



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**Variación genética y producción de semillas en
poblaciones de *Cylindropuntia bigelovii* con
diferente ploidía.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

LAURA HERNÁNDEZ ROSAS

DIRECTOR DE TESIS: DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ

MÉXICO D.F.

NOVIEMBRE, 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A mi siempre pequeña Eloise.

A mi querida Clau, que ahora fluyes por el Universo.

AGRADECIMIENTOS

Durante el proceso de este trabajo, me enfrenté con varias cosas y aprendí un poco más sobre lo académico y sobre mi vida misma.

Quiero agradecer al jurado por sus valiosos comentarios, que hicieron de esta tesis un mejor trabajo, a la Dra. Alma Delfina Orozco y al Dr. Luis Eguiarte. Al resto del jurado que constituyeron mi comité tutorial, al Dr. Francisco Molina y al Dr. Alejandro Zavala, por seguir muy de cerca el proceso de mi trabajo, desde el inicio hasta la culminación. Muchas gracias por dedicarle tiempo a mi trabajo que yo considero un gran trabajo de equipo. Principalmente agradezco a la Dra. Ma. del Carmen Mandujano (Meli) por ser una gran asesora y por tener ese gran estilo tan peculiar del cual he aprendido mucho. Gracias Meli por la honestidad, el cariño y el apoyo que me has dado.

La parte más importante a la que no sólo agradezco sino que dedico mi trabajo completo, es a la razón más grande de mi existencia: mi amiga, mi bebé, mi guía, mi todo, GRACIAS MARIEL E. por ser...eternamente te amo.

Otra parte importante es mi familia, porque su apoyo incondicional ha sido fundamental para mi: A mis padres, porque simplemente sin ellos yo no habría podido existir, por enseñarme lo que me han enseñado y por ayudarme a crecer.

A mis hermanos, Cris y Carlos por todo el apoyo que me han dado, por regalarme la satisfacción de decir que tengo unos hermanos maravillosos. A mi hermano mayor, Víctor, por lo que hemos compartido siempre (aunque ahora estés tan lejos).

A todo el laboratorio de Dinámica de Poblaciones y Evolución de Historias de Vida: A la maravillosa técnico del lab. Mariana Rojas, a Gisela, Violeta, Coni, Habacuc, Yup, Karlita, Hugo, Oscar, Belinda. A Cynthia por que compartimos este viaje muy de cerca, desde el mero principio...A Lucy por su incomparable paciencia, por todo lo que me enseñó, dentro y fuera del Laboratorio...A Erick, por ser un gran compañero y un gran amigo, por tu nobleza, por tu personalidad tan característica; gracias por enseñarme tantas cosas y ayudarme tanto en este proceso.

A Israel, por todo lo que me has dado, como amigo y como un gran maestro, no sólo académicamente sino que anímicamente; tú me ayudaste mucho a fortalecer este trabajo.

A los que han estado y a los que están:

A Rafa, Marcos, Coa y Ramón, por hacerme saber que siempre estamos.....Gracias.

Por todo lo que he podido aprender.....gracias Ulises.

A Pablito Piña, por tener siempre las palabras adecuadas, por apoyarme en todo momento, por la delicada certeza de tu ser, por tu ser mismo.

A Vania, porque siempre has caminado muy cerca de mi, por todo el cariño y todo el apoyo que me has brindado siempre, incluyendo el inicio de esta etapa.

A Elda, porque muchas palabras se quedan cortas para agradecer, para expresar..... porque siempre has estado muy cerca de mí.

A la Dra. Tere Valverde, por ser mi gran maestra y amiga, por todos los consejos, sobre todo aquellos que me diste antes de iniciar esta etapa.

A todas las locas: Vicky, Wendy, Itzé, Gis, Daffny, por los siglos que llevamos conociéndonos y por los que aún nos faltan.

A Sophía, que me hizo explicarle 1000 veces de qué se trataba mi tesis, por cuestionarme otras 1000 “si es verdad que existen las tesis teóricas de una hipótesis”. Por ser otra personita muy especial para mí.

A la familia Flores Caballero, por consentirme en varios momentos, por proporcionarme momentos de relajación tan necesarios. Por seguir compartiendo sus grandes tesoros conmigo. Gracias prima.

A mi tía Guadalupe, por que siempre he recibido tu apoyo moral.

A Pilar y las chicas Rebatet. Las noches en la cocina siempre son una buena terapia.

A quien llegó a mi vida de la manera mas inesperada, para demostrarme que la magia aún existe, porque cuando estamos juntos podemos volar y desaparecer en un universo alterno. Gracias por estar conmigo en este momento de mi vida.

Agradezco a CONACyT y a la DGEP, por la beca que se me otorgó durante esta etapa y al proyecto SEMARNAT-CONACyT 0350 de MMS.

Gracias a la Comisión Nacional del agua, que me proporcionó los datos de clima.

INDICE

| | Página |
|--|--------|
| Resumen | 1 |
| Abstract | 2 |
| 1. Introducción | |
| 1.1. Presentación | 3 |
| 1.2. La Reproducción en las plantas | 4 |
| 1.3. La poliploidía en las plantas | 7 |
| 1.3.1. Origen de la poliploidía | 8 |
| 1.3.2. Consecuencias ecológicas y evolutivas de la poliploidía | 9 |
| 1.4. El caso de <i>Cylindropuntia bigelovii</i> | 14 |
| 1.5. Objetivos | 16 |
| 1.6. Hipótesis | 16 |
| 2. Métodos | |
| 2.1. Especies de estudio | 17 |
| 2.1.1. <i>Cylindropuntia bigelovii</i> Engelmann. | 17 |
| 2.1.1. Grupo externo. <i>Cylindropuntia fulgida</i> Engelmann | 19 |
| 2.2. Sitio de Estudio | 21 |
| 2.3. Métodos | 23 |
| 2.3.1. Producción de frutos | 23 |
| 2.3.2. Variación genética | 24 |
| 2.3.3 Respuesta climatológica | 27 |
| 3. Resultados | |
| 3.1. Producción de semillas | 30 |
| 3.2 Resultados genéticos | 34 |
| 3.2.1 Diversidad genética | 34 |
| 3.2.2. Clonalidad. | 39 |
| 3.3 Respuesta climatológica | 42 |
| 4. Discusión | |
| 4.1 Producción de frutos | 43 |
| 4.2 Resultados genéticos | 44 |
| 4.2.1. Diversidad genética | 44 |
| 4.2.2. Clonalidad | 48 |
| 4.3 Respuesta climatológica | 50 |
| 5. Conclusiones | 53 |
| Literatura citada | 55 |
| Apéndice | 61 |

Variación genética y producción de semillas en poblaciones de *Cylindropuntia bigelovii* con diferente ploidía.

Hernández-Rosas Laura.

Resumen

Cylindropuntia bigelovii Engelman es una cactácea clonal que se distribuye en el desierto de Sonora; México, *C. bigelovii*, a lo largo de su amplia área de distribución en el desierto de Sonora, presenta reproducción sexual y clonal diferencial en las distintas poblaciones. Los diferentes modos de regeneración (sexual por semillas y clonal por artículos) pueden afectar la diversidad genética en las poblaciones, ya que la reproducción sexual involucra recombinación de los genotipos mientras que en la clonal la descendencia producida es genéticamente igual a la planta madre. Los niveles de ploidía impares afectan la producción de semillas, por lo tanto limitan el éxito en la reproducción sexual, contribuyendo de manera favorable a la reproducción asexual y clonal y repercuten en la diversidad genética de las poblaciones, en general. En este contexto se analizó la producción de semillas y la diversidad genética usando marcadores ISSR's para determinar genotipos en 6 poblaciones de *C. bigelovii*, cuatro poblaciones triploides y dos diploides; considerando a *C. fulgida*, localizada en Sonora, como grupo externo. Encontramos que las poblaciones triploides presentaron una producción de frutos con semillas significativamente menor que las poblaciones diploides, por lo que la ploidía afecta la reproducción sexual. Sin embargo, algunas poblaciones triploides mostraron frutos con una gran cantidad de semillas, por lo que debemos realizar trabajos prospectivos para conocer el nivel de ploidía de las plantas productoras de frutos con semilla, además de conocer la biología floral de *C. bigelovii*. Los resultados obtenidos no apoyan la hipótesis de que los niveles de ploidía afectan la diversidad clonal, ya que no encontramos diferencias significativas en la diversidad entre poblaciones diploides y triploides. Tampoco encontramos diferencias para el número de genotipos encontrados, los índices de equitatividad, porcentaje de loci polimórficos y heterocigosidad. Dado que no detectamos diferencias significativas se proponen hipótesis alternas como el reclutamiento sexual, dado por individuos de ploidía diferentes que se encuentran dentro de las poblaciones triploides o bien quizá se deba a la generación de mutaciones somáticas que han logrado persistir, o que los genotipos actuales son un reflejo de los genotipos iniciales durante el surgimiento de las poblaciones y que debido a la propagación vegetativa han podido persistir. Por otra parte, los resultados obtenidos con respecto al análisis del clima no apoyan la hipótesis de que las poblaciones triploides habitan ambientes más secos y variables que las poblaciones diploides.

Abstract

Cylindropuntia bigelovii Engelman is a clonal cactus, distributed in the Sonoran desert. The different kinds of regeneration (sexual by seeds and clonal by vegetative joins) can affect the genetic diversity of populations, because sexual reproduction involves recombination, while in clonal propagation the offspring are genetically identical to the parent plant.

C. bigelovii has a wide distribution throughout the Sonoran desert, and exhibit both sexual and clonal reproduction in different populations.

The available evidence indicates that odd ploidy levels affect seed production and therefore limits the success of sexual reproduction. Triploid populations are known to adopt asexual and clonal reproduction and consequently influence the genetic diversity of their populations. Previous studies have demonstrated that triploid individuals have a great resistance to extreme environments than its diploid relatives. Towards this end seed production and the genetic and genotypic diversity of six populations of *C. bigelovii* using ISSR's molecular markers: four triploid and two diploid populations and one population of *C. fulgida* as an external group were determined. It was also analyzed the index of aridity and variation of precipitation in populations of different ploidy. Triploid populations show significantly less seed production than diploid ones. However, in some triploid populations we found a great number of seeds in some fruits. This finding suggests variation in ploidy within populations and future studies should document ploidy levels within and between populations as well as the floral biology of *C. bigelovii*. Our results on the genotypic diversity do not support the hypothesis that ploidy levels affect the clonal diversity as no significant differences were detected in the diversity of diploid and triploid populations. Similarly, no significant differences were detected between ploidy levels for the equitability index, percent of polymorphic loci and mean heterocigosity. I suggest alternative hypotheses like sexual recruitment of individuals with different level of ploidy inside triploids populations, or recurrent somatic mutations that persist throughout time. Other alternative explanation is that current genotypes in triploid populations reflect the genetic diversity from ancient sexual reproduction that persists due to vegetative reproduction. On the other hand, the results on the analysis of climate do not support the hypothesis that triploids population are more resistant to xeric and environmental variation than diploid populations.

1. INTRODUCCIÓN.

1.1. Presentación

Esta tesis es una aportación al conocimiento sobre cómo los diferentes niveles de ploidía afectan la variabilidad genética y los diferentes modos de reproducción. Numerosas plantas perennes poseen diversos modos de regeneración: la reproducción sexual a través de semillas, la reproducción asexual por apomixis o agamosperma y la propagación clonal (Richards, 1986). Se considera esta división entre la reproducción asexual y la clonal, debido a que en la primera existe un desarrollo embrionario, mientras que la clonalidad es la regeneración que experimenta un individuo (Hurst y Peck, 1996). Además aunque un individuo sea idéntico a la planta madre y pueda considerarse como una extensión de ésta, es capaz de tener una existencia independiente, en este sentido se considera como una parte importante del esfuerzo reproductivo y por lo tanto como una forma de reproducción y no solo de propagación (Abrahamson, 1980).

La importancia relativa del reclutamiento sexual, asexual y clonal varía entre especies y poblaciones de plantas (Eckert *et al.*, 2000; Eriksson, 1992; Mandujano *et al.* 1998, Mandujano *et al.* 2001). Con frecuencia las especies con regeneración asexual también se reproducen sexualmente, pero existen varios casos reportados en los que algunas especies han abandonado la reproducción sexual para adoptar exclusivamente formas de propagación clonal (Sculthorpe, 1967; Hutchinson, 1975; Philbrick y Les, 1996).

La fertilidad en una planta se puede ver afectada tanto por factores ecológicos como por factores genéticos, y los diferentes modos de reproducción que puede presentar una planta están ligados a la variación de la ploidía. En general los diferentes niveles de ploidía están asociados a un tipo de reproducción, debido a las implicaciones mecánicas dentro de la meiosis, por lo que se ha observado que los niveles de ploidía impares afectan a la reproducción sexual favoreciendo la clonal, es decir, dependiendo del nivel de ploidía que presente una especie puede disminuir su fertilidad (Ramsey y Schemske, 1998; Eckert *et al.*, 2000; Soltis y Soltis, 2000; Comai, 2005).

La familia Cactaceae muestra una gran diversidad en sus sistemas de apareamiento y reproducción. Las especies globosas presentan individuos solitarios cuya forma de reproducción es sexual, al igual que las columnares, aunque existen algunas especies

clonales como *Lophocereus schottii* (Parker y Hamrick, 1992) y *Stenocereus eruca* (Bravo-Hollis, 1978; Clark, 2000). Por otro lado, las formas arbustivas y rastreras que presentan crecimiento por artículos o cladodios generalmente son clonales. En este grupo se encuentran desde las especies que no presentan reproducción sexual y por lo tanto producen individuos genéticamente idénticos a la planta madre (Grant, 1971; Harper, 1985; Silander, 1985) hasta las especies facultativas que presentan exitosamente tanto la reproducción sexual como la clonal (Mandujano *et al.*, 2001).

Cylindropuntia bigelovii Engelman es una planta que posee dos tipos de reproducción, la clonal y la sexual. Tomando en cuenta el contexto anterior con respecto a la importancia del tipo de reproducción sobre la variabilidad genética, sugerimos que la diversidad genética será mayor en poblaciones donde predomina la reproducción sexual y menor en poblaciones predominantemente clonales. Por otra parte, como se ha sugerido en la literatura que el nivel de ploidía afecta la reproducción sexual suponemos que al encontrarse poblaciones con niveles de ploidía impares la reproducción sexual será casi nula (Eckert *et al.*, 2000; Pinkava, 2002).

1.2. La reproducción en plantas

La estructura genética y el potencial evolutivo en las poblaciones de plantas dependen, en gran parte, de su modo de reproducción (Hamrick *et al.*, 1979; Richards, 1986). Las plantas pueden presentar diferentes tipos de reproducción. En la propagación asexual, un individuo produce descendientes sin que exista recombinación con otros genotipos, es decir que no haya fecundación. En la propagación de clones, a través de propagación vegetativa, ya sea por medio de estolones, esquejes, tallos, bulbos, hojas, etc. Por último, la reproducción sexual por medio de semillas, donde existe la unión de gametos de diferentes individuos (Richards, 1986; Harada *et al.*, 1997). Estos tipos de regeneración confieren ventajas y desventajas.

Las plantas que se reproducen clonalmente producen plantas hijas que son idénticas unas con otras así como con la planta madre (Eckert, 2002). Cook (1979) definió a un clon como un individuo que es genéticamente idéntico al individuo del cual se derivó (genet), dicha unidad (ramet) tiene la capacidad de ser fisiológicamente independiente. Los nuevos individuos vegetativos se pueden formar a través de diferentes mecanismos que implican la

fragmentación de la planta progenitora, por ejemplo: bulbos, tallos, extensiones, rizomas, raíces, esquejes, entre otros (Harada *et al.*, 1997).

La propagación clonal y la asexual no involucran recombinación, por lo que la descendencia será genéticamente igual entre ellos y también será igual a la planta madre (Ashton y Mitchell, 1989) y el genotipo de la planta persistirá y afectará la variación genética (Eckert, 2002).

En 1947 Gustafsson consideraba que la clonalidad funcionaba como un mecanismo para las plantas, el cual les permitía persistir cuando la reproducción sexual no podía ocurrir por algún motivo, por ejemplo cuando hay hibridización o la poliploidización. La reproducción asexual y clonal presentan una serie de ventajas sobre la reproducción sexual. Por ejemplo, la ventaja de la mitosis sobre la meiosis (en términos de costos reproductivos), la rápida propagación y explotación del hábitat, la inmortalidad potencial, y el bajo costo reproductivo (Harper, 1985). En particular la propagación clonal tiene muchas ventajas. Una de ellas es que el costo reproductivo no es muy alto, debido a que no se requiere de la inversión de estructuras reproductivas, tienen un rápido crecimiento en el tamaño poblacional, lo que le permite aumentar su potencial en la sobrevivencia y la reproducción. A pesar de su dispersión limitada, pueden explorar diferentes ambientes y mantenerse en aquéllos que sean favorables. Los ramets generalmente presentan una menor tasa de mortalidad que las plántulas provenientes de semillas (Mandujano *et al.* 1998; Silvertown y Lovett, 1993). Por último es que las combinaciones óptimas de genes (genotipos que funcionan adecuadamente en un ambiente) pueden permanecer, siempre y cuando dicho ambiente no sea muy cambiante (Bell, 1987).

Una de las desventajas que pueden presentar la reproducción asexual y la propagación clonal es la posible disminución de la poza génica y la vulnerabilidad de las poblaciones a la depresión por endogamia que propicia el mantenimiento de alelos deletéreos (Silander, 1985; Charlesworth y Charlesworth, 1987; Ellstrand y Roose, 1987; Grant, 1971). En una revisión Muirhead y Lande (1997) encontraron que la depresión endogámica aumenta en especies que presentan reproducción asexual y sugiere que esto está relacionado con la acumulación de mutaciones somáticas sobre todo en especies longevas, ya que dichas mutaciones pueden heredarse de una generación a otra. La purga de homócigos letales ocurre en las especies puramente sexuales, donde debido a la

recombinación la proporción de purga de alelos deletéreos es mayor que en las especies asexuales, clonales e incluso en aquéllas que se autofertilizan (Muirhead y Lande, 1997). En las especies clonales, la muerte de un clon con una mutación deletérea es un mecanismo de purga de deletéreos, aunque también esto genera menor diversidad genotípica. Además, los niveles de depresión endogámica cambian con la intensidad relativa de los tipos de regeneración sexual-clonal en especies que mantienen autocruza parcial (Muirhead y Lande, 1997). Sin embargo, para comparar los atributos de un grupo particular de especies es necesario tomar en cuenta las relaciones históricas entre las mismas, ya que éstas no representan puntos independientes (Harvey, 1985). Es por esta falta de independencia que el método comparativo se ha empleado para identificar e interpretar adaptaciones, y para realizar estudios comparativos de las adaptaciones reproductivas en las plantas (Barret *et al.*, 1997; Franco y Silvertown, 1997).

