial Ne}{\partial K_p} = \frac{\pi \sigma_p^2 d}{2}$$

$$\frac{\partial Ne}{\partial K_s} = \pi \sigma_s^2 d$$

A estas derivadas se les evaluo con los resultados obtenidos en los incisos 1,2,4 y 5. Esto es, considerando una densidad promedio de 1.28, los coeficientes de correccion para distribuciones no normales $K_p=3.64$, $K_s=3.89$, y la varianza axial promedio calculada para el polen $\sigma_p^2=0.7$, y las semillas $\sigma_s^2=0.91$. Además se obtuvo la variación natural de la densidad y la dispersión de semillas y polen para estandarizar los resultados (Wood 1987). Para el caso de las constantes de coreccion se tomo la maxima variacion posible de lo propuesto en Wright 1969 (Tabla 10).

De esta forma se tiene la derivada o pendiente de la recta que predice los valores esperados del Ne en función de los parámetros mencionados anteriormente.

Los resultados expuestos en la Tabla. 10, muestran que el factor con una mayor derivada y por lo tanto con mayor efecto sobre la estimación del tamaño efectivo es la densidad de organismos reproductivos. Como ya se menciona en el inciso 3, en el sitio de estudio se encontró una fluctuación grande de la densidad, y que este parámetro modificaba fuertemente a la varianza axial del polen. Con estas dos consideraciones podemos afirmar que el punto más delicado en la estimación del N_e por el modelo de las vecindades es la densidad de individuos reproductivos.

Igualmente de la tabla 10 podemos ver que la varianza axial de las semillas tuvo una pendiente mayor que la del polen. Con esto podemos concluir que la dispersión de las semillas es un factor de mayor peso en la estimación del N_e .



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

Tabla 3. Coeficiente de curtosis, a , y coeficiente de corrección (K), para los datos del polen y las semillas.

Tratamiento	γ_2	a	K
polvos	5.27	1.23	3.86
vuelos	14.86	1.75	3.43
promedio			3.65
semillas(1)	0	0	4.00
semillas(2)	-0.76	0.29	3.78

Tabla 4. Estimación del tamaño efectivo en función de la varianza axial del polen y la tasa de entrecruzamiento *

t σ^2_{polen}	0	0.5	1
0.326	7.28	11.81	16.95
0.410	7.28	12.04	17.57
0.648	7.28	12.07	19.31
0.869	7.28	13.31	20.03
0.920	7.28	13.45	21.31

* $d = 1.28$, $K_p = 3.65$, $\sigma_s^2 = 0.931$, $K_s = 3.89$

Tabla 5. Tamaño efectivo calculado en función de la varianza axial del polen y de las semillas.*

$\sigma^2_{\text{semillas}} \backslash \sigma^2_{\text{polen}}$	0.84	1.02
0.326	15.58	18.35
0.410	16.19	18.97
0.648	17.94	20.71
0.869	19.56	22.33
0.920	19.93	22.71

* $d = 1.28$, $K_p = 3.65$, $K_s = 3.89$, $t = 1$

Figura 6. Tamaño efectivo en función de la varianza axial del polen y la densidad.*

$d \backslash \sigma_{\text{polen}}$	0.33	1.16	2.34
0.326	4.37	15.36	30.99
0.410	4.53	15.92	32.11
0.648	4.98	17.50	35.30
0.869	5.40	18.97	38.27
0.920	5.49	19.31	38.95

* $K_p = 3.65$, $K_s = 3.89$, $\sigma_s^2 = 0.931$, $t = 1$

Figura 7. Tamaño efectivo en función de la varianza axial de las semillas y la tasa de entrecruzamiento.*

t σ^2semillas	0	0.5	1
0.84 1.02	6.59 7.98	11.68 13.77	17.98 20.77

* $d = 1.28$, $K_p = 3.65$, $\sigma_p^2 = 0.656$, $K_s = 3.89$,

Tabla 8. Tamaño efectivo en función de la varianza axial de las semillas y la densidad. *

d	0.33	1.16	2.34
$\sigma^2_{\text{semillas}}$			
0.84	4.64	16.30	32.88
1.02	5.35	18.82	37.97

* $K_p = 3.65$, $\sigma_p^2 = 0.656$, $K_s = 3.89$, $t = 1$

Figura 9. Tamaño efectivo en función de la densidad y la tasa de entrecruzamiento.*

d \ t	t = 0	t = 0.5	t = 1
	0	0.5	1
0.33	1.88	3.28	4.99
1.16	6.60	11.53	17.56
2.34	13.31	23.26	35.42

* $K_p=3.65$, $\sigma_p^2=0.656$, $K_s=3.89$, $\sigma_s^2=0.931$

Tabla 10. Cálculo de las derivadas parciales para la fórmula del N_e , considerando que $d=1.28$, $\sigma_p^2=0.7$, $K_p=3.64$, $\sigma_s^2=1.02$, $K_s=4.0$, $\sigma_s^2=0.8$, y $K_s=3.78$.

Derivada	Pendiente	Variación natural observada	Valor Total
Densidad	15.13	1.02	15.44
Varianza axial			
i) polen	7.34	0.07	0.51
ii) semillas	15.64	0.05	0.83
i) K_p	1.32	0.11	0.14
ii) K_s	3.74	0.11	0.41

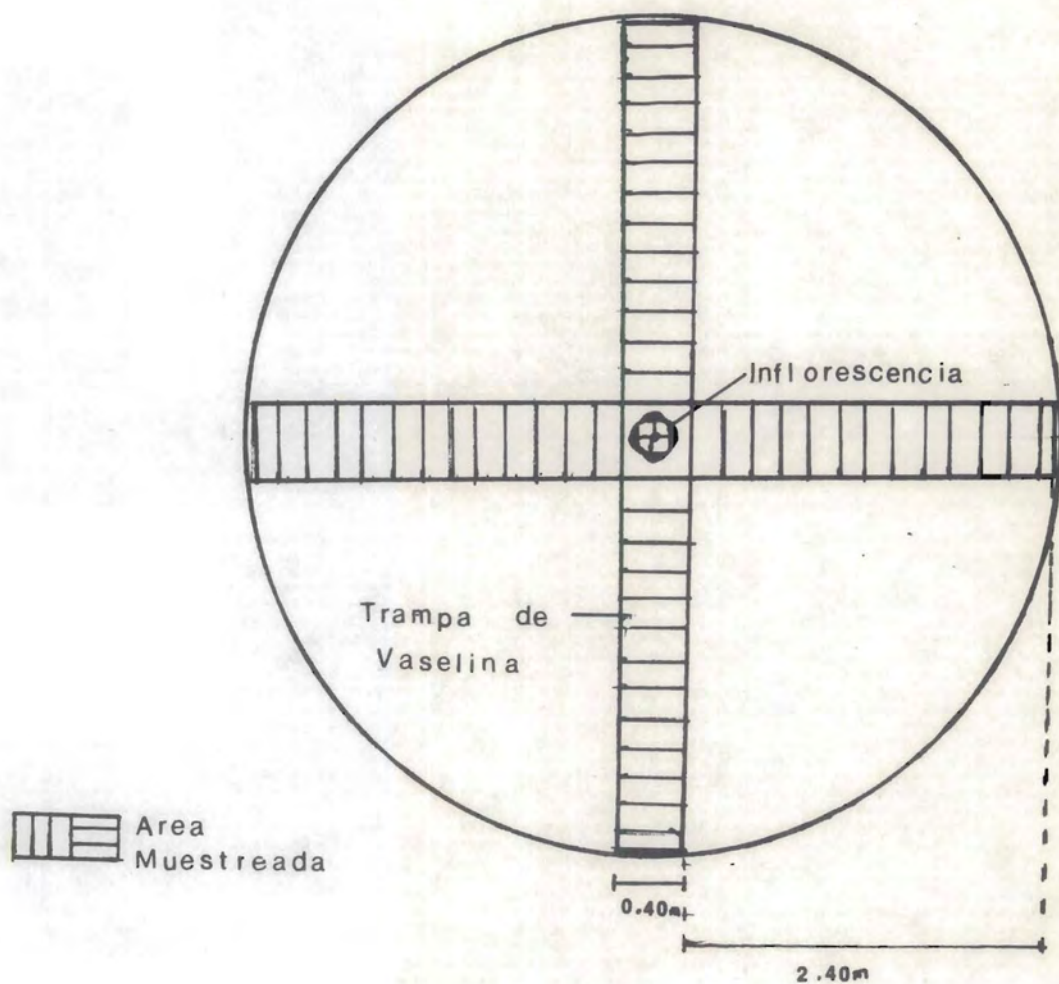


Figura 11. Esquema del área muestreada para las semillas dispersadas por anemocoria. En este caso se infirió el número de semillas faltantes en una área de 14.16 m^2

DISCUSSION

VIII. DISCUSION.

a) Flujo de Polen.

El movimiento del polen en Echeverria gibbiflora parece estar restringido por la conducta observada del polinizador C. latirostris. Lack (1987) reporta para Polygala vulgaris una varianza de 0.25 m² a 4.25 m² y Bos et al (1986) reportan para Plantago lanceolata una varianza de 0.13 a 0.28 m². De esta forma parece E. gibbiflora estar dentro del intervalo normalmente reportado.

Smyth y Hamrick (1987), mencionan que es de poca efectividad la estimación del flujo de polen mediante la observación de los polinizadores, ya que se asume que todo el polen es descargado en la siguiente flor; ejemplifican con el trabajo de Schaal (1980) donde se vió que en Lupinus texensis el flujo de polen podía duplicarse si se cuantificaba el porcentaje de polen acarreado, a el caso único de tomarse tan solo el vuelo de los polinizadores.

En el trabajo realizado en E. gibbiflora, el acarreo del polen posiblemente haya modificado el flujo de este. Sin embargo, el error incurrido creo que no es de una consideración mayor por las siguientes razones:

(1) La conducta del polinizador, como se mencionó antes, es muy peculiar en lo concerniente a su hábito de limpiar el polen adherido al pico una vez terminado su recorrido de forrajeo. Este hábito es poco frecuente en insectos polinizadores como los que llegan a las flores de L. texensis. Y se puede considerar que con esta acción se limita el acarreo de polen a flores lejanas;

(2) Con la estimación hecha con los polvos fluorescentes se puede tener relativamente una buena aproximación de la deposición hecha por el polen acarreado. Ya que como se mencionó en la metodología, se marca una sola flor y posteriormente se mide la distancia a la cual llega el polen de esta;

(3) Considero que al tener un promedio de la varianza axial, se reduce el error debido a uno solo de estos estimadores por separado.

Eguiarte (sin publicar) calculó la varianza axial considerando primero la descarga completa del polen de la siguiente flor y por otro lado una tasa de deposición (acarreo) para Trifolium repens, que es polinizada por Bombus spp. Sus resultados no fueron significativamente diferentes. Waser (1988) realizó un trabajo similar que se discutirá más

adelante.

Es quizá de mayor consideración no tener la estimación del porcentaje de polen dejado para la autofecundación. Esto es, como ya se mencionó antes, Parra (1988) encontró que Echeverria gibbiflora producía semillas viables de autofecundación. Y por la mecánica de la polinización, al introducir el pico el colibrí pone en contacto los estigmas con las anteras descargando polen ahí mismo de la propia flor y de otras. La cuantificación del porcentaje del polen de la propia flor que es depositada se desconoce.