Otra desventaja es que las plantas que se reproducen vegetativamente, pueden tener poca dispersión y por lo tanto se mantienen limitadas a un ambiente particular (Eguiarte *et al.*, 1999). Sin embargo existen otros procesos de reproducción asexual, como la apomixis o agamospermia; la cual no requiere de fecundación y produce semillas $2n$ a partir de la planta madre; que permiten la dispersión de semillas aunque con el mismo genotipo (Carman, 1997; Pimienta-Barrios y Del Castillo, 2002).

La reproducción sexual involucra procesos de recombinación, por lo que el sexo permite producir progenie con mayor variabilidad y de ésta manera se puede incrementar la probabilidad de que un genotipo funcione de manera óptima en un ambiente y por lo tanto que aumente su adecuación, ya que las condiciones ambientales en el futuro son inciertas (Maynard-Smith, 1978; Palleiro, 2001). La reproducción sexual es muy compleja en las plantas ya que existen diferentes sistemas de apareamiento, como consecuencia de su estado sésil. Estos diferentes sistemas son importantes (en términos del reclutamiento sexual), ya que varían de acuerdo con la especie y en muchos casos con los cambios en el ambiente (Eguiarte *et al.*, 1999).

La variación de la importancia relativa en la reproducción sexual y la clonal varía entre especies y entre poblaciones de la misma especie (Eckert, 2002; Mandujano *et al.*, 2001; Mandujano *et al.*, 2007). La propagación clonal permite la persistencia de una población en un hábitat determinado cuando la reproducción sexual no puede ocurrir, ya

sea por falta de individuos del sexo opuesto (en organismos dioicos) o porque no hay polinizadores; aunque reduce el flujo génico entre poblaciones (Eckert *et al.*, 2003).

Existe un gran número de especies que presentan diferentes tipos de reproducción. Estas mezclas de modos reproductivos mejoran la capacidad para adaptarse a las fluctuaciones del ambiente, ya que permiten la reproducción exacta de un genotipo bien adaptado a las condiciones presentes y a la vez mantienen la capacidad de generar una progenie variable que pueda adecuarse a los cambios en las condiciones ambientales (Marshall y Brown, 1981).

La reproducción sexual, la asexual y la clonal con las diferentes combinaciones que existan entre estos tipos de reproducción tienen diferentes consecuencias en su dinámica demográfica y en sus historias evolutivas (Mandujano *et al.*, 2001; Mandujano *et al.*, 2007).

1.3. La poliploidía en las plantas.

En el genoma pueden existir diversos tipos de aberraciones cromosómicas ya sea en todos los cromosomas o en partes de éstos (Burns y Bottino, 1989), en este sentido se reconocen cambios en el número de cromosomas o bien modificaciones estructurales. Cuando se presentan cambios en el número de cromosomas podemos encontrar organismos con células euploides o aneuploides. Las primeras presentan juegos completos de cromosomas, mientras que las segundas presentan adiciones o pérdidas de cromosomas (Burns y Bottino, 1989), es decir, su constitución no comprende un número exacto de juegos cromosómicos completos (Burns y Bottino, 1989).

Un organismo euploide con tres o más juegos completos de cromosomas es denominado poliploide (Burns y Bottino, 1989). La poliploidía es común en plantas, Grant (1981) considera que cerca 43.5% de los helechos son poliploides y 52% de todas las especies de angiospermas, sin embargo algunos autores consideran que el 70 y 80 % de especies de angiospermas son poliploides (Masterson, 1994; Leitch y Bennet, 1997; Levin, 2002). Por otro lado se ha visto que alrededor del 70 % de todas las angiospermas han sufrido por lo menos un evento de poliploidización (Soltis y Soltis, 2000), lo cual sugiere que su composición cromosómica ha aumentado a través del tiempo al menos una vez. En la subfamilia *Opuntioideae* es común el aumento de la ploidía, ya que existen niveles de ploidía desde 2x hasta 30x (Pinkava *et al.* 1982; Johansen, 1993; Muñoz-Urias, 2004).

Dentro de las especies animales la poliploidía es menos común, sin embargo no es rara en peces, reptiles, insectos y anfibios (Lewis, 1980; Comai, 2005), aunque para otros organismos la poliploidía es un evento letal, como normalmente ocurre en el ser humano (Burns y Bottino, 1989).

La poliploidía había sido tradicionalmente considerada como la “muerte súbita” de la evolución en el sentido genético, basándose en la premisa de que la poliploidía es un evento raro y de origen diferente para cada especie (Ranker *et al.*, 1989; Soltis *et al.*, 1991; Stebbins, 1950), en donde sólo se producen organismos estériles o con baja fertilidad (organismos no adecuados). En éste contexto la reproducción asexual y la clonalidad habían sido consideradas como un escape a la esterilidad, ya que se conocía como la única manera de regeneración en aquellas especies poliploides o híbridas, las cuales habían resultado ser estériles, debido a alguna disfunción meiótica. Sin embargo se ha encontrado que existen poliploides fértiles o casi fértiles, es decir con producción de un pequeño porcentaje de semillas (Silander, 1985; Pinkava, 2002). Algunas evidencias, como mencionaremos más adelante, han demostrado que la poliploidía puede reestablecer el balance en el número cromosómico, permitiendo un incremento en su fertilidad (Lumaret, 1988). Existen diferentes rutas por las cuales un organismo puede llegar a ser poliploide, sin embargo en la mayoría de los casos no es fácil conocer su origen (Ramsey y Schemske, 1998).

1.3.1. Origen de la poliploidía

Los mecanismos para la formación de un organismo poliploide pueden ser citológicos o somáticos o bien a partir de la formación de los gametos. Dentro de los mecanismos citológicos (somáticos) se ha observado que generalmente son poliploidizaciones inducidas, ya que presentan una disfunción en el tejido meristemático que le permite producir una quimera mixoploide. Mientras que en los mecanismos a partir de la formación de gametos, la poliploidización se debe a la no reducción gamética o a la disfunción meiótica (Ramsey y Schemske, 1998).

Los poliploides generalmente se clasifican en dos grupos de acuerdo a su composición cromosómica y la manera de su formación. Estos grupos son los autopoliploides y los alopoliploides (Kihara y Ono, 1926; Comai, 2005). Kihara y Ono

(1926) definen a los autopoliploides como aquéllos que se forman en poblaciones de especies individuales, mientras que los alopoliploides son producto de una hibridización interespecífica. Cuando el juego de cromosomas de un individuo poliploide es igual entonces es un autopoliploide, cuando son distintos entonces es un alopoliploide y dependiendo del número de juegos cromosómicos se denomina con el prefijo tri, tetra, penta, hexa, etc. (Comai, 2005). Durante la meiosis los individuos poliploides tienden a formar multivalentes, que están dados por la asociación de los cromosomas iguales de los distintos juegos de cromosomas (genomios). Estas asociaciones difieren de acuerdo al tipo de ploidía (auto o alopoliploide), la cual aumenta en complejidad por efecto de las deleciones y adiciones de cromosomas; que generalmente ocurren en los alopoliploides (Comai, 2005). Sin embargo se ha observado que la formación de multivalentes son más comunes en los autopoliploides, ya que pueden formar más de dos juegos de cromosomas homólogos. Sin embargo, durante la meiosis estos pueden migrar en cantidades diferentes, obteniendo así gametos con distinto número de cromosomas, lo cual evita la fertilización entre gametos, por lo tanto tenemos organismos estériles (De Wet, 1979; Guerra, 1988; Ramsey y Schemske, 1998). Por esta razón durante mucho tiempo se ha pensado que los organismos autopoliploides son raros en la naturaleza (De Wet, 1979; Guerra, 1988). Sin embargo en una revisión que realizaron Soltis y Soltis en 2000 sobre el número cromosómico de un amplio número de plantas, observan múltiples citotipos de varias especies que difieren con los niveles de ploidía ya establecidos, por lo que sugieren que la autoploidía es mucho más común en la naturaleza que lo que se esperaba. Los organismos alopoliploides se caracterizan por sus altos niveles de heterocigocidad, lo cual es resultado de la combinación de los genomas parentales, por lo que también funciona como una fuente de diversidad y de especiación; aunque estos últimos efectos no son solamente propios de los organismos alopoliploides sino que de la poliploidía en general (Soltis y Soltis 2000; Comai, 2005).

En este sentido es evidente que las variaciones en el nivel de ploidía poseen implicaciones importantes dentro de la dinámica evolutiva de los organismos, en particular las plantas.

1.3.2. Consecuencias ecológicas y evolutivas de la poliploidía

Los niveles de ploidía tienen diferentes consecuencias en el curso evolutivo de las plantas; para empezar debemos mencionar cómo afectan de manera proximal la composición de ellas. Es evidente que al duplicarse o al no reducirse el material genético, hay una transformación en la células a nivel nuclear, lo cual tiene consecuencias en toda la planta, pues el tamaño de las células es más grande (Stebbins, 1971). Por ejemplo, el volumen de una célula tetraploide es cerca del doble en tamaño con respecto a su progenitor diploide; se ha observado que hay diferencias significativas en el tamaños de los estomas y el poro, lo cual implica, a su vez, cambios fisiológicos dentro de la planta (Levin, 1983). Mooney y Johnson (1965) analizaron las diferencias entre poblaciones de plantas alpinas diploides y triploides del género *Thalictrum* (Ranunculaceae) y encontraron que las poblaciones triploides generalmente son más vigorosas y poseen una mayor capacidad fotosintética a diferencia de las diploides, dichas diferencias están relacionadas con la habilidad de colonizar un sitio u otro. Levin (1983) menciona que Weiss y sus colaboradores en 1975 investigaron la relación entre la actividad enzimática, la geometría celular, y los niveles de ploidía en *Sacharomyces cerevisiae* (familia *Saccharomycetaceae*, Reino *Fungi*), y descubrieron que los parámetros bioquímicos básicos de la célula están determinados principalmente por la geometría de la célula. En este sentido Cavalier-Smith (1978) sugirió que las células poliploides presentan un metabolismo y crecimiento retrasado debido, a la alteración geométrica que presenta la célula entre el núcleo y el resto de la célula. Tal (1977) observó que la actividad enzimática se encuentra también alterada, ya que observó que la tasa de síntesis de proteínas se encontraba inhibida en un 45% en células tetraploides y que disminuía la actividad de RNAasa y por lo tanto el contenido de RNA; sin embargo, no todas las enzimas se encontraban afectadas de esta manera de tal modo que se podía observar cierto equilibrio en el funcionamiento de la célula. A pesar de estas diferencias, que pudieran verse como desventajas de la poliploidía, es evidente que las especies poliploides se encuentran mucho mejor adaptadas a diferentes ambientes, es decir, la poliploidía les confiere resistencia y un grado de adaptabilidad mucho mayor. Esto se ha visto representado en diferentes casos, tal como el caso de la flora de Alaska, en donde se observa que a medida en que aumenta el nivel de ploidía, la resistencia y capacidad de colonizar nuevos ambientes es mayor (Johnson y Parcker, 1965). Otro ejemplo es el ya mencionado sobre *Thalictrum*, donde los individuos triploides se encuentran en ambientes

donde las condiciones son más extremas (Mooney y Johnson, 1965). Se ha observado que en el género *Opuntia* al incrementarse el nivel de ploidía aumenta su resistencia al frío (Muñoz, 2004). Es posible que exista un patrón de distribución, donde los organismos con un nivel de ploidía mayor puedan incrementar sus áreas de distribución, principalmente en aquéllas donde los progenitores diploides no pueden sobrevivir (Levin, 2002; Muñoz, 2004).

Ramsey y Shemske (1998) mencionan que existe una alta incidencia de formación de poliploides en altas latitudes y altitudes, así como en áreas congeladas o que cuentan con condiciones extremas que inducen a los gametos $2n$ a la formación de poliploides.

En 1950 Manton sugirió que los poliploides poseen ventajas selectivas en aquellas condiciones donde las fluctuaciones climáticas han sido frecuentes y en ocasiones catastróficas, lo que permite mantener a las plantas poliploides distribuidas en zonas diferenciales a las de sus progenitores diploides, en otros casos se ha observado que colonizan altitudes mayores que las diploides o bien zonas con mayor estrés ambiental. Los cambios que presentan las plantas poliploides no sólo son en este sentido, implican aún más ventajas y desventajas y por lo tanto una fuente de modificaciones que dan lugar a historias de vida diferenciales y por lo tanto a diferentes historias evolutivas.

De acuerdo a Comai (2005) existen otras tres importantes ventajas de ser poliploide. Una de ellas es la heterosis, la cual hace a las plantas más vigorosas que sus progenitores, además debido a que no existe recombinación en aquellas especies que sólo se pueden reproducir asexualmente o por propagación vegetativa, se mantienen los niveles de heterocigosidad a través de las generaciones (Comai, 2005). La segunda ventaja es la redundancia genética, que protege a los poliploides de los efectos de las mutaciones deletéreas, ya que se enmascaran los alelos recesivos. Además evita la genotoxicidad (agentes con acción química, física o biológica que dañan al ADN) sobre todo cuando las poblaciones se encuentran muy aisladas o en un cuello de botella. Por otra parte le confiere la habilidad de diversificar funciones genéticas alterando copias redundantes de genes esenciales. Por último, la tercera ventaja es el favorecimiento de la reproducción asexual y clonal. Se han realizado diferentes trabajos en donde se ha visto que el nivel de ploidía afecta directamente el tipo de reproducción en las plantas. Es evidente que esto está relacionado con el número cromosómico (Dorken y Eckert, 2001) y a las disfunciones

meióticas. La relación entre los niveles de ploidía y el tipo de reproducción, de acuerdo con la teoría de Stebbins (1950), establece que el nivel de ploidía tiene un efecto sobre los mecanismos reproductivos que presenten los taxa, es decir, aquéllos que mantienen altos niveles de ploidía, presentan autofertilización o apomixis, como ocurre en algunas cactáceas. Por otro lado se ha propuesto que la agamospermia o apomixis está asociada a la poliploidía, la cual funciona como un factor que origina esta forma de reproducción (Bashaw y Hanna, 1990).

La poliploidía en cactáceas es originada por medio de procesos premeióticos anormales en conjunción con los mecanismos antes mencionados (Ross, 1981). Un claro ejemplo es el género *Opuntia*, donde la extensa poliploidía registrada es la causa de su alta frecuencia en la propagación vegetativa, que a su vez le permite el mantenimiento de la ploidía debido a la misma propagación que contribuye al aumento de su distribución (Pinkava, 2002).

La poliploidía puede afectar a la sexualidad alterando los sistemas de autoincompatibilidad y permitiendo así la autofertilización (Comai, 2005). En muchos casos la poliploidía también está asociada con la formación de especies apomícticas (Comai, 2005). Se ha observado que las especies triploides generalmente adoptan tipos de reproducción asexual, como la apomixis y la propagación clonal, debido a que forman gametos aneuploides después de la meiosis que les impiden reproducirse normalmente (Stebbins, 1950; Khush, 1973; Soltis *et al.* 1991; Henry *et al.*, 2005). Sin embargo, a pesar de que la apomixis se ha considerado como una condición que interfiere en la evolución, ha sido evidente que a partir de este tipo de reproducción se puede reestablecer la sexualidad, ya que existen individuos que tienen la capacidad de producir polen que puede llegar a ser fértil, logrando de esta manera producir algunos individuos que pueden ser sexuales. Asimismo los sexuales pueden producir individuos apomícticos y por lo tanto se puede constituir un ciclo sexual-asesexual (Verduijn, 2004). Además de esto la apomixis proporciona una ventaja ya que permite reproducción de los individuos cuando no hay parejas disponibles (Comai, 2005).

Eckert (2003) reporta en las poblaciones de la planta acuática *Butomus umbellatus* (*Butomaceae*) que se han observado los dos tipos de reproducción, sexual y a través de propagación vegetativa. La variación en su reproducción está asociada a la variación en la

ploidía, tal y como ocurre en *C. bigelovii*. Las poblaciones diploides producen abundantes semillas. Las poblaciones triploides producen pequeñas cantidades de semillas y generalmente las que producen no son viables. También observó que cuando se cruzan individuos triploides de dos poblaciones se obtiene como resultado escasas semillas con muy baja viabilidad, es decir, son poblaciones consideradas infértiles (Eckert *et al.*, 2003). La infertilidad es causada por la interacción de factores genéticos y ecológicos que dan como resultado cambios en sus historias de vida que a su vez modifican su curso evolutivo. En muchas ocasiones la esterilidad permanente a nivel del genet es causada por la ploidía (niveles de ploidía impares), o por irregularidades cromosómicas, más que por mutaciones somáticas (Eckert, 2002).

También se ha visto que a pesar de que los individuos triploides producen progenie aneuploide no es una condición terminal, es decir, estos aneuploides a su vez, y a través de las generaciones pueden producir organismos euploides y por lo tanto seguir con su curso evolutivo, como ocurre en *Arabidopsis thaliana* (Henry *et al.*, 2005). La triploidía ocurre de una manera frecuente, ya que puede resultar de la hibridización de un organismo diploide con uno tetraploide, o bien, de dos diploides, en donde el resultado es la no reducción de alguno de los gametos y por lo tanto surge la triploidía (Levin, 1983; Ramsey y Schemske, 1998). Como ya se había mencionado, la triploidía reduce la fertilidad y por lo tanto es un mecanismo clave para la interrupción de la ruta evolutiva, o de la fecundidad de cualquier especie. A esta idea se contraponen varios elementos donde ha sido evidente el reestablecimiento de una ploidía que puede mantener altos niveles de fertilidad (Ramsey y Schemske, 1998; Joly y Bruneau, 2004; Henry *et al.* 2005). La importancia radica en que los triploides pueden funcionar como un puente hacia la tetraploidía, lo cual se ha visto en estudios de poblaciones naturales, además de que recientes estudios han considerado a los triploides como parcialmente estériles y que no tienden a perpetuar, ya que cuando logran generar descendencia, menos del 10% es triploide y el resto son individuos diploides o tetraploides (Ramsey y Schemske, 1998; Joly y Bruneau, 2004; Henry *et al.* 2005).

Es evidente que la formación de organismos poliploides puede tener diferente origen, como en el caso de los triploides, ya que pueden ser autotriploides (diploide x diploide) o alotriploides (diploide x tetraploide). Además podemos encontrar organismos tetraploides que pueden ser producidos por autotriploides que se autofertilizan o que se

retrocruzan con diploides, o bien la formación de autotetraploides que se forman directamente de poblaciones diploides, que no reducen ninguno de sus gametos como en el caso de *Costus speciosus* (*Zingiberaceae*) (Ramsey y Schemske, 1998).

Además un poliploide pudo haber experimentado más de un evento de poliploidización, lo cual hace más complicado conocer su origen. Pero a la vez proporciona diferentes niveles de diversidad dentro de las poblaciones (Ramsey y Schemske, 1998). Debido a que los cambios que pueden experimentar los poliploides a nivel genético pueden diversificar rápidamente, en muchos casos la progenie resultado de una hibridación ya no puede mantener un flujo génico con la población origen. Es decir se establecen barreras reproductivas (Ramsey y Schemske, 1998) que pueden dar lugar a la especiación. Además los poliploides muestran mayor fijación de heterócigos que los diploides, y debido a los diferentes mecanismos por los que se origina la poliploidía, pueden aparecer genotipos novedosos que se establecen y persisten. Por lo que los organismos poliploides no son genéticamente despreciables como se había sugerido, ya que la variación genética de especies poliploides es una respuesta a diferentes procesos evolutivos (Soltis *et al.*, 1992). Logrando de este modo una mayor variabilidad de genotipos capaces de colonizar ambientes diversos (Levin, 1983; Soltis y Soltis, 1995; Levin, 2002). Cuando existen múltiples poliploidizaciones dentro de una especie también se crea una barrera reproductiva. Este fenómeno origina altas tasas de especiación ya que aumenta las posibilidades de generar genotipos novedosos y adaptaciones a diferentes ambientes, lo cual le permite una rápida evolución (Levin, 1983; Soltis y Soltis, 2000).

1.4. El caso de *Cylindropuntia bigelovii*

Como ya hemos mencionado con anterioridad, los géneros *Opuntia* y *Cylindropuntia* presentan diferentes tipos de reproducción, sexual, asexual (principalmente por agamosperma) y clonal (Philbrick, 1963; Benson, 1982; Baker, 1985), además de presentar una alta incidencia de poliploidía dentro de la subfamilia Opuntioideae (cerca del 64.3%) incluyendo especies, 2x, 3x, 4x, 6x, 8x, 10x, 13x, 19x, 20x y 30x (Johansen, 1933; Katagiri, 1953; Pinkava *et al.*, 1973; Yuasa *et al.*, 1973; Jonson, 1978; Weedon y Powell, 1978; Pinkava, 1982; 1985).

La evidencia disponible indica que el nivel de ploidía afecta de manera directa al modo de reproducción. En este sentido, *Cylindropuntia bigelovii* es un ejemplo excelente debido a que posee poblaciones que presentan diferentes niveles de ploidía (2x y 3x) y reproducción sexual y propagación clonal (Pinkava, 1985; Rebman, 1995). Pinkava (2002) sugiere que las poblaciones triploides de *C. bigelovii* se originaron a partir de la fertilización de gametos reducidos 1x y de gametos no reducidos 2x por lo que es un híbrido.

C. bigelovii, presenta 2 variedades, presentes en el Desierto Sonorense: var. *ciribe* (diploide) y var. *bigelovii* (triploide), la primera se encuentra principalmente en Baja California Sur, mientras que la otra abarca el resto del intervalo de su distribución que comprende Baja California Norte, Sonora y Arizona (Rebman, 1995). Debido a la distribución que presenta en donde las poblaciones están bien diferenciadas podemos evaluar el efecto del nivel de ploidía en la variación genética de esta especie. Estudios previos sugieren que *C. bigelovii* presenta bajos niveles de diversidad genética, tiene relativamente pocos alelos, pocos loci polimórficos y estos presentan un exceso de heterocigotos (Zunino, 1987); sin embargo es importante integrar los resultados de la variación de poblaciones con diferente nivel de ploidía ya que podemos inferir cómo se ve afectada la relación: nivel de ploidía - variación genética - modo de reproducción.

De esta manera podemos construir la secuencia de los episodios que conllevan a la historia evolutiva de esta especie, considerando cómo son los atributos (en este caso el modo de reproducción) que afectan su historia de vida y por lo tanto su curso evolutivo.

1.5. Objetivo

El presente trabajo pretende estimar el efecto del nivel de la ploidía sobre la variación genotípica y la reproducción en 6 poblaciones de *Cylindropuntia bigelovii* (Engelm.) con diferentes niveles de ploidía (diploides y triploides) localizadas en el desierto Sonorense.

Por lo tanto como objetivo particular se evaluó la cantidad de semillas producidas por los frutos de las poblaciones con diferente nivel de ploidía.

Otro objetivo particular fue, por medio de un marcador molecular obtener diferentes parámetros, comparar la variación genética entre las poblaciones.

Además se describieron los sitios donde se encuentran para evaluar la resistencia de las poblaciones triploides a la variación de los factores ambientales como los cambios bruscos de temperatura y la precipitación.

Finalmente, todos los resultados se integraron para obtener la información global sobre el nivel de ploidía y las implicaciones que tienen en un contexto evolutivo.

1.6. Hipótesis

De acuerdo a las evidencias sobre el tipo de reproducción, el nivel de variación genética y de heterosis en las poblaciones poliploides, se espera que en las poblaciones triploides de *C. bigelovii*, la propagación clonal sea más frecuente resultando en una menor diversidad genética, que se presente un menor porcentaje de loci polimórficos y una mayor heterocigosidad promedio que en las poblaciones diploides.

Se espera que las poblaciones triploides presenten menor cantidad de semillas con respecto a las diploides. Además que las poblaciones triploides estén establecidas en sitios donde las condiciones son más extremas.

2. MÉTODO

2.1. Especies de estudio

2.1.1. *Cylindropuntia bigelovii* Engelman.

Arbusto de 1 m de altura aproximadamente, con un solo tronco bien definido. Tiene ramas cilíndricas, cortas, extendidas lateralmente y las superiores erectas. Artículos de 5 a 20 cm de longitud, túrgidos casi globosos, con tubérculos prominentes, angulados de 1 cm de ancho. Sus aréolas se encuentran muy próximas con espinas (6 a 10 o más), de 2 a 3 cm de longitud, barbadas con vaina papirácea de color paja, cubren completamente el tallo, poseen glóquidas pequeñas y amarillas. Las flores nacen en la punta y miden de 3 a 4 cm de diámetro con segmentos del perianto verde amarillento o blancos, con rosado purpurino y florecen de febrero a mayo. El fruto es obovoide, de 2 cm de diámetro, verde con o sin espinas, con glóquidas, umbilicado y enraíza al caer al suelo y se propaga. Las semillas son pequeñas y se encuentran adheridas a la pared del carpelo (Britton y Rose, 1919-1923; Bravo Hollis, 1978) (Fig. 2.1).

Se localiza principalmente en áreas desérticas y chaparrales, así como en sitios rocosos y áreas arenosas en México, Baja California, Baja California Sur y Sonora; en Estados Unidos, Arizona, California y Nevada. Existen dos variedades conocidas (var. *bigelovii* y var. *ciribe*) (ver Tabla 2.1), ambas se encuentran en la Península de Baja California. La variedad *bigelovii* generalmente es triploide, sin embargo organismos diploides han sido encontrados en la parte noreste de Arizona y en el sureste de Baja California, mientras que la var. *ciribe*, generalmente diploide se localiza en Baja California Sur (Baker 1985, Pinkava et al. 1998; Rebman 1995; Rebman 2001). La propagación clonal o vegetativa es muy común en los individuos triploides, ya que los frutos generalmente son estériles. Esta especie es la cholla más común en el desierto de Sonora, especialmente var. *bigelovii*, la cual es conocida como “Teddy Bear Choya” (oso Teddy) o “Jumping Choya” (choya saltarina).

Debido a las espinas, los segmentos de los tallos se adhieren fácilmente a los animales o humanos que funcionan como vectores de dispersión, lo cual permite ampliar su distribución vegetativamente, se cree que gran parte de su distribución tiene relación con las actividades antropogénicas (Rebman, 1995).

Tabla. 2.1. Características morfológicas de las dos variedades de *Cylindropuntia bigelovii*: var. *bigelovii* y var. *ciribe*.

| Característica | <i>Cylindropuntia bigelovii</i> var. <i>bigelovii</i> | <i>Cylindropuntia bigelovii</i> var. <i>ciribe</i> |
|-----------------------|--|---|
| Tallos | Espinosos de 5–20 x 2.5–5 cm. | Espinosos de 9-13 x 3.5- 5 cm. |
| Tubérculos | 8-12 x 6-10 mm y de 3-5 mm de altura | 9-13 x 6-10 mm y de 4-6 mm de altura. |
| Areolas | 3-4 x 2-4 mm | 5-7 x 2-3 mm |
| Espinas | 6-12 espinas por areola de 3-10 mm de largo. | 2-7 espinas por areola de 7-12 mm de largo |
| Flores | color amarillo muy pálido a verdes | color amarillo verdosas a blancas con la base más verde |
| Frutos | Tuberculados, comúnmente estériles | tuberculados |
| Semillas | Color crema a pardo de 2.5-4 mm de diámetro. | Color crema a pardo de 3-4 mm de diámetro. |
| Número cromosómico | $2n = 33$ | $2n = 22$ |

Tomado de Rebman (1995).



Fig. 2.1 Imagen de *Cylindropuntia bigelovii* en fructificación. Foto: Laura Hernández R.

2.1.2. Grupo externo. *Cylindropuntia fulgida* Engelmann.

Planta arbustiva y de tronco leñoso en la base, que llega a medir hasta 3 metros de largo. Su tronco es muy ramificado y forma artejos cilíndricos. Los artejos terminales pueden medir de 10 a 12 cm de largo y de 3 a 5 cm de diámetro y se pueden desprender fácilmente. Son suculentas y tuberculadas con espinas amarilla o cafés de 2 a 3.5 cm de largo con pequeñas glóquidas (Britton y Rose, 1920).

Sus flores son rosas o blanquecinas con pocos pétalos y sus frutos muestran tubérculos y son suaves, en forma de pera y de color verde, usualmente son muy prolíferos y llegan a formar largas cadenas y contienen semillas pequeñas de 4 mm de ancho (Bravo-Hollis, 1937) (Fig. 2.2).

Se distribuye en el sureste de Arizona, Sonora y Sinaloa, y se han encontrado individuos diploides y triploides, generalmente los triploides pertenecen a la variedad *fulgida* y los diploides a la variedad *mammillata* (Pinkava, 1985).

Se ha observado que las semillas no germinan en la naturaleza, solamente dentro de invernadero, generalmente su propagación está dada por los artejos terminales (Britton y Rose, 1920).

Se consideró esta especie de *Cylindropuntia* como grupo externo debido a la estrecha relación que tiene con *C. bigelovii*, y las características que posee y su distribución, esta planta también es conocida como “choya plateada”.



Fig. 2.2 Imagen de *Cylindropuntia fulgida*. Foto: Laura Hernández R.

2.2. Sitio de Estudio

El desierto Sonorense es una región árida que cubre 120,000 km², que corresponden al sureste de Arizona y California en Estados Unidos, la mayor parte de Baja California y parte oeste del estado de Sonora en México. La región que comprende el desierto Sonorense es una de las más calientes que existe en el norte de América y debido a que presenta un patrón bimodal de precipitación hay una gran diversidad biológica. La precipitación anual en Sonora y Baja California es de 40 a 356 mm aproximadamente (Larson, 1977).

El Desierto Sonorense es uno de los biomas más jóvenes de Norteamérica, su vegetación se caracteriza por ser un matorral y poseer una gran diversidad en cuanto a formas de vida vegetales. Podemos encontrar gran cantidad de especies anuales, árboles, arbustos espinosos y cactáceas. De acuerdo a estudios previos realizados por Rebman en 1995 y por Pinkava (1982, 1985), donde determinaron el cariotipo de cada una de las poblaciones de *C. bigelovii* y sus dos variedades, podemos conocer la distribución de *C. bigelovii* y la localización exacta de las poblaciones triploides y diploides. Por lo tanto se colectó el material biológico (frutos y tejido) de 6 poblaciones que presentan diferentes niveles de ploidía, diploides y triploides (J. Rebman, 1995).

Las poblaciones se localizaron en el Desierto Sonorense que abarca los estados de Sonora, Baja California y Baja California Sur, basándonos en las localidades analizadas por Rebman (1995). Los sitios de Baja California presentan un clima seco semicálido (BW_{hs} (x)) cuyas características principales son lo extremo de sus temperaturas diurnas y la gran sequedad ambiental, ello se debe a la interacción de los factores: latitud, relieve y corrientes marinas. La temperatura media anual va de 18 a 22° C. Presenta una vegetación de tipo sarcocracicaule de neblina, y un suelo de tipo Rogosol (Van Devender, 1998) (Fig. 2.3).

Los sitios muestreados fueron:

- a) Triploides: Sonoyta, (N 31° 52.445', W 112° 50.867') Sonora; San Felipe (N 31° 17.730', W 115° 23.587'), B.C.; El Colorado (N 28° 17.775', W 111° 24.48'), Sonora; El Pinacate (N 32° 7.703', W 113° 53.270'), Sonora.

- b) Diploides: San Isidro (N 26° 20.302', W 111° 52.646'), B.C.; La Purísima, B.C. (N 26° 8.604', W 112° 6.594')
- c) Grupo externo: *C. fulgida*, San Francisco, carretera Hermosillo-Guaymas, a 40 km del sur de Hermosillo (N 28° 44.280', W 110° 58.616').

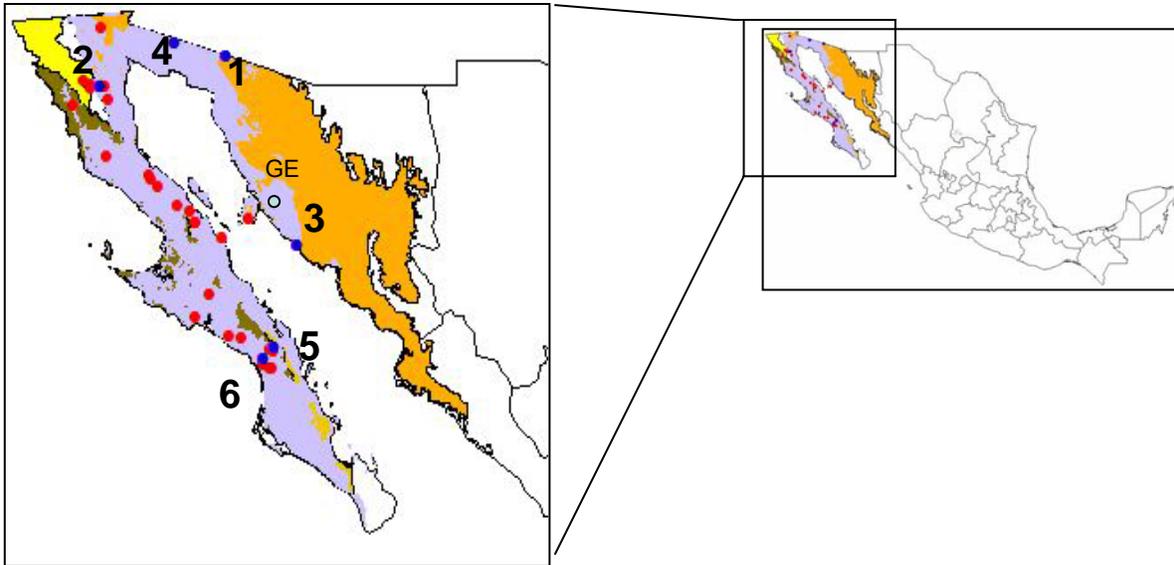


Fig. 2.3 Distribución potencial de *Cylindropuntia bigelovii* (lila), los puntos rojos representan las poblaciones localizadas para *C. bigelovii* y los puntos azules representan las poblaciones que se muestrearon. **Triploides:** 1. Sonoyta, Sonora, 2. San Felipe, Baja California N; 3. El Colorado, Sonora; 4. El Pinacate, Baja California N. **Diploides:** 5. San Isidro, Baja California S; 6. La Purísima, Baja California S. Grupo Externo: GE. *C. fulgida*, San Francisco, carretera Hermosillo-Guaymas, Sonora.

2.3. Métodos

2.3.1. Producción de frutos

Para cada población se realizó un muestreo en el campo, donde se colectaron frutos de 30 plantas al azar para cada población (Tabla 2.2). Posteriormente se contó el número de semillas que había en cada fruto. Se obtuvo el número de frutos con semillas, el número de frutos abortados y el número de semillas total para cada una de las 6 poblaciones. A partir de estos datos se realizó un Análisis de Varianza (ANDeVA) anidado, para conocer el efecto de la ploidía y de la población (poblaciones diploides y poblaciones triploides) sobre la producción de semillas (Zar, 1984). Para esto se utilizó el programa JMP V3.2.1 (SAS Institute, Inc. 1989). Los datos del número de semillas fueron transformados a la raíz cuadrada del valor más 0.5 para cumplir con los supuestos de normalidad (Sokal y Rohlf, 1981). Además se analizó el efecto de las poblaciones y de la ploidía sobre la producción de frutos con semillas y el número de semillas encontradas por fruto por medio de modelos log lineales, considerando una distribución del error binomial para los frutos (con semillas = 1, sin semillas = 0) y con distribución del error Poisson para el número de semillas (JMP V 6.0).