VanDijk (1987) considera un parámetro llamado "el potencial de fertilización del polen propio de la flor relativo al polen extraño" (Z), el cual está relacionado con la tasa de entrecruzamiento y con la densidad de polen. Este parámetro Z es igual a 1 cuando la proporción de autofecundación con respecto a la fecundación cruzada sigue el patrón esperado por la densidad de polen disponible. $Z=0$ cuando la planta es incompatible y $Z > 1$ cuando la mayor parte del polen de la propia flor no es removido. La fórmula con la que relaciona este parámetro con la tasa de entrecruzamiento (t), y con la medida de la dispersión de polen (σ^2), se muestra a continuación:

$$t = \frac{2 \pi d \sigma_p^2}{Z + 2 \pi d \sigma_p^2} \quad (33)$$

Para E. gibbiflora suponemos que la $Z=1$; ya que mostro ser compatible pero gran parte del polen era transferido (ésta es una observación cualitativa). Usando la fórmula (32) se puede aproximar una t, de la siguiente forma:

$$t = 2 (3.1416) \{ 1.28 [0.759] \} / 1 + 2 (3.1416) \{ 1.28 [0.759] \}$$

$$t = 0.859$$

Es bueno notar que la t si es un parámetro relevante, en cuanto a la forma en la que altera al N_e , sin embargo, en nuestro caso el tamaño efectivo sigue manteniéndose en niveles mucho menores de 100 individuos y las alteraciones de la tasa de entrecruzamiento no modifican las consideraciones hechas por Wright (1943, 1946, 1951) para poblaciones con tamaños de vecindad pequeños.

Waser (1988) consideró en Delphinium nelsonii la acción del movimiento de los polinizadores y la eficiencia de los análogos fluorescentes para la estimación del flujo de polen. Él observó que en el caso de los colibríes el acarreo de polvos

fluorescentes tenía que ser corregido en un factor de 1.8 para la dispersión del polen. Considerando esto para E. gibbiflora la cual es únicamente polinizada por colibríes (Parra 1988), el valor de la varianza axial se corrige, siendo para la primera temporada 86-87 $p = 1.56 \text{ m}^2$; y en la segunda para el promedio de las tres densidades $p = 0.99 \text{ m}^2$. Promediando las dos temporadas tenemos que $p = 1.05 \text{ m}^2$.

Calculando de nuevo los parámetros y el tamaño del vecindario se obtiene:

$$A = 3.1416 \{ 3.65 (1.05)/2 + 3.89 (0.93) \}$$

$$A = 17.39 \text{ m}^2$$

Y para el tamaño efectivo

$$N_e = 22.26 \text{ individuos}$$

(con una densidad de 1.28 ind/m^2)

lo cual sigue manteniendose por debajo de 100 individuos y las consideraciones para este tamaño se mantienen.

b) Dispersión de Semillas.

El calculo de la varianza axial de las semillas por anemocoria se estimó por un método distinto a lo propuesto hasta ahora (Levin y Kerster 1974, Levin 1981, Crawford 1984 a,b).

En la forma convencional se toma a la dispersión de las semillas a lo largo de una línea con trampas que ocupan muy poca área (usualmente cajas de Petri) . En este caso, debido al tamaño de las semillas se requirió ocupar más área que la usual para su captura. El problema resultante fue que no se contaba con una varianza absoluta ya que solo se tenían cubiertos cuatro ejes, ni se tenía una varianza axial por no cubrir una línea. La corrección necesaria fue sugerida por Luis Eguiarte (comunicación personal). Así se procedió a calcular la varianza absoluta por extrapolación de las semillas halladas en el área muestreada a cierta distancia, este método tiene la ventaja de que no es necesario muestrear todo el círculo de radio 2.4 metros (para calcular la varianza absoluta), lo cual es casi imposible, y estadísticamente se puede tener una buena estimación de la varianza axial a partir de la absoluta como se muestra en la fórmula (26).

Otro resultado, un tanto peculiar es el hecho de no haber encontrado relación entre el tamaño de la inflorescencia y la distancia de dispersión. Considerando las posibles causas de este fenómeno puede ser resultado de que las inflorescencias de E. gibbiflora de tamaño pequeño tienden a concentrar sus frutos en la parte más alta, mientras que las inflorescencias mayores distribuyen sus frutos en un rombo (Figura 12). De aquí que el evento dispersivo encontrado no tenga muchas diferencias con la altura.

La dispersión de las semillas al caer la inflorescencia mostró en los resultados tener un menor alcance que el de la anemocoria, por lo que este método dispersivo puede ser el más eficiente.

c) Tamaño Efectivo y Calculo de la Fis y Fst.

El tamaño efectivo para esta población se encuentra entre 1.88 y 38.7 individuos dependiendo de los diversos parámetros. La desviación estandar de las frecuencias alélicas ($q/\sqrt{q(1-q)}$), según lo predicho por Wright (1940), fluctua en el espacio de 0.2 a 0.5 después de 10 unidades arbitrarias de longitud, y de 0.5 a 0.7 después de 990 unidades más, para una N_e igual o menor de 10 individuos. Si la N_e es menor a 100, pero mayor de 10, la desviación estandar no se ve tan incrementada con la distancia, fluctuando de 0.1 a 0.3 después de 1000 unidades de longitud.

Los dos casos presentados arriba serían los esperados para la población de E. gibbiflora estudiada. En nuestro caso las unidades empleadas fueron metros, por lo que se espera a los 10m. (para N_e de 2 a 10), que la variación de las frecuencias alélicas sea grande lo que sugiere una separación considerable de la población en pequeñas áreas de panmixia. Para la población que está por arriba de los 10 individuos, y alcanza 40 individuos reproductivos, esta variación es menos fuerte, llegando a diferenciarse considerablemente más allá de los 100m.