Tabla 2.2. Número de frutos muestreados para cada una de las seis poblaciones de *C. bigelovii*.

| Población | Número de frutos |
|-------------------|------------------|
| Sonoyta, Son. | 45 |
| San Felipe, B.C. | 70 |
| El Colorado, Son. | 58 |
| El Pinacate, B.C. | 55 |
| San Isidro, B.C. | 42 |
| La Purísima, B.C. | 58 |

2.3.2. Variación genética

De cada población, incluyendo al grupo externo, se colectó en el campo, una muestra de tejido de 35 individuos en cada población, cortando uno de los artejos finales de las planta. La colecta se hizo considerando una distancia de al menos 10 m entre plantas y se elegía una planta al azar. El tejido obtenido fue almacenado en el laboratorio, donde se preservó a -20° C. Esto se llevó a cabo para cada una de las 6 poblaciones, de las cuales 4 son poblaciones triploides: 1. Sonoyta, Sonora, 2. San Felipe, Baja California N; 3. El Colorado, Sonora; 4. El Pinacate, Sonora; y dos son poblaciones diploides: 5. San Isidro, Baja California S; 6. La Purísima, Baja California S (Fig. 2.3).

A partir del tejido colectado se extrajo el ADN de cada individuos y se determinó el genotipo de cada uno mediante la comparación de los patrones de bandeo entre individuos usando ISSR's (*Intersequence simple repeats*) (Wolfe *et al.*, 1998; Zietkiewicz *et al.*, 1994; Nagaoka *et al.*, 1997). Se utilizó un protocolo de extracción de ADN total con Kit FastPrep, para el cual se utilizó 0.01g de tejido por cada muestra, del cual se tomó únicamente el clorénquima y este fue molido por el FastPrep Cell Disrupter (modelo FP120, Qbiogene). Se caracterizó genéticamente a los 35 individuos de cada una de las poblaciones estudiadas.

El ADN extraído se amplificó utilizando reacciones en cadena de la polimerasa (PCR). Cada reacción de amplificación se llevó a cabo con un volumen de 15µl que contienen 2µl de DNA genómico, 1µl MgCl₂, 1.5 µl de Buffer, 0.3 µl de ATP's (CTP, d GTP y d TTP), 0.2 µL de Taq DNA polimerasa, 0.8 µl de primer y 9.2 µl de agua destilada. A cada reacción se le agregó una gota de aceite mineral estéril. La amplificación se realizó en un Termociclador (MJ Research) programado para 36 ciclos de 7 minutos a 94 °C, 30 segundos a 94 °C, 45 segundos a 52 ° C, 2 minutos a 72 °C. Con un final de 7 minutos de 72°C hasta enfriar a 4 °C. Los productos amplificados se separaron con agarosa al 1.5 % (GibcoBRL) TAE y se corrieron en el gel a 120 Volts por 4 ½ h. Los geles se tiñeron con Bromuro de Etidio (0.5 mg/ml) y se fotografiaron bajo luz UV (de la Cruz *et al.*, 1997).

Los primers utilizados fueron el 817 (CAC ACA CAC ACA CAC AA) 841 (GAG AGA GAG AGA GAG AYC) y 842 (GAG AGA GAG AGA GAG AYG) (secuencia 5` a

3') (Invitrogen custom primers; The University of British Columbia, Nucleic Acid – Protein Service Unit, Dr. J.B. Hobbs, Director c/o Biotechnology Laboratory).

Para determinar el peso molecular de las bandas se utilizó un marcador de 100 pares de bases (100pb DNA Ladder, Invitrogen) que se colocaba en los extremos del gel. Para cada uno de los geles se leyó el patrón de bandeo por medio del software LabWorks (Media Cybernetics, UVP, Inc. 1998) (Fig. 2.4). Posteriormente se realizaron la matrices de presencia-ausencia de bandas (0 = ausencia, 1 = presencia); donde cada banda es considerada un loci; que fueron analizadas por el programa *GenoType/GenoDive* (Meirmans y Van Tienderen, 2004) el cual nos proporciona el número de genotipos encontrados, el índice de diversidad clonal y el índice de dominancia o equitatividad. De cada población se estimó el índice de diversidad clonal o tasa de descubrimiento de nuevos genotipos (G/N) de Ellstrand y Roose (1987), donde G es el número de genotipos distintos de la población y N es el número de individuos muestreados. G/N toma valores bajos (tiende a 0) si no hay genotipos distintos en la población (un solo genet) y 1 si todas las plantas muestreadas son genets distintos.

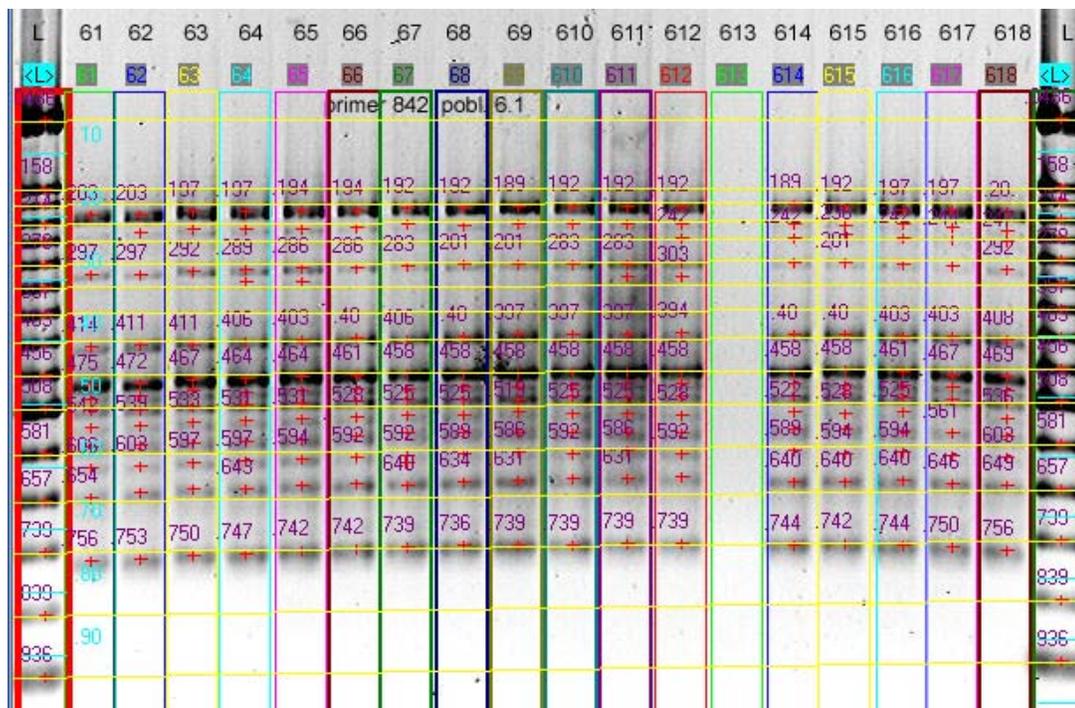


Fig. 2.4. Fotografía de un gel de agarosa que muestra la lectura de las bandas y su peso molecular, las bandas de los extremos son las escaleras de 100 pb (Software LabWorks).

Además se obtuvo el índice de equitatividad genotípica (E) (Meirmans y Van Tienderen, 2004), que se calcula como:

$$E = 1/S * 1/\sum p_i^2$$

Donde S es igual al número de genotipos distintos en una población, p_i es la frecuencia del genotipo i en la muestra. Este índice adquiere valores entre 0 y 1; cuando $E = 0$ nos indica que las poblaciones son dominadas por un solo genotipo y cuando $E = 1$ nos indica que el número de genotipos es igual al número de ramets muestreados.

También obtuvimos el índice de Diversidad de Simpson (D) (Ayres y Ryan, 1999), el cual se calcula como:

$$D = 1 - \sum \{[r_i (r_i-1)] / [R (R-1)]\}$$

Donde r_i es el número de individuos del genotipo i y R es el número de individuos muestreados. Este índice adquiere valores entre 0 y 1, siendo 1 el valor máximo de diversidad.

Por medio del programa GenAlEx6 se calculó el porcentaje de loci polimórficos (bandas diferentes) para cada población calculado como el porcentaje de loci polimórficos a través de los loci y se obtuvo la heterocigosidad promedio esperada para cada población. Debido a que tenemos datos dominantes consideramos como presencia a los genotipos homocigos dominantes y a los heterocigos. Mientras que los homocigos recesivos son considerados como ausencia.

Entonces $p = 1 - q$ y $q = 1 - p$

Donde:

p es la frecuencia del alelo dominante y q es la frecuencia del alelo recesivo.

La frecuencia del genotipo recesivo es:

$q^2 = \sqrt{(\text{frecuencias de ausencia})}$, por lo tanto la heterocigosis esperada es:

$$H_e = 1 - \sum p^2 \text{ (Lynch y Milligan, 1994).}$$

Además se obtuvieron las distancias genéticas de Nei y Li (1979) entre las poblaciones, por medio del software Vera Ford (no publicado), como el cálculo de la similitud entre pares de grupos o de poblaciones, donde se consideran las bandas presentes y se excluye del análisis a las bandas ausentes. El índice de Nei y Li se calcula de la siguiente manera:

$$N = 2a / (a+b) + (a+c)$$

Donde:

a = Número de bandas compartidas entre las poblaciones A y B

b = Número de bandas presentes en B y ausentes en A

c = Número de bandas presentes en A y ausentes en B

Los coeficientes que se obtienen a partir de este programa, sólo considera las bandas presentes, además de que no se supone equilibrio de Hardy-Weinberg en el cálculo. Se utilizaron las distancias genéticas de Nei y Li, ya que el programa considera las bandas presentes y les da mayor peso, lo cual es conveniente debido a los marcadores moleculares que se utilizaron en este trabajo. A partir de las distancias genéticas de Nei y Li se construyó una matriz que fue utilizada para elaborar un dendrograma utilizando el método de aglomeración UPGMA por medio del software PHYLIP (ver. 3.6) (Felsenstein, 2005).

Para estimar la variación genética los datos fueron analizados por medio de un análisis de varianza molecular (AMOVA, por sus siglas en inglés), utilizando el programa ARLEQUIN ver.3 (Excoffier *et al.* 1992; Schneider *et al.* 2000). El análisis de varianza molecular está basado en las distancias euclidianas y calcula la varianza genética dentro y entre las poblaciones. Para probar la significancia de los componentes de la varianza y de los índices de fijación en el AMOVA se consideraron 1023 permutaciones.

Para conocer si existe un patrón de aislamiento por distancia se realizó una prueba de Mantel (ARLEQUIN ver. 3) la cual considera las distancias genéticas de Nei y Li y las distancias geográficas.

2.3.3. Respuesta climatológica

Las condiciones de humedad, insolación, viento y temperatura son factores que afectan a la vegetación (Soto, 1965). La temperatura del aire y del suelo afectan los procesos de crecimiento de las plantas. En general las temperaturas elevadas no son tan perjudiciales como las temperaturas bajas para detener el crecimiento (Crithfield, 1961). Sin embargo, cuando las temperaturas son demasiado elevadas algunas plantas reducen su desarrollo y si este factor se combina con aire seco, puede contribuir a la aceleración de la transpiración ocasionando la deshidratación en la plantas. Cuando las temperaturas son muy bajas se reduce el flujo vital del agua de las raíces y por lo tanto la planta se descompensa (Crithfield, 1961).

De acuerdo con las evidencias teóricas, las plantas triploides son mucho más resistentes a condiciones poco favorables (Stebbins, 1950; Lewis, 1980; Hardy *et al.*, 2000; Stuessy *et al.*, 2004) (generalmente son más resistentes a heladas), por lo tanto se realizó una prueba para explorar si existe algún patrón entre las condiciones climatológicas y el establecimiento de plantas con una ploidía determinada. Para esto obtuvimos los datos climatológicos de 4 estaciones meteorológicas correspondientes a las 6 poblaciones de *C. bigelovii*, las cuales fueron solicitadas a la Unidad de Servicio Meteorológico Nacional, (Comisión Nacional del Agua) (Tabla 2.2). Los datos que se obtuvieron fueron un registro

| Estado | Población | Nivel de ploidía | Nombre de la Estación | Localización: | | Altura (m) |
|---------------------|--------------------------|-------------------------|------------------------------|----------------------|-----------------|-------------------|
| | | | | Latitud | Longitud | |
| Sonora | Sonoyta y El Pinacate | 3x | Sonoyta | 31° 53´ | 112° 51´ | 380 |
| Sonora | El Colorado | 3x | Bahía de Kino | 28° 43' 48" | 111° 49' 48" | 160 |
| Baja California | San Felipe | 3x | San Felipe | 31° 2´ | 114° 51´ | 20 |
| Baja California Sur | San Isidro y La Purísima | 2x | Cd. Constitución | 25°00'35" | 111°39'48" | 28 |

diario de temperatura observada (registro de la temperatura a las 8 de la mañana), temperatura máxima, temperatura mínima y precipitación, considerando periodos de observación de 30 a 50 años.

Tabla. 2.2. Poblaciones de *Cylindropuntia bigelovii* con la estación meteorológica correspondiente y su localización.

Con la información obtenida se obtuvo el índice de aridez (Q) (Emberger, 1955), el cual disminuye de manera inversa al incremento de las lluvias, es decir el valor de Q varía inversamente con la aridez de un lugar (Stretta y Mosiño, 1963).

El coeficiente de variación ($C.V.$) es una medida que expresa la desviación estándar como un porcentaje de la media (Daniel, 1991). En este caso analizamos el $C.V$ de la precipitación, el cual nos indica, qué tan impredecible es la precipitación en un sitio con respecto a otro.

El índice de aridez se calcula como:

$$I = (t^{\circ} \text{ min promedio} + 45) / [(Q)(263)]$$

Donde:

$$Q = [(100) (\text{precipitación media anual})] / [(t^{\circ} \text{ max} - t^{\circ} \text{ min})(t^{\circ} \text{ max} + t^{\circ} \text{ min})]$$

donde $t^{\circ} \text{ max}$ = temperatura máxima promedio del mes más caluroso y

$t^{\circ} \text{ min}$ = temperatura mínima promedio del mes más frío (Emberger, 1955).

El coeficiente de variación se calculó de la siguiente manera:

$$C.V. = [(\text{Desv.Est. de la media de la precipitación} / \text{la precipitación media})] (100)$$

3. RESULTADOS.

3.1. Producción de semillas.

La producción de semillas de las poblaciones triploides y diploides mostró diferencias significativas. Considerando el total de frutos muestreados para cada población, se observó que en aquellas poblaciones que son triploides la producción de semillas es mucho menor que en las diploides. Los resultados del Análisis de Varianza anidado mostraron que la ploidía tiene un efecto significativo sobre la producción de semillas ($F = 19.38$, $P < 0.001$, *g.l.* 5), es decir, entre los sitios diploides y triploides la producción de semillas es diferente ($P < 0.001$) (Tabla 3.1).

Tabla 3.1 Promedio de semillas por fruto para cada número de ploidía. Se obtuvo a partir del ANDeVA anidado.

| Ploidía | Número de semillas | Error estándar |
|------------|--------------------|----------------|
| diploides | 29.301 | 2.138 |
| triploides | 5.451 | 3.111 |

Por otro lado es evidente que en ambos tipos de poblaciones existe una producción de frutos, sin embargo las poblaciones triploides presentaron bajos porcentajes de frutos con semillas a diferencia de las poblaciones diploides ($X^2 = 141.17$, $P < 0.001$) (Figura 3.1 y Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Proporción de frutos con semillas para cada población, (triploides: 1. Sonoyta, Sonora; 2. San Felipe, Baja California; 3. El Colorado, Sonora; 4. El Pinacate, Sonora; diploides: 5. San Isidro, Baja California; 6. La Purísima, Baja California). Diferentes letras indican diferencias significativas.

| Población | Proporción de frutos con semillas |
|-----------|-----------------------------------|
| 1 | 0.31 ^a |
| 2 | 0.04 ^b |
| 3 | 0.22 ^c |
| 4 | 0.12 ^c |
| 5 | 0.88 ^d |
| 6 | 0.79 ^d |

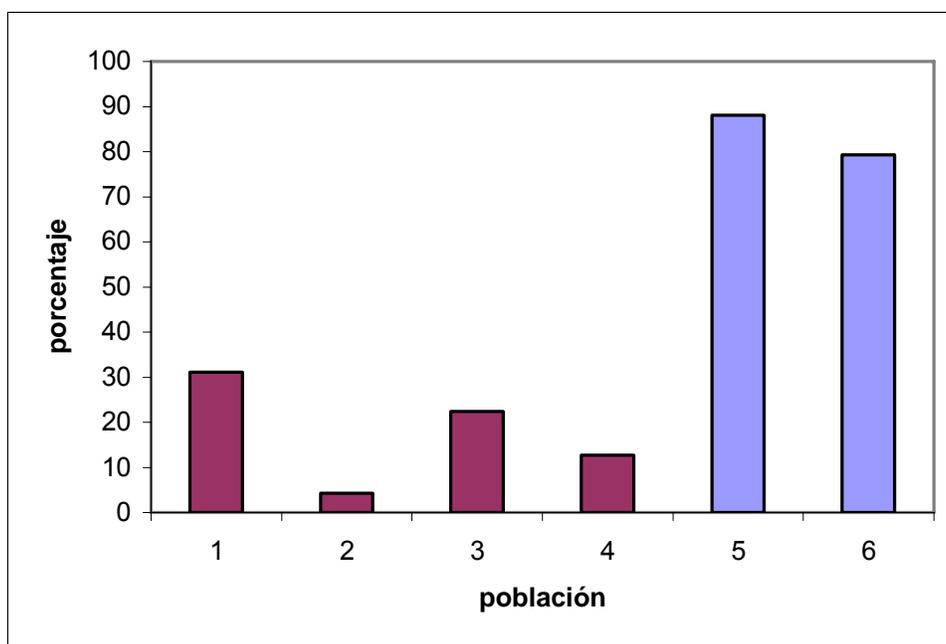


Fig. 3.1 Porcentaje de frutos con semillas para las poblaciones de *C. bigelovii* con diferente ploidía, (triploides: 1. Sonoyta, Sonora; 2. San Felipe, Baja California; 3. El Colorado, Sonora; 4. El Pinacate, Sonora; diploides: 5. San Isidro, Baja California; 6. La Purísima, Baja California).

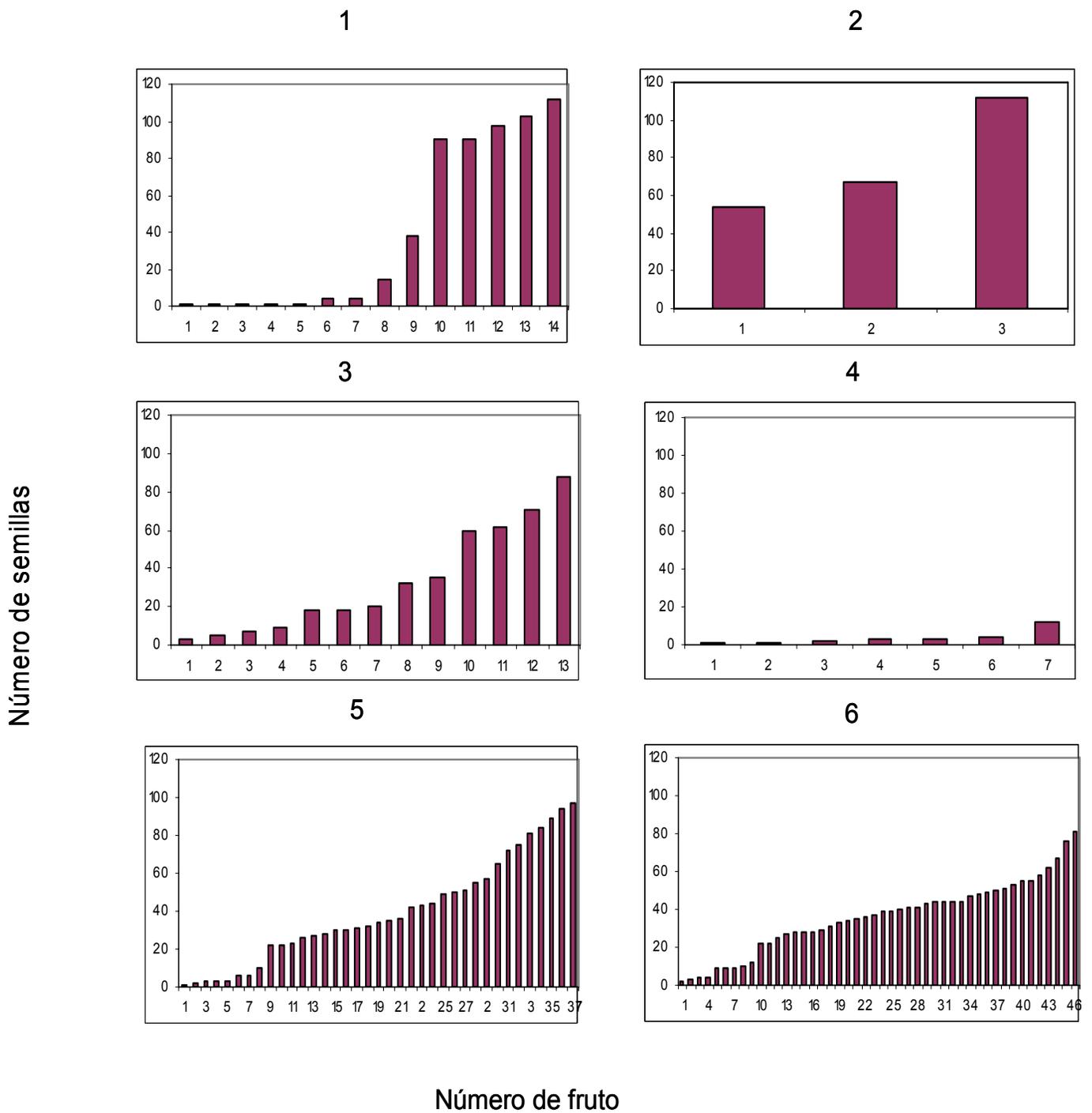


Fig. 3.2 Número de semillas encontradas para cada fruto de cada población (triploides: 1. Sonoyta, Sonora, N = 14; 2. San Felipe, Baja California, N = 3; 3. El Colorado, Sonora, N = 13; 4. El Pinacate, Sonora, N = 7; diploides: 5. San Isidro, Baja California, N = 37; 6. La Purísima, Baja California, N = 46)

La Fig. 3.2 nos muestra la cantidad de frutos con semillas que encontramos para cada una de las poblaciones. El tamaño de muestra entre cada una de las poblaciones difiere debido a que fueron los frutos encontrados en cada población, es evidente que en algunas de las poblaciones triploides (poblaciones, 1, 2 y 3) a pesar de no haber encontrado muchos frutos con semillas, aquéllos que las tuvieron mostraron grandes cantidades de semillas.

A partir de los análisis que se realizaron con los datos de los frutos que contienen semillas para cada una de las poblaciones, se observó que la ploidía no tiene un efecto sobre la producción de semillas por fruto ($P>0.3$), mientras que la población presentó un efecto significativo sobre dicha producción ($X^2 = 23.71$, $P< 0.001$) (Fig. 3.3. y Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Promedio de semillas encontradas por fruto para cada población, (triploides: 1. Sonoyta, Sonora; 2. San Felipe, Baja California; 3. El Colorado, Sonora; 4. El Pinacate, Sonora; diploides: 5. San Isidro, Baja California; 6. La Purísima, Baja California). Diferentes letras indican diferencias significativas.

| Población | Promedio de semillas para cada población |
|-----------|--|
| 1 | 39.79 ^a |
| 2 | 77.67 ^b |
| 3 | 32.85 ^a |
| 4 | 3.714 ^c |
| 5 | 39.41 ^a |
| 6 | 35.83 ^a |

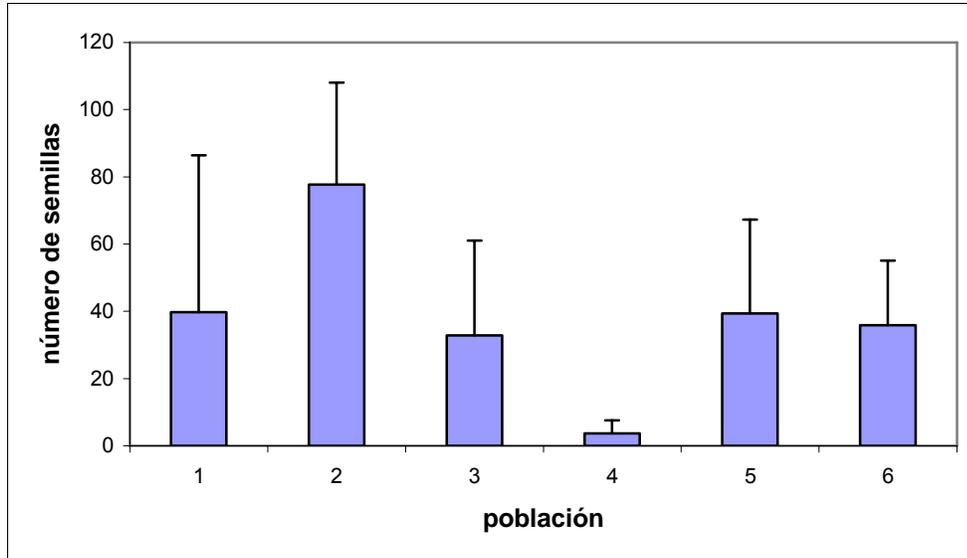


Fig. 3.3. Número de semillas promedio para cada población (+1E.E.): triploides = 1. Sonoyta, Sonora; 2. San Felipe, Baja California; 3. El Colorado, Sonora; 4. El Pinacate, Sonora; diploides = 5. San Isidro, Baja California; 6. La Purísima, Baja California.

3.2 Resultados genéticos

3.2.1 Diversidad genética.

Se utilizaron tres primers para cada una de las 6 poblaciones de *C. bigelovii* y para el grupo externo (*C. fulgida*) y se encontraron 99 loci en total para cada una de las poblaciones. Para el primer 841 se registraron 41 loci, para el primer 817 se registraron 27 y para el 842 se encontraron 31 loci (Apéndice 1).

Obtuvimos el patrón de bandeo de las 6 poblaciones y del grupo externo (Fig. 3.4 y Tabla 3.2) que nos muestran el número de bandas que existe para cada una de las poblaciones, el número de bandas frecuentes en un porcentaje mayor o igual a 5, el número de bandas privadas o únicas, el número de bandas menos comunes (menor o igual al 25% y menor o igual al 50%) y la heterocigosis promedio, esta última fue mayor para la población 6, seguida por las poblaciones 2 y 4. La población con una heterocigosis promedio menor fue la población 5, sin embargo tampoco se encontraron diferencias significativas entre poblaciones diploides y triploides ($t = 0.991$, $g.l = 5$, $P > 0.05$). El grupo externo (*C. fulgida*) presentó una mayor cantidad de bandas únicas con respecto a las poblaciones de *C. bigelovii*.

Por otra parte obtuvimos los porcentajes de loci polimórficos, donde el porcentaje para las poblaciones triploides (1, 2, 3 y 4) fueron más bajos que las poblaciones diploides (Tabla 3.4), sin embargo estas diferencias no fueron significativas ($t = 0.01710241$, $g.l = 5$, $P > 0.05$). Los datos fueron transformados a *arcoseno* para normalizarlos (Zar, 1984).

Se realizaron dos análisis de varianza molecular. En el primero consideramos a las 6 poblaciones de *C. bigelovii* y la variación que existe entre éstas, en el segundo análisis se comparó la diferenciación genética entre las dos variedades de *C. bigelovii* (var. *ciribe* y var. *bigelovii*).

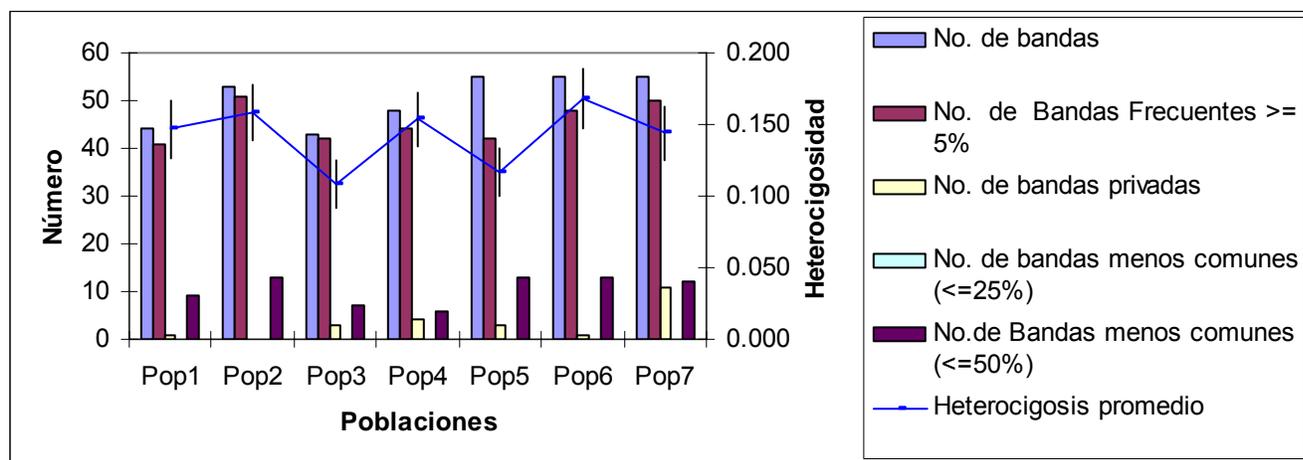


Fig. 3.4 Patrón de bandeo para las 6 poblaciones de *Cylindropuntia bigelovii* y para *C. fulgida*. Pop1 (3x) = *C. bigelovii* de Sonoyta, Son.; Pop2 (3x) = *C. bigelovii* de San Felipe, Baja California; Pop3 (3x) = *C. bigelovii* de El Colorado, Sonora; Pop4 (3x) = *C. bigelovii* de El Pinacate, Sonora; Pop5 (2x) = *C. bigelovii* de San Isidro, Baja California; Pop6 (2x) = *C. bigelovii* de La Purísima, Baja California. Pop7 = *C. fulgida* de San Francisco, Sonora.

Tabla 3.4. Porcentaje de loci polimórficos (GenAlEx6) de 99 loci encontrados en total. Pop1 (3x) = *Cylindropuntia bigelovii* de Sonoyta, Son.; Pop2 (3x) = *C. bigelovii* de San Felipe, Baja California; Pop3 (3x) = *C. bigelovii* de El Colorado, Sonora; Pop4 (3x) = *C. bigelovii* de El Pinacate, Sonora; Pop5 (2x) = *C. bigelovii* var. *ciribe* de San Isidro, Baja California; Pop6 (2x) = *C. bigelovii* var. *ciribe* de La Purísima, Baja California. Pop7 = *C. fulgida* de San Francisco, Sonora.

| Población | % de loci polimórfico | Tamaño de la muestra (individuos) |
|------------|-----------------------|-----------------------------------|
| Pop1 (3x) | 42.42 | 36 |
| Pop 2 (3x) | 48.48 | 36 |
| Pop 3 (3x) | 43.43 | 37 |
| Pop 4 (3x) | 48.48 | 38 |
| Pop 5 (2x) | 55.56 | 38 |
| Pop 6 (2x) | 54.55 | 38 |
| Pop 7 | 55.56 | 38 |

El primer análisis de varianza molecular mostró niveles significativos de diferenciación dados entre las poblaciones y dentro de las poblaciones. Sin embargo, la variación genética se explica en mayor porcentaje por la variación que existe dentro de las poblaciones (64.81%), mientras que la variación entre poblaciones explicaron el 35.19% de la variación (Tabla 3.5).

El segundo análisis molecular reveló que no existen diferencias significativas entre los grupos, es decir, no se encontraron diferencias entre las variedades. Sin embargo la diferenciación molecular fue significativa entre las poblaciones dentro de los grupos, la cual se explicó con el 34.25% de la variación, mientras que la variación entre poblaciones presentó el 64.41% (Tabla 3.6)

Tabla. 3.5. Resultado de un AMOVA, donde se comparó la variación entre las poblaciones y dentro de las poblaciones ($P < 0.0001$).

| Fuente de variación | <i>g.l.</i> | Suma de cuadrados | Componentes de la varianza | Porcentaje de variación | <i>P</i> |
|---------------------------|-------------|-------------------|----------------------------|-------------------------|-----------------|
| Entre poblaciones | 5 | 800.25 | 4.103 Va | 35.19 | < 0.0001 |
| Dentro de las poblaciones | 217 | 1639.88 | 7.55 Vb | 64.81 | < 0.0001 |

Fst (índice de fijación entre poblaciones y entre grupos) = 0.351

Tabla. 3.6. Resultado de un AMOVA entre las 2 variedades de *Cylindropuntia bigelovii* (var. *ciribe* y var. *bigelovii*), donde se comparó la variación entre ambas variedades, entre las poblaciones dentro de los grupos y entre poblaciones.

| Fuente de variación | <i>g.l.</i> | Suma de cuadrados | Componentes de la varianza | Porcentaje de variación | <i>P</i> |
|--|-------------|-------------------|----------------------------|-------------------------|-----------------|
| Entre grupos | 1 | 174.29 | 0.156 Va | 1.34 | 0.45 |
| Entre poblaciones dentro de los grupos | 4 | 625.95 | 4.08 Vb | 34.25 | < 0.0001 |
| Entre poblaciones | 217 | 1639.88 | 7.55 Vc | 64.41 | < 0.0001 |

F_{SC} (índice de fijación entre poblaciones dentro de los grupos) = 0.347, F_{ST} (índice de fijación entre poblaciones) = 0.355, F_{CT} (índice de fijación entre grupos) = 0.013

Se obtuvieron las distancias genéticas de Nei y Li (Tabla 3.7), por medio del programa Vera Ford (no publicado). Se construyó una matriz de distancias geográficas entre las 6 poblaciones de *C. bigelovii* y el grupo externo, *C. fulgida* (Tabla 3.8). Esta se realizó por medio del programa GenAlx6. Posteriormente se tomaron las distancias genéticas y las distancias geográficas y no mostraron una relación ($P = 0.226$) lo cual fue analizado a través de la prueba de Mantel (ARLEQUIN, ver. 3.0).

A partir de las distancias genéticas de Nei y Li se generó un dendograma (Fig. 3.5) a partir de un análisis de clasificación con UPGMA, donde podemos observar que el grupo externo (*C. fulgida*) queda dentro de las poblaciones de *C. bigelovii*, por lo que es evidente su estrecha relación entre estas especies de chollas. Las siete poblaciones formaron 2 grupos principales, el primero conformado por las poblaciones 6 y 7 y el segundo por las poblaciones 1, 2, 3, 4 y 5.