De igual forma tomando las graficas de Rohlf y Schnell (1971) podemos darnos una idea de la Fis esperada para esta población.

Así tenemos que para la periferia donde la densidad es menor y se tiene un $N_e=9$, (considerando apareamientos entre los vecinos más cercanos y a las hembras fijas en un sitio), tenemos un valor de Fis mayor de 0.5 y menor de 0.6. Y en las mismas condiciones para una $N_e=25$ se espera una Fis entre 0.3 y 0.4. Esto nos indica que esta población de E. gibbiflora puede estar alejándose de lo esperado por Hardy - Weinberg (con pérdida de Heterocigotos), y estructurándose en subpoblaciones con diferencias de la periferia al centro.

Turner, et al (1982) calculan la F_{is} que se esperaría para una población de distribución continua con tamaños de vecindad pequeños (menos de 100), considerando dos esquemas de polinización con los vecinos más cercanos, se espera tener una F_{is} entre 0.3 y 0.4, despues de 60 generaciones para la polinización estricta de vecinos más cercanos y para el caso donde esta situación es más relajada. Siendo la primera un poco mayor que la última pero variando en el intervalo antes mencionado.

Otro resultado que puede ser de interés es el cálculo de la F_{st} . Este parámetro estima la variación genética distribuida entre subpoblaciones debida al aislamiento por distancia, si $F_{st} = 1$ hay mucha heterogeneidad genética de las subpoblaciones.

Para estimar la F_{st} , Wright (1951) y Lande et al (1987) proponen usar la siguiente formula :

$$F_{st} = (1 - t_k) / (1 + t_k) \quad (33)$$

donde es posible calcular la t_k de la formula siguiente:

$$t_k = \exp - \{ (1/N_e) * [\ln (K-0.5) + 0.57721] \\ + [1/2N_e] * [1.6449 - 2/2K - 1] \} \quad (34)$$

siendo K el numero de vecindades consideradas.

Usando las ecuaciones (33) y (35), y tomando en cuenta que Alvarez et. al (1982) proponen una población grande de E. gibbiflora en la zona IV, se obtuvo que:

$$t_k = 0.954$$

$$F_{st} = 0.023$$

Este valor predice que las dos subpoblaciones consideradas están poco diferenciadas, y que la variación genética distribuida entre ellas es del 2.3% aproximadamente (Lande, et. al. 1987).

Para el caso de considerar una población con una densidad continua y poder evaluar el efecto de la Deriva Genica y el mantenimiento de la heterogeneidad genética, Maruyama (1977) propuso estimar el tamaño de la unidad de panmixia, usando la

relación $\sigma^2 d > L/10$ para el caso de una población en una dimensión (donde σ^2 es la varianza de la dispersión , d = densidad, y L = la distribución total de la población), y $\sigma^2 d > 1$ para dos dimensiones. Así cuando la desigualdad se cumple, se establece una unidad panmítica donde puede ser determinado el efecto de la Deriva genica y la perdida de variación genética .

Para E. gibbiflora el valor promedio de la densidad fue $d = 1.28 \text{ ind/m}^2$. De esta forma $\sigma^2 d = 1.61$ lo cual es mayor que 1.0. Con este valor se puede concluir que esta población si es una unidad de apareamientos al azar, y por los valores obtenidos (de 2 a 40 ind.), se puede pensar que la Deriva Génica es de considerable importancia.

d) Tamaño Efectivo y Selecccion Natural.

Como se mencionó en la introducción la relación que existe entre dos de las fuerzas evolutivas (la deriva y la seleccion), va a estar mediada por el tamaño efectivo de las poblaciones.

Wright (1931,1932) calculó la relación de estos parametros llegando a varias expresiones, dos de las cuales son las siguientes: $s = 1/8 N_e$ y $s = 4/ N_e$.

Eguiarte (sin publicar) muestra una gráfica donde se relacionan diferentes tamaños efectivos y el valor del coeficiente s que es necesario para que la selección opere (Ver Figura 15).

De la Figura 15 se ve que con una $s = 1/8 N_e$ y para una $N_e = 35$, se necesitan coeficientes de selección superiores a 3×10^{-3} , y con una $s = 4/N_e$, el coeficiente debe ser igual a 0.11. Estos valores se pueden considerar altos ya que para que la selección opere debe de perderse el 0.3% al 10% de la población. De esta forma es lógico considerar que la deriva génica juega un papel importante en las poblaciones de E. gibbiflora del Pedregal de San Angel.

e) Critica al Modelo de las Vecindades.

Recientemente Van Dijk (1985,1987) ha criticado el modelo de las vecindades de Wright (1943,1946), en el sentido de que para Wright la estimación del tamaño efectivo local y el aislamiento por distancia de una población, están relacionados por la dispersión génica (la varianza axial) de tal forma que estimando el Área de la vecindad se obtiene el N_e multiplicando por el

número de adultos reproductivos en dicha área ($N_e = A d$). Sin embargo, él muestra como estos dos parámetros están afectados de maneras distintas por la dispersión génica. Mientras que para el cálculo del N_e el factor dominante es aquel que muestra una menor dispersión (generalmente la dispersión materna), para el cálculo del aislamiento por distancia el factor más importante es el de mayor dispersión (normalmente la paterna) [Van Dijk 1985, 1987]. Así al calcular el área de la vecindad ($4[1/2 o + o]$) se está estimando principalmente el aislamiento producto de la dispersión paterna (σ^2), pero no se cuantifica realmente el tamaño efectivo. Una crítica similar se encuentra en el artículo de Crawford (1984a).

Para superar este problema, Van Dijk (1985, 1987) propone cuantificar de forma separada el N_e y el aislamiento por distancia de una población.