Tabla 3.7 Matriz de las distancias genéticas de Nei y Li, para cada una de las poblaciones analizadas. Pop1 (3x) = *Cylindropuntia bigelovii* de Sonoyta, Son.; Pop2 (3x) = *C. bigelovii* de San Felipe, Baja California; Pop3 (3x) = *C. bigelovii* de El Colorado, Sonora; Pop4 (3x) = *C. bigelovii* de El Pinacate, Sonora; Pop5 (2x) = *C. bigelovii* de San Isidro, Baja California; Pop6 (2x) = *C. bigelovii* de La Purísima, Baja California. Pop7 = *C. fulgida* de San Francisco, Sonora.

| Pop1 | Pop2 | Pop3 | Pop4 | Pop5 | Pop6 | Pop7 | |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|
| 0 | | | | | | | Pop1 |
| 0.409 | 0 | | | | | | Pop2 |
| 0.653 | 0.633 | 0 | | | | | Pop3 |
| 0.513 | 0.512 | 0.646 | 0 | | | | Pop4 |
| 0.583 | 0.529 | 0.553 | 0.579 | 0 | | | Pop5 |
| 0.642 | 0.689 | 0.756 | 0.672 | 0.728 | 0 | | Pop6 |
| 0.641 | 0.688 | 0.756 | 0.671 | 0.728 | 0.421 | 0 | Pop7 |

Tabla 3.8. Matriz de las distancias geográficas para cada una de las poblaciones analizadas. Pop1 (3x) = *Cylindropuntia bigelovii* de Sonoyta, Son.; Pop2 (3x) = *C. bigelovii* de San Felipe, Baja California; Pop3 (3x) = *C. bigelovii* de El Colorado, Sonora; Pop4 (3x) = *C. bigelovii* de El Pinacate, Sonora; Pop5 (2x) = *C. bigelovii* de San Isidro, Baja California; Pop6 (2x) = *C. bigelovii* de La Purísima, Baja California. Pop7 = *C. fulgida* de San Francisco, Sonora.

| Pop1 | Pop2 | Pop3 | Pop4 | Pop5 | Pop6 | Pop7 | |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|------|------|
| 0 | | | | | | | Pop1 |
| 249.64 | 0 | | | | | | Pop2 |
| 419.710 | 508.260 | 0 | | | | | Pop3 |
| 102.890 | 169.760 | 486.710 | 0 | | | | Pop4 |
| 620.000 | 649.930 | 221.630 | 670.050 | 0 | | | Pop5 |
| 638.490 | 654.090 | 248.210 | 684.430 | 31.690 | 0 | | Pop6 |
| 391.040 | 511.100 | 64.560 | 467.900 | 280.060 | 308.200 | | Pop7 |

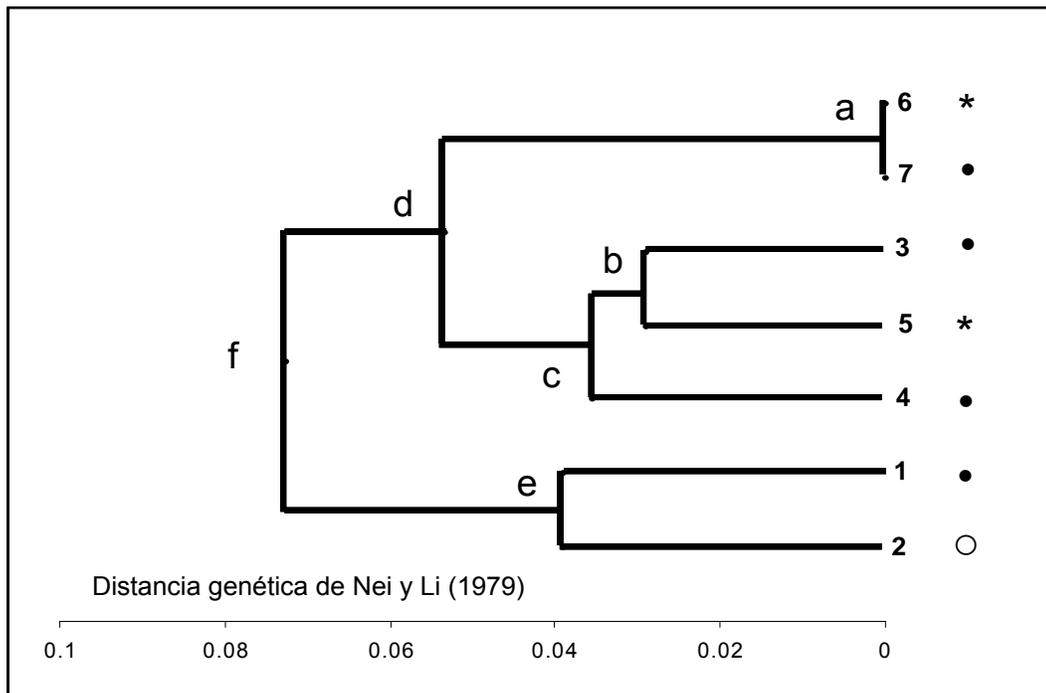


Fig. 3.5 Dendrograma por medio de UPGMA para las 6 poblaciones (de 1 a 6) de *Cylindropuntia bigelovii* y *C. fulgida* como grupo externo (7), basado en las distancias genéticas de Nei y Li. 1. Sonoyta, Sonora (3x), 2. San Felipe, Baja California N. (3x); 3. El Colorado, Sonora (3x); 4. El Pinacate, Sonora (3x); 5. San Isidro, Baja California S. (2x); 6. La Purísima, Baja California S. (2x); Grupo Externo: 7. *C. fulgida*, San Francisco, Sonora.
 • = Sonora, ○ = Baja California Norte, * = Baja California Sur (ver mapa, fig 2.2). Las letras (a,b,c,d,e y f) indican los grupos que se formaron.

3.2.1 Clonalidad.

A partir del programa *GenoType/GenoDive* (Meirmans, 2004) se obtuvo el índice de diversidad clonal (G/N) (Tabla 3.9) para las 6 poblaciones y el grupo externo. Se esperaba obtener índices de diversidad clonal cercanos a uno en las poblaciones diploides y valores cercanos a 0 en las poblaciones triploides. Los valores obtenidos en las poblaciones triploides variaron entre 0.638 y 0.891 y las poblaciones diploides presentaron valores de G/N de 0.789 y 0.947. El promedio de G/N para las poblaciones triploides es de 0.757 y de las poblaciones diploides es de 0.868. Para explorar si hubo diferencias en el índice de diversidad clonal entre las poblaciones triploides y las diploides se realizó una prueba de t de Student, la cual mostró que no hay diferencias significativas entre las poblaciones ($t = 0.3402$, $g.l = 5$, $P > 0.001$). Los datos fueron transformados a *arcoseno* para normalizarlos (Zar, 1984).

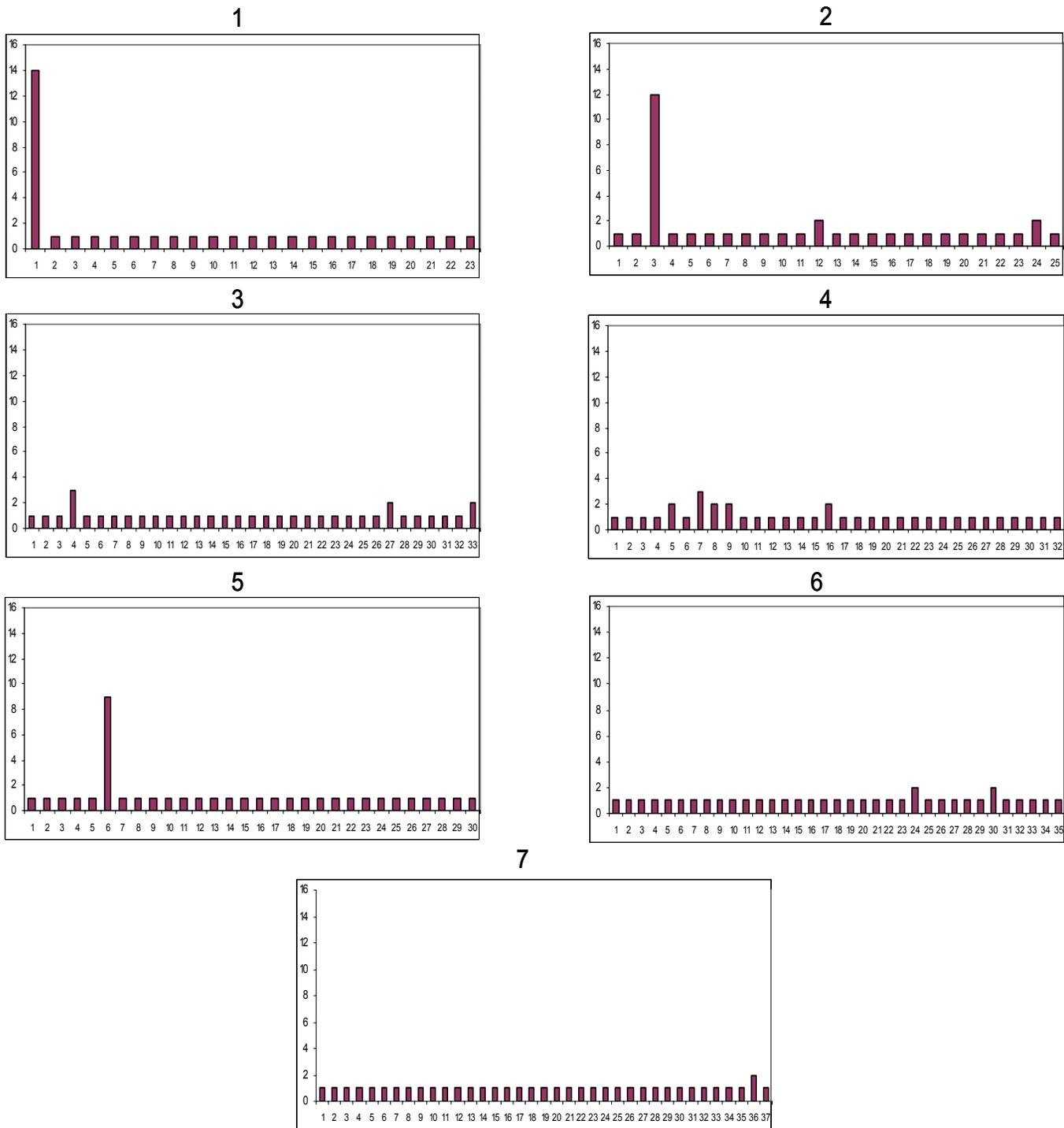
Es evidente que la población 6 (diploide) muestra un mayor índice de diversidad clonal (0.947), donde la mitad de los genotipos son diferentes (Tabla 3.9), mientras que la población 1 (triploide), presenta un índice de diversidad clonal relativamente bajo (0.638) donde un genotipo es dominante. El índice de diversidad de Simpson de la población uno muestra el valor más bajo. La población 5 a pesar de ser diploide muestra el G/N más bajo de lo que se esperaba y un índice de equitatividad genética de 0.44, lo cual implica que hay un genotipo dominante (Fig. 3.6).

Tabla 3.9 Resultados genéticos por medio del análisis con el software Genotype.

| Población | Nivel de ploidía | Número de genotipos | N | G/N | Índice de Equitatividad genética | Índice de diversidad de Simpson |
|-----------------------|--------------------------|---------------------|-----|-------|----------------------------------|---------------------------------|
| (1) Sonoyta, Son. | triploide | 23 | 36 | 0.638 | 0.26 | 0.856 |
| (2) Sn Felipe, B.C. | triploide | 25 | 36 | 0.657 | 0.33 | 0.903 |
| (3) El Colorado, Son. | triploide | 33 | 37 | 0.891 | 0.88 | 0.992 |
| (4) El Pinacate, Son. | triploide | 32 | 38 | 0.842 | 0.87 | 0.992 |
| (5) San Isidro, B.C. | diploide | 30 | 38 | 0.789 | 0.44 | 0.949 |
| (6) La Purísima, B.C. | diploide | 36 | 38 | 0.947 | 0.96 | 0.997 |
| (7) San Francisco * | Diploide (Grupo externo) | 37 | 38 | 0.973 | 0.98 | 0.999 |

* *Cylindropuntia fulgida*

Frecuencia del genotipo



Genotipos

Fig. 3.6. Distribución de las frecuencias de los genotipos encontrados, para cada una de las poblaciones, (triploides: 1. Sonoyta, Sonora, N = 23; 2. San Felipe, Baja California, N = 25; 3. El Colorado, Sonora, N = 33; 4. El Pinacate, Sonora, N = 32; diploides: 5. San Isidro, Baja California, N = 30; 6. La Purísima, Baja California, N = 36; 7. *C. fulgida*, San Francisco, Sonora, N = 37.

3.3. Respuesta climatológica

Considerando el contexto teórico, esperábamos encontrar índices de aridez más bajos en aquellas regiones donde se encuentran las poblaciones triploides de *C. bigelovii* con respecto a las regiones donde se encuentran las poblaciones diploides. Sin embargo no se observó esta tendencia. El índice de aridez, fue mayor para San Felipe (triploide) y menor para Sonoyta y El Pinacate (triploides), mientras que para las poblaciones diploides fue casi tan bajo como para Sonoyta y El Pinacate (Tabla 3.10). Por lo tanto la región más árida de acuerdo al índice, fue la correspondiente a las poblaciones de Sonoyta y el Pinacate, mientras que la región menos árida fue San Felipe. La región correspondiente a las poblaciones diploides (San Isidro y La Purísima), presentaron un índice de aridez casi tan bajo como Sonoyta y el Pinacate.

El coeficiente de variación de precipitación fue mayor en San Felipe y menor en Sonoyta y El Pinacate (Tabla de 3.10) lo cual no nos proporciona ningún patrón de establecimiento, ya que las tres poblaciones son triploides. Además el valor del coeficiente de variación es casi igual en San Isidro y La Purísima, que son poblaciones diploides y El Colorado, que es una población triploide.

Tabla 3.10 Coeficiente de variación de precipitación (C.V.) y el índice de aridez (I) para cada una de las estaciones climáticas con la población correspondiente.

| Población | Estación | I | C.V. |
|---|-----------------|----------|-------------|
| El Colorado (triploide) | Bahía Kino | 59.893 | 69.265 |
| San Isidro y La Purísima (diploides) | Constitución | 50.876 | 69.367 |
| San Felipe (triploide) | San Felipe | 161.041 | 108.650 |
| Sonoyta y El Pinacate (triploides) | Sonoyta | 49.3415 | 56.938 |

4. DISCUSIÓN

4.1 Producción de frutos

La producción de frutos analizada presenta un claro patrón, donde es evidente que los frutos con semillas y la mayor cantidad de semillas fueron registradas en las poblaciones diploides, lo cual es congruente con la teoría propuesta, ya que los niveles de ploidía impares afectan a la reproducción sexual. Observamos que en las poblaciones triploides la producción de frutos y de semillas fue mucho menor. Este resultado apoya la hipótesis sobre el efecto del nivel de ploidía con respecto a la reproducción sexual de las plantas, y cómo se ve afectada la producción de semillas de manera negativa. Por lo tanto encontramos evidencia de apoyo a la teoría de que los niveles de ploidía impares afectan la reproducción sexual tal vez por a la disfunción meiótica que evita la producción de semillas y por lo tanto únicamente pueden presentar propagación clonal (Stebbins 1950; Eckert, 2003).

Baker y Pinkava (1987) analizaron citológicamente y morfométricamente algunas especies triploides de cilindropuntias y observaron que existen más granos de polen sin teñir en los individuos triploides, es decir granos de polen reducidos y por lo tanto infértiles, por lo que los modos de propagación clonal se verían favorecidos.

A pesar de las claras diferencias, observamos que algunos frutos de las poblaciones triploides tenían una producción de semillas tan grande o incluso mayor a las de las poblaciones diploides; principalmente las poblaciones 1 (Sonoyta), 2 (San Felipe) y 3 (El Colorado) mostraron una gran cantidad de semillas en algunos de los frutos, aunque en la población 2 la cantidad de frutos con semillas encontrados fueron mínimos. Sin embargo esto nos da pie a plantear otras opciones, por lo que suponemos que tenemos individuos que pueden producir semillas por apomixis y los datos genéticos obtenidos nos orillan a elaborar otras hipótesis que discutiremos más adelante, una de ellas es el hecho de que existan individuos diploides o con otra ploidía (que les permita reproducirse sexualmente) inmersos dentro de las poblaciones triploides.

Ramsey y Shemske (1998) mencionan que es difícil obtener semillas fértiles a partir de individuos triploides debido a que se forma una “obstrucción triploide”, la cual impide la

formación de semillas, ya que se forman gametos aneuploides. En estudios anteriores se ha observado que la mayoría de los taxa presentan esta obstrucción triploide.

Por otro lado se han encontrado estudios donde reporta una producción de semillas triploides viables, las cuales fueron resultado de cruza 4x por 2x, es decir no provienen de organismos triploides (Ramsey y Shemske, 1998). Henry *et al.* (2005) muestran que los triploides de *Arabidopsis thaliana* son fértiles, a pesar de producir una gran cantidad de aneuploides, sin embargo las semillas producidas cuentan con una baja viabilidad.

Sugerimos que las semillas encontradas en las poblaciones triploides pueden ser producto de individuos de diferente nivel de ploidía que se encuentran inmersos en esas poblaciones, por ejemplo, individuos con ploidía 4x y 2x, ya que es la combinación adecuada para que se puedan producir individuos triploides; sin embargo desconocemos la viabilidad de las semillas así como su nivel de ploidía.

Sospechamos que las semillas encontradas en las poblaciones triploides no son viables o presentan inmadurez, debido a que se llevaron a cabo diferentes pruebas de germinación con cosechas de diferentes años y de las cuales no se obtuvo germinación alguna. Proponemos como trabajo prospectivo realizar un minucioso estudio de germinación para comparar las tasas de germinación entre los diferentes tipos de poblaciones (diploides *vs* triploides) y así responder a nuestras dudas y comprobar la hipótesis anterior de Ramsey y Shemske, con respecto a la formación de semillas triploides fértiles. Además sería adecuado llevar a cabo un análisis para conocer el cariotipo de las semillas producidas en esas poblaciones (y de las plantas muestreadas), así como un estudio básico de la biología reproductiva de poblaciones triploides para saber qué tan funcional es el polen y si es transferido por las abejas.

4.2 Resultados genéticos

4.2.1. Diversidad genética

Zunino (1987) descubre que *C. bigelovii* muestra un bajo porcentaje de loci polimórficos; de 8 isoenzimas analizadas encuentra 13 loci para cada una de las 3 especies de *Cylindropuntia* estudiadas en su trabajo. De esos 13 loci encontrados, 6 son monomórficos en *C. bigelovii*, por lo tanto 54% de los loci fueron polimórficos. Las poblaciones analizadas por Zunino (1987) se encontraban en el desierto de Mojave y en el

desierto de El Colorado en California donde las poblaciones de *C. bigelovii* son triploides. Nuestro trabajo muestra que las 6 poblaciones de *C. bigelovii* mostraron un porcentaje de loci polimórfico mayor al 42%, siendo éste mayor en las poblaciones 5 y 6 de 55.56% y 54.55% respectivamente, mientras que para la población 1 fue de 42.42%. Las poblaciones 2 y 4 mostraron el mismo porcentaje (48.48%) y la población 3 tuvo 1.01% de loci polimórficos más que la población 1. Zunino (1987) observó en su trabajo que las especies sexuales *C. ramosissima* y *C. equinocarpa* tuvieron 4 veces más loci polimórficos que *C. bigelovii*, lo cual sugiere que *C. bigelovii* es una especie más clonal que otras especies de cilindropuntias. Si nosotros comparamos la diferencia de loci polimórficos entre nuestras poblaciones sexuales (diploides) y las clonales (triploides) no encontramos diferencias significativas, ya que existe una diferencia no mayor al 6.1% (Tabla 3.4).

De acuerdo a la literatura, las poblaciones triploides presentan un alto valor de heterocigosidad con respecto a las poblaciones diploides, como resultado de la combinación de los genomas parentales (Soltis y Soltis, 2000; Comai, 2005), en este sentido esperábamos que las poblaciones triploides mostraran una mayor heterocigosidad media que las poblaciones diploides. Sin embargo no encontramos un patrón definido entre los dos tipos de ploidía. La población que mostró una mayor heterocigosidad media fue la población 6 (0.168, diploide), seguida de la población 4 (0.154, triploide). La población 3 fue la que obtuvo la heterocigosidad media más baja (0.109, triploide) (Tabla 3.5).

La diversidad que presentaron las poblaciones triploides analizadas puede deberse a que los poliploides poseen material genético extra, más allá del que podrían requerir. Cuando ocurren mutaciones dentro de la población, el material genético adicional, permite el surgimiento de nuevos genes provenientes del mismo, manteniendo una estabilidad en todo el genotipo, lo que produce un incremento en la variabilidad y en el valor de la supervivencia, sujeta al curso de la selección (Pinkava, 2002). En este sentido, Cariaga *et al.* (2005) llevó a cabo un análisis de variación genética con la especie *Consolea corallicola* (Cactaceae), donde encuentra que en una de sus poblaciones (que posee como único modo de regeneración la reproducción por propagación vegetativa) la variación genética es bastante alta. Además menciona que en estudios previos con especies que se reproducen únicamente de manera asexual, han encontrado una gran variación genética. Por lo que argumenta las siguientes explicaciones: “1) Los marcadores moleculares pueden detectar un

“relictos” de la diversidad genética escondida en clones de especies que anteriormente se reprodujeron sexualmente, 2) Existen raros eventos sexuales que proveen suficiente variabilidad para mantener ciertos niveles de variación genética en especies asexuales o clonales y 3) La variación observada es el resultado de mutaciones somaclonales, las cuales se han documentado en varias especies de plantas que se reproducen asexualmente.”

Debido al modo de reproducción de *C. bigelovii* y a su amplio patrón de distribución Benson (1982) infiere que esto se debe a un origen híbrido y además sospecha que no fue originado recientemente, ya que no es un intermedio entre las especies ahora conocidas. Si esto es cierto entonces *C. bigelovii* es una planta aloploiploide y de acuerdo a los argumentos empleados por Cariaga *et al.* (2005) con respecto a que se ha observado en algunos casos que el mantenimiento de la variabilidad se debe a que algunos marcadores moleculares, como los ISSR's, detectan de manera indirecta un “relicto” de la diversidad genética, el cual se ocultaba en clones de especies que en el pasado se reprodujeron sexualmente, entonces podemos justificar la existencia de la diversidad genética encontrada en las poblaciones triploides. Sin embargo cabe mencionar que Zunino (1987) sugirió que las poblaciones triploides de *C. bigelovii* son de origen autoploiploides, ya que en su trabajo los loci observados en sus isoenzimas no mostraron trihíbridos. Baker y Pinkava (1987) apoyan el hecho de que *C. bigelovii* tiene un origen autoploiploide. Pinkava (2002) sugiere que *C. bigelovii* surgió a partir de un gameto no reducido (2x) y de uno reducido (1x).

A pesar de esto, es evidente que no existe un claro patrón que divida las poblaciones diploides de las triploides, a menos que consideremos los extremos, como la población 6 y la población 1, donde las diferencias son más claras. Como se mencionó en el capítulo 1, *C. bigelovii* está dividida en dos variedades, var. *bigelovii* y var. *ciribe*, las primeras conforman a las poblaciones triploides mientras que las segundas a las diploides y se encuentran separadas geográficamente. Var. *ciribe* se encuentra sólo en Baja California Sur, mientras que *bigelovii* se encuentra en el resto del desierto Sonorense (Sonora y Baja California Norte). Las características morfológicas entre ambas variedades no son muy conspicuas, sin embargo sí existe una ligera diferencia, principalmente en el tamaño (Rebman, 1995). Otra importante diferencia es el modo de regeneración; en la var. *bigelovii* predomina la propagación clonal y en *ciribe* la sexual, lo cual funciona como un modo de

aislamiento reproductivo, aunque debido a su distribución, el aislamiento geográfico resulta ser más importante. Se cree que la var. *ciribe* (diploide) en Baja California es más primitiva que la var. *bigelovii* (triploide) y que surgió en la periferia norte y se expandió a través del desierto de Sonora (Pinkava, 2002). Los resultados del análisis de varianza molecular mostraron que no hay diferencias en la variación genética entre las variedades, lo cual puede explicarse con lo anterior, var. *bigelovii* surge a partir de la var. *ciribe*, además se ha sugerido que su origen es reciente (Benson, 1982), por lo que el tiempo evolutivo no ha sido suficiente para presentar diferencias genéticas significativas. Sin embargo existe una gran variación entre las poblaciones (64.81%), la cual puede deberse al origen y a la manera en la que se ha llevado a cabo la colonización de los diferentes sitios (Pinkava, 2002) y a la generación de nuevos genotipos a través de mutaciones somáticas (Gutiérrez, 2006). Por otro lado la variación dentro de las poblaciones fue menor (35.19%), la cual quizá está dada por los genotipos que se introdujeron inicialmente sin sufrir cambios significativos.

En el dendograma se observa que las distancias genéticas de Nei y Li, agrupó a las poblaciones 3, 4, 5 y 6 y al grupo externo que es *C. fulgida*, mientras que las poblaciones 1 y 2 quedan más alejadas. El grupo externo queda dentro de las poblaciones debido a su relación con las chollas norteamericanas, las cuales están relacionadas por medio de hibridación interespecífica, sin embargo ninguna dio origen a una especie en común (Pinkava, 2002). En la Fig. 3.4 observamos que *C. fulgida* presenta el mayor número de bandas privadas o únicas (11) con respecto a las demás poblaciones de *C. bigelovii*, sin embargo no son suficientes para diferenciar por completo una especie de la otra, puesto que las bandas que comparten quizá correspondan a genotipos ancestrales.

Se realizó una prueba de mantel para comparar las distancias genéticas de Nei y Li con las distancias geográficas, pero no se obtuvo una relación, lo cual podemos explicar debido a la variación que existe entre las poblaciones triploides y las diploides. Sin embargo podemos observar en el dendograma que las poblaciones 5 y 3 están cerca y que el valor de la distancia geográfica no es tan grande, sin embargo de manera significativa no es posible establecer ninguna relación. Al no mostrar un patrón geográfico de diferenciación podemos sugerir que las diferencias genéticas entre las poblaciones se deben a procesos aleatorios y no a procesos de adaptación local.

4.2.2. Clonalidad

El nivel de ploidía impar establece una disminución en la reproducción sexual, por lo que se esperaba que las poblaciones triploides fueran más clonales que las poblaciones diploides, sin embargo, de modo estricto no encontramos dicho patrón. Para ello analizamos el índice de diversidad clonal G/N (Tabla 3.9), donde encontramos que la población más clonal es la población 1 (Sonoyta) con un G/N de 0.638. Seguida por la población 2 (San Felipe) con un G/N de 0.657 y posteriormente la población 5 (San Isidro) con 0.789. Las dos primeras poblaciones son triploides, por lo que es comprensible el valor obtenido del índice de clonalidad. Sin embargo la población 5 es diploide y teóricamente debería de presentar un índice de clonalidad cercano a 1, como la población 6 (La Purísima) con 0.947. Si la población 5 es una población diploide, esperaríamos encontrar menor clonalidad ya que la reproducción sexual debería ser el tipo de reproducción más frecuente cuando las poblaciones son diploides (Stebbins, 1950; Eckert, 2003).

Además, en la población 5 encontramos una gran cantidad de semillas, al igual que en la población 6. Podríamos suponer que quizá no está existiendo recombinación dentro de la población 5 y que las semillas encontradas son producto de una reproducción asexual como la apomixis. Como ya habíamos mencionado, el hecho de haber encontrado una gran cantidad de semillas no garantiza la viabilidad de las semillas, además los resultados obtenidos nos cuestionan acerca del origen de esas semillas, por lo que sería necesario hacer un análisis de paternidad o un análisis citológico para conocer su procedencia.

Si consideramos únicamente la población 1 y la población 6, observamos diferencias más evidentes entre una y otra, sin embargo entre el resto de las poblaciones no hay un patrón consistente.

De acuerdo al trabajo de Ellstrand y Roose (1987) donde analizan 27 estudios de 21 especies de plantas clonales se observa que los diferentes índices de diversidad (G/N) varían desde 0.002 para *Gaura triangulata* hasta 1 que corresponde a *Populus tremuloides*. Consideran que *Trifolium repens*, *Spartina patens* y *Populus tremuloides*, debido a sus altos valores de G/N mayores a 0.29, son especies en las que regularmente hay producción de progenie sexual como una alternativa al tipo de reproducción más frecuente. Gutiérrez (2006) analizó los índices de clonalidad de diversas poblaciones del zacate buffel (*Pennisetum ciliare*), donde el promedio de dichos índices fue de 0.29. Además reporta

índices de diversidad clonal para diferentes especies de plantas agamospérmicas las cuales tienen un promedio de $G/N = 0.14$.

Por otro lado Clark-Tapia (2000) reporta los índices de clonalidad para las especies *Stenocereus gummosus* y *Stenocereus eruca* los cuales fueron 0.72 y 0.54, respectivamente. Ambas especies tienen la facultad de reproducirse de manera sexual y clonal, por lo que considera que el reclutamiento sexual es frecuente en ambas especies, principalmente para *S. gummosus*. En otro estudio realizado para *Ferocactus robustus* se obtuvo la proporción de genotipos distinguibles (G/N) la cual fue igual a 0.43 (Carrillo-Angeles, 2006), lo cual sugiere que el reclutamiento sexual contribuye de manera importante a la regeneración y por lo tanto encontramos un gran número de genotipos diferentes (Carrillo-Angeles, 2006). Por otro lado, Parker y Hamrick (1992) reportan un valor promedio de $G/N = 0.43$ para *Lophocereus schottii*, el cual es igual al valor obtenido para *F. robustus*.

Considerando los trabajos mencionados, observamos que, en la mayoría los valores de G/N que indican que las especies son clonales son muy cercanos a 0, mientras que aquellas especies donde se considera que hay reclutamiento sexual, los valores son mayores a 0.29. Por lo que las poblaciones triploides de *C. bigelovii* presentan altos índices de diversidad clonal o de genotipos distinguibles por lo que quizá existe reclutamiento sexual dado por individuos de ploidía diferentes que se encuentran dentro de las poblaciones triploides. Otra explicación es que es probable que en algún momento se hayan generado mutaciones somáticas que persistieron a lo largo del tiempo o que los genotipos actuales sean un reflejo de los genotipos iniciales durante el surgimiento de las poblaciones y que debido a la reproducción vegetativa han podido persistir (Gutiérrez, 2006).

Por otro lado el índice de equitatividad en la población 5 es de 0.44 (Tabla 3.9), lo cual implica la dominancia de un clon en aproximadamente un 40% dentro de la población, mientras que la población 6 muestra un índice de equitatividad de 0.96 lo cual muestra que en la población los genotipos encontrados están distribuidos de una manera equitativa. Las poblaciones 3 y 4 mostraron los índices de equitatividad más altos, después de la población 6, de 0.88 y de 0.87, respectivamente, por lo que también sus genotipos están distribuidos muy equitativamente, por lo que existe una gran diversidad de genotipos y no hay un clon que esté dominando a la población. Las poblaciones 1 y la 2 muestran los menores índices

de equitatividad, de 0.26 y de 0.33 respectivamente, por lo que la población 1 está dominada por un clon en más de un 20% y la población 2 está dominada por un clon en más de un 30%.

El índice de equitatividad promedio para las poblaciones triploides es de 0.58 y para las poblaciones diploides es de 0.7. Por lo que en general los genotipos de las 6 poblaciones se encuentran repartidos de manera equitativa. Para las poblaciones del zacate buffel encontramos un índice de equitatividad promedio de 0.5, donde la proporción de clones está dominada en un 50 % por un clon particular (Gutiérrez, 2006); para *F. robustus* fue de 0.95, es decir, el número de genotipos encontrados fue casi igual al número de ramets muestreados (Carrillo-Angeles, 2006).

El índice de diversidad de Simpson fue menor en la población 1, de 0.856 y el resto de las poblaciones mostraron valores mayores a 0.90 (Tabla 3.9). Las poblaciones de *S. eruca* y *S. gummosus* presentaron índices de diversidad de Simpson de 0.92 y de 0.98 respectivamente. El índice de Simpson para *F. robustus* fue de 0.98. En todos los casos los índices de diversidad de Simpson son cercanos a uno, que es el valor máximo que puede adoptar.

Los índices de diversidad (el índice de diversidad clonal, el índice de equitatividad y el índice de Simpson) que se registraron para las 6 poblaciones fueron bastante altos, por lo que *C. bigelovii* muestra una gran variación, que quizá se deba a los genotipos que se introdujeron inicialmente y que han logrado persistir a lo largo del tiempo o a la presencia de continua de reproducción sexual.

4.3 Respuesta climatológica

En el capítulo 1 mencionamos que al aumentar los niveles de ploidía las células de las plantas se ven afectadas y por lo tanto aumenta su tamaño y consecuentemente el tamaño de sus órganos (Muñoz, 2004), lo cual le confiere ventajas adaptativas (como ocurre con las plantas suculentas) ya que se ha propuesto que las plantas con mayores niveles de ploidía pueden resistir y tolerar mejor que sus progenitores, altas temperaturas, ambientes más xéricos o tener diferentes niveles de tolerancia a la luz (Stebbins, 1950; Lewis, 1980; Hardy *et al.*, 2000; Stuessy *et al.*, 2004). Así, las poblaciones pueden responder de manera diferencial a gradientes ambientales, modificando características de

sus historias de vida (Lee, 2002). En este sentido y siguiendo el contexto teórico se obtuvieron los índices de aridez y el coeficiente de variabilidad de cada una de las estaciones correspondientes a las poblaciones de *C. bigelovii*. Como ya se mencionó se analizaron datos de un intervalo de 30 a 50 años, con el fin de explorar si existe una relación entre nivel de ploidía y el clima.

Se esperaba que las poblaciones triploides se encontraran en sitios con ambientes más xéricos que las poblaciones diploides (Emberger, 1955) y con un coeficiente de variación mayor, el cual indica el grado de impredecibilidad en la precipitación; cuanto mayor es el coeficiente de variación es menor la predecibilidad sobre la precipitación (Daniel, 1991).

El sitio que presentó un menor índice de aridez fue el correspondiente a Sonoyta y El Pinacate (Tabla 3.10), por lo tanto el índice nos indica que esta región es la más árida, y corresponde a poblaciones triploides, sin embargo fuera de esta, las demás poblaciones parecen establecerse de manera indistinta, ya que los valores obtenidos para los sitios correspondientes a las poblaciones diploides no son muy distintos de lo demás sitios. Sugerimos que esto puede deberse a la cantidad de años durante los cuales se obtuvo el registro de los diferentes sitios, porque quizá no refleja el tiempo a partir del cual ocurrió el establecimiento de las poblaciones.

Si tuviéramos el registro desde el surgimiento de las poblaciones triploides, quizá encontraríamos un patrón entre las condiciones ambientales y el nivel de ploidía. Por otro lado se ha visto que no todas las especies de plantas responden de la misma manera cuando aumenta su nivel de ploidía. Muñoz (2004) observó que en *O. streptacantha* (8x) se registró un tamaño menor en las estomas que en aquellas especies hexaploides y tetraploides. Por otro lado Mc Arthur y Sanderson (1999) también registraron que los citotipos diploides en *Artemisa* sp. presentaron un mayor tamaño que los citotipos tetraploides.

Desconocemos cuando se originaron las poblaciones de *C. bigelovii* y en qué momento comenzaron a sufrir los cambios ya mencionados, por lo que es difícil saber el tiempo evolutivo de esta especie. Sabemos que el origen del desierto Sonorense fue durante la mitad del Mioceno (Axelrod, 1980), y existe registro fósil de granos de polen del género *Opuntia* que data del Holoceno temprano (Anderson y Van Devender, 1993), sin embargo, no se ha reportado un registro más preciso de *C. bigelovii*. Es probable que exista algún

registro fósil en los nidos de *Neotoma* sp. ya que es bien sabido que los artejos son dispersado por este mamífero por cortas distancias (Toumey, 1895).

Podemos sugerir que quizá las poblaciones de *C. bigelovii* están sufriendo constantes cambios y que el nivel de ploidía no permanece durante largo tiempo. Los cambios en la ploidía permiten la evolución de las poblaciones y el cambio en sus historias de vida. También les permite mantener cierta variabilidad y no podemos construir un dogma con respecto al funcionamiento de las especies poliploides y los rearreglos que se llevan a cabo.

Existen diferentes teorías y diferentes estudios que nos permiten tener una idea acerca de la poliploidía y cómo afecta a las plantas y su curso evolutivo, sin embargo, la regla parece ser la excepción. Se deben realizar estudios posteriores que impliquen la caracterización detallada de los cariotipos de las poblaciones, conocer la biología reproductiva, principalmente cómo es la producción de frutos a través de cruza controladas, su viabilidad y el papel que juegan los polinizadores, así como los cambios fisiológicos de una con respecto a otra.