La fórmula para calcular el N_e se muestra a continuación:

$$\frac{1}{N_e} = \frac{(1 - \frac{1}{2}t)^2}{4\pi d \sigma_s^2} + \frac{t(1 - \frac{1}{2}t)}{4\pi d (\sigma_s^2 + \frac{1}{2}\sigma_p^2)} + \frac{\frac{1}{4}t^2}{\frac{1}{4}\pi d (\sigma_s^2 + \sigma_p^2)} \quad (35)$$

El aislamiento por distancia es medido por "El transporte génico promedio en una generación" (M). El cual es un círculo de M g de radio y πM^2 de área, que se ve incrementado M veces por generación (Ver Figura 13). La fórmula para cuantificar la M es la siguiente:

$$M = \sqrt{\frac{1}{2} \pi (\sigma_s^2 + \frac{1}{2}\sigma_p^2)} \quad (36)$$

Con éste parametro es posible determinar cuanto avanza una población en el espacio, y así conocer cuando dos subpoblaciones en el Pedregal de San Angel de E. gibbiflora se van a encontrar.

Si consideramos lo expuesto antes por Van Dijk (1987), los cálculos de E. gibbiflora se ven alterados de la forma siguiente:

$$N_e = 9.87 \text{ ind.}$$

$$M = 1.98 \text{ m.}$$

es necesario un total de 378 generaciones para poder alcanzar a

otra subpoblación (considerando que Alvarez et. al. 1982 ubican a las subpoblaciones con una separación de 1500 m). Esto es bastante distinto a lo esperado con las formulas de Wright (1946).

Bos et. al (1986), presentan un trabajo de estimación del tamaño efectivo con Plantago lanceolata, donde muestran el contraste de resultados usando la formula propuesta por Van Dijk (1985, 1987) y Wright (1943, 1946). En la tabla 8 del artículo (Bos, et. al. 1986), se observa que el N_e esperado por la fórmula de Van Dijk siempre es considerablemente menor que la de Wright (13.7 contra 23.7 ; 20.2 contra 1025.0 ; 19.5 contra 258.3 ; 16.6 contra 54.4 [en todos los casos es número de individuos]). Estos resultados son similares a los de este trabajo, lo cual hace ver que es necesario hacer una revisión mucho más cuidadosa del modelo de Wright y de Van Dijk.

f) Consideraciones Generales.

En una critica reciente Antonovics y Levin (1980) proponen estimar el área ecologica efectiva (E), la cual se define como un circulo alrededor de una planta, donde se reciente un efecto denso-dependiente. Y el área de selección (s), que es aquella donde la seleccion natural actúa de manera uniforme para poder conocer el tipo de selección operante. Ellos postulan varios tipos de relación entre el área antes mencionada y el área de la vecindad genética, de donde es posible establecer la homogeneidad o disgregación de una especie considerando parametros ecologicos, de selección y genéticos. Así ellos muestran que si se tiene un área de selección mayor a el área ecológica y está a su vez mayores a la genética ($G < E < S$), en esa especie puede ocurrir un evento de especiación por especialización a un área ecológica con poco flujo de genes entre vecindades y con un régimen de selección uniforme.

En general Echeveria gibbiflora es una planta que habita zonas de aridez en comunidades de un estado sucesional temprano, como en el caso del Pedregal de San Angel (Rzedowski 1954), y Walther (1972) menciona a este tipo de ambiente como el característico para las especies del género Echeveria. Así tomando en cuenta lo dicho por Antonovics y Levin, Echeveria gibbiflora puede estar quizá en una relación $G < E < S$.

Levin y Kerster (1974) trataron de encontrar una relación entre las estrategias reproductivas "K" y "r" y la magnitud del flujo génico esperado para estas dos estrategias. (ver Figura 14). Ellos encuentran que se esperaría para un estratega "r" menor flujo de polen, mayor dispersión de semillas y en general considerando a los dos parámetros, poco flujo génico. Y para un estratega "K" lo contrario. Considero que esto se ajusta bastante

se aproxima a lo esperado para un estratega "r", lo cual parece ser lo logico para una planta de los primeros estadios sucesionales.

En general y para concluir pienso que Echeveria gibbiflora como quizá una de tantas especies del género, esta afectada fuertemente por el aislamiento de sus poblaciones en un medio ambiente difícil, donde el flujo génico es restringido y los tamanos poblacionales son lo suficientemente pequenos como para que las fuerzas dispersivas (fluctuaciones al azar y consanguineidad) tengan un papel importante. Y esto a su vez tenga una fuerte relación con la formación de especies en el género. Walther (1972) menciona para los estados de Hidalgo, Puebla y Oaxaca como los sitios mas diversos en especies de Echeveria, donde las condiciones prevalecientes son muy similares a las reportadas aquí.

g) Perspectivas

Es importante mencionar que esta tesis puede ser ampliado con otros trabajos que ayudarian a darle una fuerza mayor a lo expuesto aquí.

En primer lugar se podria hacer un estudio de isoenzimas mediante tecnicas electroforeticas, para ampliar con mas detalle los datos de la estructura genetica, al igual que corroborar las predicciones hechas de la F_{is} , F_{st} y la tasa de entrecruzamiento (t).

En segundo lugar es posible estimar el tamaño efectivo de otras formas (Wright 1938, Crow y Kimura 1970, Falconer 1986, y Crow et. al 1988), para comparar los resultados obtenidos y discutir sobre las ventajas y desventajas de cada modelo, y en especial el del aislamiento por distancia.

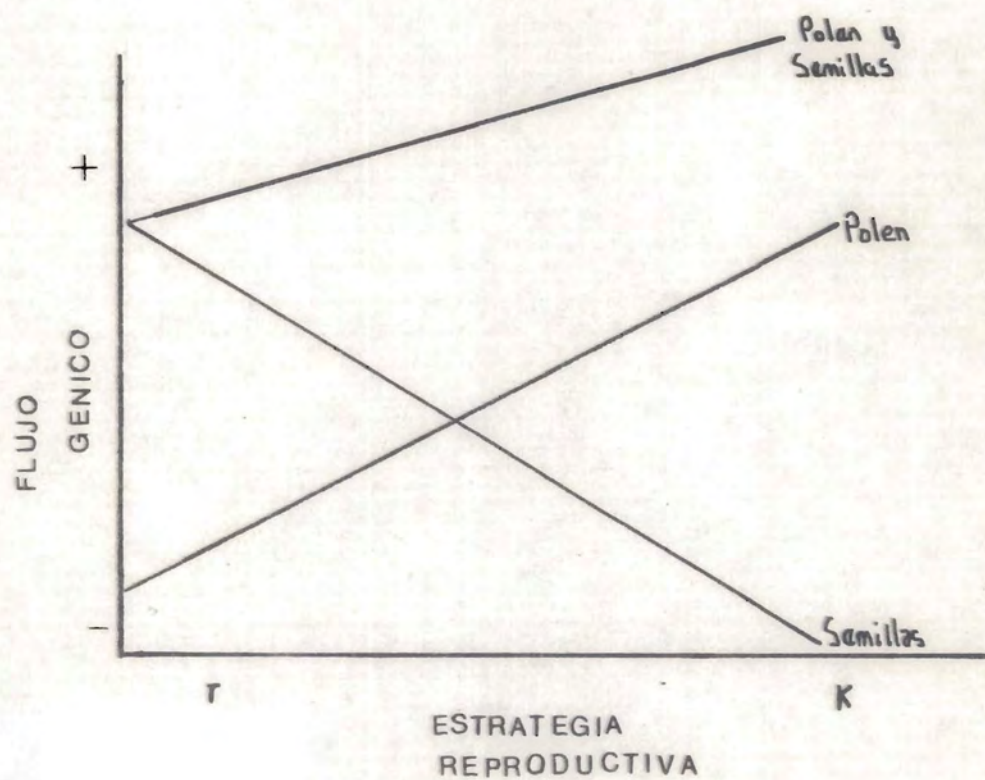


Figura 14. Relación entre los niveles de flujo génico (polen y semillas) de una especie y su estrategia reproductiva (tomado de Levin y Kerster 1974).

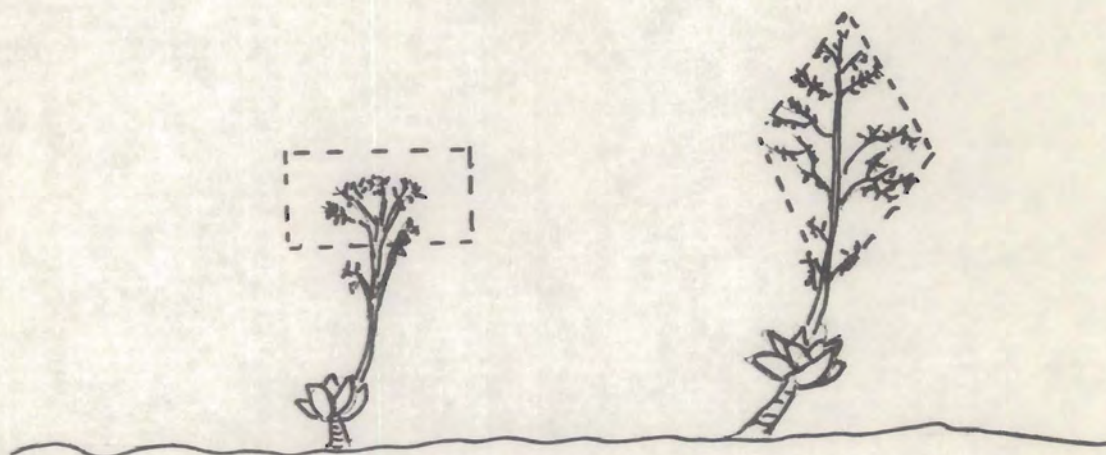
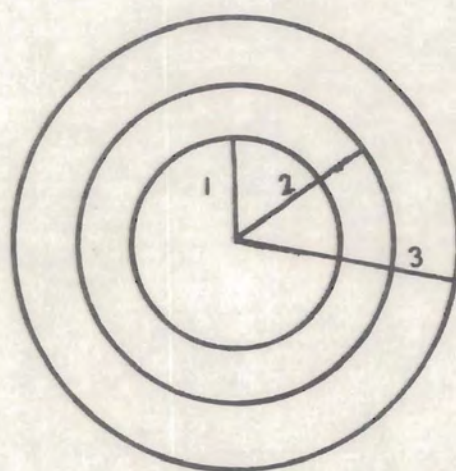


Figura 12. Esquema que muestra la distribución de frutos para dos tamaños de inflorescencias.



RADIO
 1 - $\sqrt{1}$ M
 2 - $\sqrt{2}$ M
 3 - $\sqrt{3}$ M

AREA
 1 - $\pi 1 M^2$
 2 - $\pi 2 M^2$
 3 - $\pi 3 M^2$

Figura 13. Transporte génico medio de 3 generaciones y el área resultante (tomado de Van Dijk 1987).

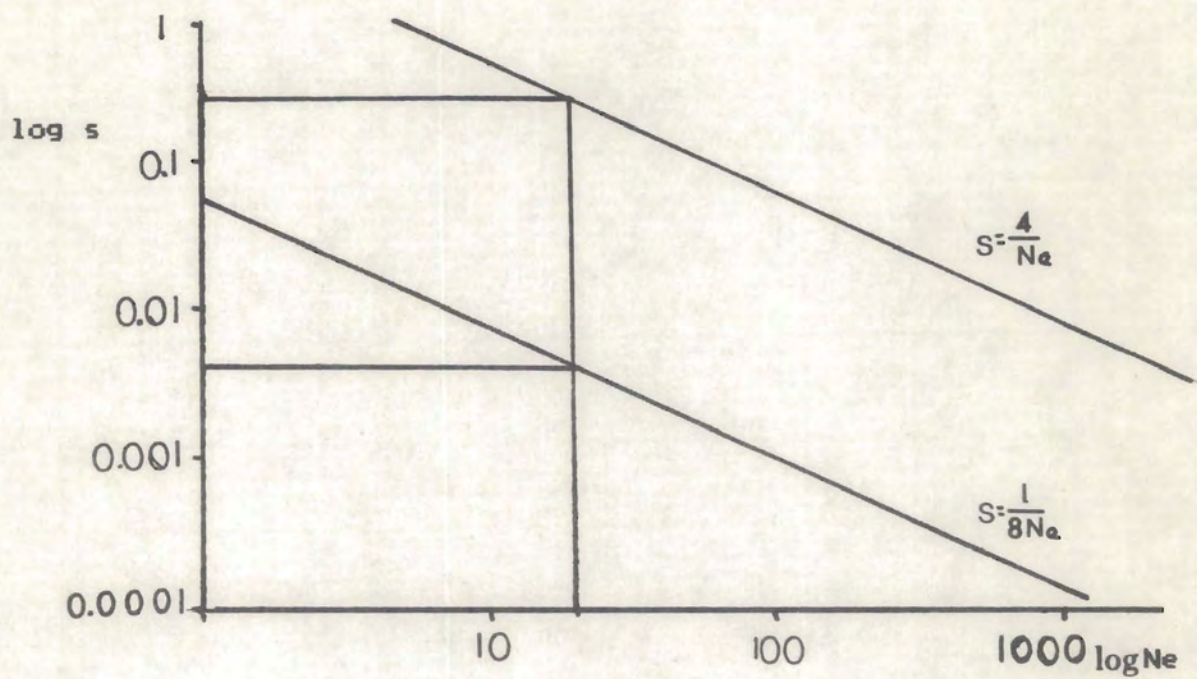


Figura 15. Logaritmo del coeficiente de selección en relación al N_e , donde se puede conocer el valor del coeficiente s para un tamaño efectivo dado para que la selección natural opere.

CONCLUSIONES

IX. CONCLUSIONES.

- 1.- La distancia de dispersión del polen de Echeveria gibbiflora considerando el promedio de los dos estimadores fue de 82.18 cm, lo cual esta dentro de los valores reportados.
- 2.- La distancia de dispersión de las semillas tomando en cuenta el promedio para los dos agentes dispersivos fue de 93.16 cm.
- 3.- En E. gibbiflora la dispersión del polen no fue significativamente mayor que la dispersión de las semillas.
- 4.- El tamaño efectivo para esta población de Echeveria gibbiflora se vio afectado principalmente por la densidad y en segundo termino por la dispersión de las semillas.
- 5.- Los valores del tamaño efectivo fluctuan entre 2 y 40 individuos reproductivos.
- 6.- De los datos estimados para el tamaño efectivo se espera que ,en esta población los efectos de las fuerzas evolutivas dispersivas sean mayores que el efecto de la selección natural (sobre las frecuencias de los alelos).

CITAS

BIBLIOGRAFICAS

XI. CITAS BIBLIOGRAFICAS:

- Antonovics, J. y D., Levin, 1980, "Density-Dependent Regulation", An. Rev. Ecol. Syst. 11: 428-452.
- Alvarez, J., J. Carabias., J. Meave., P. Moreno., D. Nava., F. Rodriguez., C. Tovar., A. Valiente., 1986. "Proyecto para la creacion de una reserva en el Pedregal de San Angel", Cuadernos de Ecologia No. 1 Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Benet, K.R., 1987, "Problematica Actual en la Teoria de la Evolucion" Tesis de Licenciatura (Biologia). Facultad de Ciencias, UNAM. Mexico
- Bos, M., Harmons H. y Vrieling K., 1986, "Gene flow in *Plantago* I. Gene flow and neighbourhood size in *P. lanceolata*", Heredity 56: 43-54.
- Cahalan, C.M. y C. Gliddon., 1985, "Genetic Neighbourhood size in *Primula vulgaris*", Heredity, 54: 65-70.
- Crawford, T.J., 1984a, "The estimation of neighbourhood parameters for plant populations", Heredity 52(2): 273-283.
- Crawford, T.J., 1984b, "What is a population?", In Shorrocks, B. ed, Evolutionary Ecology, Blackwell Scientific Publication, Oxford, pp 135-173.
- Crow, J. y M., Kimura, 1970, "An Introduction to Population Genetics Theory", Harper and Row, New York
- Crow, J. 1986, "Basic Concepts in Population Quantitative and Evolutionary Genetics", W.H. Freeman and Co., N.Y. 273p.
- Crow, J. y C., Denniston, 1988, "Inbreeding and variance effective population numbers", Evolution, 42(3): 482-495
- Cruden, R.W. 1976, "Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of Breeding Systems in Flowering Plants", Evolution 31 (1): 32-46.
- Cruden, R.W. y S. Miller, 1981, "Pollen-ovule Ratio. Pollen size and the ratio of Stigmatic Area to the Pollen-Bearing Area of the Pollinator: and Hypothesis", Evolution 35 (5) 964-974.
- Eguiarte, F.L. 1983, "Biologia Floral de *Manfreda brachystachya* (Cav.) Rose en el Pedregal de San Angel Mexico D.F", Tesis de Licenciatura (Biologia). Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México.
- Eguiarte, F.L., (manuscrito). "Estructura Genetica de *Astrocarium mexicanum* en los Tuxtlas Veracruz", Proyecto de Tesis Doctoral.
- Elton, 1930, "Ecology and Evolution", Oxford.

Falconer, D.S., 1986, "Introducción a la Genética Cuantitativa," 2 ed. C.E.C.S.A.

Fisher, R. A. 1958, "The Genetical Theory of Natural Selection," 2 ed. Dover Pub., N.Y. 291p

Futuyma, D., 1986, "Evolutionary Biology", Ciencias por una educación popular.

Haldane, J.B.C., 1932 (2 ed. 1966), "The Causes of Evolution ", Cornell University Press.

Hamrick, J.L., 1982, "Plant population genetics and evolution", Am.J.Bot. 69(10):1685-1693.

Handel, S.N. 1983, "Pollination Ecology, Plant Population Structure, and Gene Flow, In Pollination Biology," Real, L. ed Academic Press.

Hernandez Islas, J.L., 1984, "Variación estacional del contenido de semillas del suelo entre habitats de la comunidad de Senecio praecox, Pedregal de San Angel, C.U., Mexico," Tesis de Licenciatura.

Lack, J.A. y Kay, Q.D. 1987, "Genetic Structure, Gene Flow and Reproductive Ecology, in a Sand-Dune Population of Polygala vulgaris", Jour. of Ecology., 75, 259-276.

Lande, R. y G.F., Barrowclough, 1987, "Effective Population Size, Genetic Variation, and their use in Population Management", Pp87-123, In M.E. Soule (ed.) Viable Populations for Conservation, Cambridge University Press.

Levin, D.A., 1981, "Dispersal versus Gene Flow in Plants." Ann. Missouri Bot. Gard., 68:233-53.

Levin, D.A. y H.W. Kerster, 1968, "Local Gene Dispersal in Phlox", Evolution 22:130-39.

Levin, D.A. y H.W. Kerster, 1969, "Density-dependent gene dispersal in Liatris", Am.Nat. 103: 61-74.

Levin, D.A. y H. W. Kerster, 1971, "Neighborhood Structure in Plants under Diverse Reproductive Methods", American Naturalist. 105: 345-354.

Maruyama, T., 1977, "Stochastic problems in Population Genetics". Lecture Notes in Biomathematics, Vol.17, Springer-Verlag, Berlin.

Parra, T.V., 1988, (manus.) "Ecología de la Polinización en una población de Echeverria gibbiflora D.C. en el Pedregal de San Angel, C.U. Mexico," Tesis de Licenciatura (Biología) Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México.

Provine, W. B., 1986, "Evolution, Selected Papers Sewall Wright,"

The University of Chicago Press., 649p.

Rohlf, F.J. y Schnell, G.D., 1971, "An Investigation of the Isolation by Distance Model," Am. Nat. 105, 295-324.

Rzedowski, J. 1954, "Vegetación del Pedregal de San Angel (D.F. México)," An. Esc. Cien. Biol. I.P.N. Mex.8 (1-2): 59-129.

Rzedowski, J. y G.C.Rzedowski, 1979, "Flora Fanerogamica del Valle de México," C.E.C.S.A. Mexico, 403pp.

Schaal, B.A., 1980, "Measurement of gene flow in Lupinus texensis," Nature 284:450-51.

Schmitt, J., 1980, "Pollinator Foraging behavior and gene dispersal in Senecio (compositae)," Evolution, 34, 934-43.

Slatkin, M., 1985, "Gene Flow in Natural Populations," Ann. Rev. Ecol. Syst., 16:393-430.

Smyth, C.A. y J.L., Hamrick, 1987, "Realized Gene Flow Via Pollen in Artificial Populations of Musk Thistle, Carduus nutans L.," Evolution 41:613-19.

Van Dijk, H., 1985, "A method to estimate gene flow parameters from a population structure caused by restricted flow and genetic drift. Submitted.

Van Dijk, H., 1987, "A method for the estimation of gene flow parameters from a population structure caused by restricted gene flow and Genetic Drift," Theor. Appl. Genet., 73:724-736.

Walther, E., 1972, "Echeverria (monografía)", California Academy of Sciences.

Waser, M.N., 1988, "Comparative pollen and dye Transfer by pollinations of Delphinium nelsonii," Functional Ecology 2: 41-48.

Wood, W. J., 1987, "The Genetic Demography of the Gaij of Papua New Guinea. 2. Determinants of Effective Population Size", Am. Nat. 129: 165-187.

Wright, S., 1929, "Evolution in a Mendelian Population," Anatomical Record 44:287.

Wright, S., 1930, "Review of The Genetical Theory of Natural Selection by R.A. Fisher," Journal of Heredity 21:349-56.

Wright, S., 1931, "Evolution in Mendelian Population," Genetics 16:97-159.

Wright, S., 1932, "The Role of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and Selection in Evolution," Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics, 1:365-66.

Wright, S., 1938, "Size of Population and Breeding Structure in Relation to Evolution," *Science* 87:430-31.

Wright, S., 1940, "Breeding Structure of Population in Relation to Speciation," *Am. Nat.* 74:232-48.

Wright, S., 1943, "Isolation by Distance," *Genetics*. 28:114-38.

Wright, S., 1946, "Isolation by Distance under Diverse Systems of Mating," *Genetics*. 31:39-59.

Wright, S., 1951, "The Genetical Structure of Population," *Annals of Eugenics*. 15:323-54.

Wright, S., 1969, "Evolution and the Genetics of Population," Vol. 2, *The Theory of Gene Frequencies*, Univ. Chicago Press.