C. bigelovii es una planta candidata ideal para realizar estos estudios de manera más detallada. Las poblaciones triploides y diploides no se comportan de acuerdo al contexto teórico por lo que debemos considerar la posibilidad de que haya individuos con ploidía diferente en las poblaciones, o bien probar alguna de las hipótesis antes mencionadas.

5.1 CONCLUSIONES

- Los niveles impares de ploidía afectan la reproducción sexual, ya que las poblaciones triploides presentan una menor cantidad de semillas con respecto a las diploides. Sin embargo hay que realizar estudios más detallados que nos ayuden a identificar el origen de las semillas (sexual o asexual) y el nivel de ploidía que se encuentre en estas, así como conocer a fondo las características de la biología reproductiva de *C. bigelovii*.
- El porcentaje de loci polimórfico no mostró diferencias significativas entre las poblaciones diploides y las triploides, aunque es evidente una ligera tendencia, donde las poblaciones triploides poseen un porcentaje menor de loci polimórficos con respecto a las poblaciones diploides.
- La Heterocigosidad media esperada tampoco mostró un patrón definido, ya que la población 6 (diploide) mostró el valor más alto cuando se esperaba lo contrario.
- El análisis de varianza molecular muestra que más del 60% de la variación de *C. bigelovii*, se explica con la variación entre las poblaciones, por lo que es probable que los genotipos encontrados sean los genotipos que se introdujeron inicialmente, además de aquéllos que se hayan generado por mutaciones somáticas.
- Las distancias genéticas de Nei y Li arrojaron un dendograma donde las poblaciones se agrupan sin ningún patrón en su relación con respecto a sus distancias geográficas donde el grupo externo (*C. fulgida*) está estrechamente relacionado con las poblaciones de *C. bigelovii* debido a las relaciones que presentan las chollas de Norteamérica. Y no existe una relación entre las distancias genéticas y las distancias geográficas.
- No se encontró un patrón diferencial con respecto a los índices de clonalidad: G/N , el índice de equitatividad y el índice de diversidad de Simpson, entre las poblaciones diploides (var. *ciribe*) y las triploides (var. *bigelovii*), ya que para ambos tipos de ploidía encontramos una alta diversidad genética. Sin embargo, si consideramos los extremos de ambos tipos de poblaciones observamos diferencias importantes, esto es entre la población 1 (triploide) y la población 6 (diploide).

- No existe una clara relación entre las condiciones xéricas y la variabilidad en la precipitación y el tipo de ploidía. Es probable que el registro de datos obtenidos no sea suficiente para encontrar dicha relación, aunque también podemos suponer que las células de *C. bigelovii* no se ven afectadas por los cambios en la ploidía.

Literatura Citada.

- Abrahamson, W.G. 1980. Demography and vegetative reproduction. **Botanical Monography** 15: 89-106.
- Anderson, R.S. y Van Devender, T.R. 1995. Vegetation history and paleoclimates of the coastal lowlands of Sonora, México. Pollen records from packrat middens. **Journal of Arid Environments** 30:295-306.
- Ashton, P.J. y Mitchell, D.S., 1989. Aquatic plants: Patterns and models of invasions, attributes of invading species and assessment of control programs. **Biological Invasions: A global perspective**. Pp. 111-154.
- Axelrod, D.I. 1980. Paleobotanical history of the western deserts (University of California) en **Origin and evolution of deserts**. 1980. Wells. S.G. y D.R. Haragan. University of New Mexico Press.
- Ayres, D.R. y F.J. Ryan. 1999. Genetic diversity and structure of the narrow endemic *Wyethia reticulata* and its contener *W. bolanderi* (Asteraceae) using RAPD and allozyme techniques. **American Journal of Botany** 86: 344-535.
- Baker, M.A. 1985. A Biosystematic Study of a Triploid Apomict, *Opuntia kelvinensis* (subgenus *Cylindropuntia*, Cactaceae), Ph. D. Dissertation, Arizona State University, Phoenix.
- Baker, M.A. y D.J. Pinkava. 1987. A cytological and morphometric analysis of a triploid apomictic, *Opuntia xkelvinensis* (Subgenus *cylinropuntia*, Cactaceae). **Brittonia** 39(3): 387-401.
- Barret, SCH., 1980 a. Sexual reproduction in *Eichhornia crassipes* (water hyacinth), I. Fertility of clones from diverse regions. **Journal of Applied Ecology**, 17: 101-112.
- Barret, SCH., 1980 b. Sexual reproduction in *Eichhornia crassipes* (water hyacinth), II. Seed production in natural populations. **Journal of Applied Ecology**, 17: 113-124.
- Bashaw, E.C. y W. Hanna (1990). Apomictic reproduction. en: **Reproductive Versatility in the Grasses**. G.P. Chapman, ed. Cambridge Universitu Press. Londres, R.U. pp. 100-130.
- Bell, G. 1982. The Masterpice of nature: The evolution and genetics of sexuality. University of California Press. Berkeley.
- Benson, L. 1982. The cacti of the United States and Canada. Stanford University Press, Stanford.
- Bravo-Hollis, H., 1978. Las cactáceas de México. Universidad Nacional Autónoma de México. 2a edición. Pp. 199=200.
- Britton, N. L and J. N. Rose. 1913-1923. The Cactaceae. Carnegie Institute Washington Publication 248, Washington, D.C
- Burns, G.W. y P.J. Bottino. 1989. The Science of Genetics. 6a edición, Macmillan Publishing Company, Nueva York.
- Cariaga, K.A.; C.E. Lewis; J. Maschinski; S.J. Wright y J. Francisco-Ortega. 2005. Patterns of genetic diversity in the critically endangered Florida key endemic *Consolea corallicola* Samall (Cactaceae): Evidence from inter-simple sequence repeat (ISSRs) DNA polymorphisms. **Caribbean Journal of Science** 41(2): 225-233.
- Carman, J.G. 1997. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory and polyembryony. **Biological Journal of the Linnean Society** 61: 51-94.

- Carrillo-Angeles, I.G. 2006. Distribución espacial de clones de *Ferocactus robustus*: Consecuencias sobre la reproducción sexual. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM. México D.F.
- Cavalier-Smith, T. 1978. Nuclear volume control by nucleoskeletal DNA, selection for cell volume and cell growth rate, and the solution of the DNA C-value paradox. **Journal Cell Science** 34:247-278.
- Charlesworth, D. y B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. **Annual Review Ecological Systematics** 18:237-268.
- Clark Tapia, R. 2000. Estructura genética de dos cactáceas columnares del desierto Sonorense: *Stenocereus gummosus* y *S. eruca* (Cactaceae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Clark-Tapia, R. 2000. Estructura genética de dos cactáceas columnares del Desierto Sonorense: *Stenocereus gummosus* y *S. eruca* (cactaceae). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM.
- Comai, L. 2005. The advantages and disadvantages of being polyploid. **Nature** 6:836-846.
- Cook, R.E. 1979. Asexual reproduction: A further consideration. **American Nature**, 113: 769-772.
- Critchfield, H. 1961. General Climatology. Prentice Hall.
- Daniel, W.W. 1991. Bioestadística, base para el análisis de las ciencias de la salud. Ed. Limusa, 6ª edición.
- De la Cruz, M.; Ramírez, F. y Hernández, H., 1997. DNA Isolation and Amplification from Cacti. **Plan Molecular Biology Reporter**. 15, 319-325.
- De Wet, J.M.J., 1979. Origins of polyploids en Polyploidy biological relevance. Plenum Press, Nueva York y Londres.
- Dorken, E. y C.G. Eckert. 2001. Severely reduce sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). **Journal of Ecology** 89: 339-350.
- Eckert, C.G., 2002. The loss of sex in clonal plants. **Evolutionary Ecology**, 15: 501-520.
- Eckert, C.G.; Lui, K.; Bronson, K.; Corradini, P. y Bruneau, A., 2003. Population genetic consequences of extreme variation in sexual and clonal reproduction in an aquatic plant. **Molecular Ecology**, 12: 331-344.
- Eckert, C.G.; Massonnet, B. Y; Thomas, J.J., 2000. Variation in sexual and clonal reproduction among introduced populations of flowering rush, *Butomus umbellatus* (Butomaceae). **Canadian Journal of Botany**. 78, 437-446.
- Eguiarte, LE., Núñez Farfán, JN., Domínguez, C. y Cordero, C., 1999. Biología Evolutiva de la reproducción en plantas en La Evolución Biológica (Eguiarte, LE. y Núñez Farfán, JN, compiladores), 1999. UNAM. Pp. 117-151.
- Ellstrand, NC. y Roose, KL., 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. **American Journal of Botany**, 74: 123-131.
- Emberger, L. 1932. Sur une formule climatique. La Météorologie, París.
- Eriksson, O., 1992. Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants. **Oikos**, 63: 439-448.
- Excoffier, L.; P.E. Smouse y Quattro J.M. 1992. Analysis of Molecular Variance inferred from metric distance among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA data. **Genetics** 131: 479-491.
- Fager, E.W. 1972. Diversity, a sampling study. **American Naturalist** 106: 293-310.
- Felsenstein, J. (2005). PHYLIP (Phylogeny Inference Package) ver. 3.6. Department of Genome Science. University of Washington, Seattle.

- Franco, M y J. Silvertown. 1997. Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum Plant Life Histories: Ecology, Phylogeny, and Evolution, Cambridge University Press.
- Grant, V. 1981. Plant speciation. Columbia University Press. Nueva York. E.U.A.
- Grant, V. Y K.A. Grant.1971. Natural hibridization between the cholla cactus species *Opuntia spinosior* and *Opuntia versicolor*. Proceeding **Natural Academic Science**. E.U.A. 68: 1993-1995.
- Guerra, M.S. 1988. Introducción a la citogenética general. Ed. Guanabara. Río de Janeiro, Brasil.
- Gutiérrez-Ozuna, R. 2006. Estructura clonal del zacate buffel (*Pennisetum ciliare* L. Link) en el noroeste de México. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. UNAM. México.
- Hamrick, J.L.; Y.B. Linhart, y J.B. Mitton. 1979. Relationship between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. **Annual Review of Ecological Systematics** 10:173-200.
- Harada, Y. e Iwasa Y., 1994. Lattice population dynamics for plants with dispersing seeds and vegetative propagation. **Researches on Population Ecology**, 36: 237-249.
- Hardy O.J.; Vanderhoeven, M. De Loose y Meerts P. 2000. Ecological, morphological and allozymic differentiation between diploid and tetraploid knapweeds (*Centaurea jacea*) from a contact zone in the Belgian Ardennes. **New Phytologist** 146: 281-290.
- Harper, J.L., 1985. Modules, Branches, and the capture of Resources en Population Biology and Evolution of clonal Organisms. Jackson, J.B.; Buss, L.W.; Cook, R.E.; 1985. Yale University Press. London, UK.
- Harvey, H. J. 1985. Population biology and the conservation of rare species. Página 111-123. En J. White (ed.) Studies on plant demography. A Festschrift for John L. Harper. Academic Press. CA, USA.
- Henry, I.M.; B.P. Dilkes; K.Young, B. Watson, H. Wu y L. Comai. 2005. Aneuploidy and Genetic Variation in the *Arabidopsis thaliana* triploid response. **Genetics** 170: 1979-1988.
- Hurst, D.L. y Peck, J.R. 1996. Recent advances in understanding of the evolution and maintenance of sex. Trends in Ecology and Evolution, 11: 46-52.
- Hutchinson, G.E. 1975. A treatise on Limnology, vol. III Limnological Botany. John Wiley y Sons, Nueva York.
- Johansen, D.A. 1933. Recent work on the cytology of cactus. **Cactus and succulent journal**. E.U.A. 4:456.
- Joly, S. y A. Bruneau. 2004. Evolution of triploidy in *Apios americana* (Leguminosae) revealed by genealogical analysis of the histone H3-D gene. **Evolution** 58(2): 284-295.
- Jonhson, A.W. y J.G. Packer. 1965. Polyploidy and environment in arctic Alaska. **Science** 148:237-239.
- Jonhson, M.A.T. 1978. Diploid cytotypes in *Mammillaria prolifera* and three other *Mammillaria* species. **The Cactus and Succulent Journal** (G.B.) 40(1):9-12.
- Katagiri, S. 1953. Chromosome numbers and polyploidy in certain cacteaceae. **Cactus and succulent Journal**. E.U.A. 25:141-143.
- Khush, G. 1973. Cytogenetics of Aneuploids. Academic Press, Nueva York.
- Kihara H. y T. Ono. 1926. Chromosomenzahlen und systematische. **Gruppierung der Rumex-Arten. Z. Zellforsch. Mikr Anat** 4:475-481.
- Larson, P. 1977. The deserts of the southwest. Sierra Club Books, San Francisco, California.
- Lee, C.E. (2002). Evolutionary genetics of invasive species. **Trends Ecological Evolution** 17:386-391.

- Leitch, I.J. y M.D.Bennet. 1997. Polyploidy in angiosperms. **Trends in Plant Science** 2, 12:470-476.
- Levin, D.A. 1983. Polyploidy and novelty in flowering plants. **American Naturalist** 122: 1-25.
- Levin, D.D. 2002. The role of chromosomal change in plant evolution. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press. Nueva York, E.U.A.
- Lewis, W.H. 1980. Polyploidy in Species populations en Polyploidy biological relevance. Plenum, Nueva York, E.U.A. pp: 103-144.
- Lynch, M. y B.G. Milligan. 1994. Analysis of population genetic structure with RAPD markers. **Molecular Ecology** 3:91-99.
- Lumaret, R. 1988. Cytology, genetics and evolution in the genus *Dactylis*. **Critical Reviews in Plant Sciences** 7:55-91.
- Mandujano, M.C.; Montaña, C.; Mendez, I. y Golubov, J., 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan desert. **Journal of Ecology**, 86: 911-921.
- Mandujano, M.C.; Montaña, C.; Franco, M.; Golubov, J. y Flores-Martínez, A., 2001. Integration of Demography annual variability in a clonal desert cactus. **Ecology**, 82(2): 344-359.
- Mandujano, M. C., Golubov, J. y Huenneke, L. 2007 Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. **Population Ecology** En prensa.
- Manton, I. 1950. Problems of cytology and Evolution in the Pteridophyta. Cambridge University Press, Londres.
- Marshall, D.R. y A.H.D. Brown. 1981. The evolution of apomixis. **Heredity** 47: 1-15.
- Masterson, J. 1994. Stomatal size in fossil plants – Evidence for polyploidy in majority of angiosperms. **Science** 264:421-424.
- Maynard Smith, J. 1978. The evolution of sex. Cambridge University Press. Cambridge.
- McArthur, E.D. y S.C. Sanderson. 1999. Cyto geography and chromosome evolution of subgenus Tridentatae of *Artemisia* (Asteraceae). **American Journal of Botany** 86(12): 1757-1775.
- Meirmans, P.G.; P.H. Van Tienderen (2004). GENOTYPE and GENODIVE: two programs for the analysis of diversity of asexual organisms. **Molecular Ecology Notes** 4:792-794.
- Mooney, H.A. y A.W. Johnson. 1965. Comparative physiological ecology of an arctic and an alpine population of *Thalictrum alpinum* L. **Ecology** 46: 721-727.
- Muirhead, C.A. and Lande, R., 1997. Inbreeding depression under joint selfing, outcrossing and asexuality. **Evolution**. 51, 1409-1415.
- Muñoz-Urías, A. 2004. Variación fenotípica, aislamiento reproductivo y ecofisiología en poblaciones silvestres de especies de *Opuntia* en la porción sur del Desierto Chihuahuense. Tesis de doctorado. UNAM.
- Nagaoka, T.; Ogiwara, Y. 1997. Applicability of inter-simple sequence repeat polymorphisms in wheat for use as DNA markers in comparison to RFLP and RAPD markers. **Theoretical Application Genet** 94: 597- 602.
- Palleiro, N. 2001. Propagación vegetativa a través de frutos abortados de *Opuntia microdasys* (Lehmann) Pfeiffer, en el Desierto Chihuahuense. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F.
- Parker, C. K., y J. L. Hamrick. 1992. Genetic diversity and clonal structure in a columnar cactus *Lophocereus schottii*. **American Journal of Botany** 79 : 86 - 96.
- Philbrick, C.T. and Less, D.H., 1996. Evolution of aquatic angiosperm reproductive systems. **Bioscience**. 46, 813-826.

- Philbrick, R.N. 1963. Biosystematic studies of two Pacific Coast *Opuntia*. Doctoral Thesis, Cornell University, Ithaca.
- Pimienta-Barrios, E. 1990. El nopal tunero. Serie libros tiempos de ciencia, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, México.
- Pinkava, D. 1997. Cactaceae: *Opuntia* Mill. Cholla, Prickly-pear, Nopal. En Hendrickson, J. y M. C. Johnston (editores). A Flora of the Chihuahuan desert region. Draft version 1.2, privately published by J. Hendrickson. Los Angeles, 1 vol.
- Pinkava, D.J. 2002. On the Evolution of the continental North American Opuntioideae en Studies in the Opuntioideae (Cactaceae), Hunt, D. y N. Taylor. Inglaterra.
- Pinkava, D.J., M.A. Baker, B.D. Parfitt y M.W. Mohlenbrock. 1985. Chromosome number in some cacti of western North America. **V Systematic Botany** 10(4): 471-483.
- Pinkava, D.J., M.G. McLeod, L.A. Mc Gill y R.C. Brown. 1973. Chromosome numbers in some cacti of western of North America II. **Brittonia** 25: 2-9.
- Pinkava, D.J.; Parfitt, B.D. 1982. Chromosome numbers of some cacti of western North America. IV.; **Bull. Torr. Bot Club** 109: 121-128.
- Ramsey, J. y D.W. Shemske. 1998. Pathways, mechanism and rates of polyploid formation in flowering plants. **Annual Review Ecological Systematic** 29: 467-501.
- Ranker, T.A.; C.H., Haufler; P.S. Soltis y D.E. Soltis. 1989. Genetic evidence for allopolyploidy in the neotropical fern *Hemionitis pinnatifida* (Adiantaceae) and the reconstruction of an ancestral genome. **Systematic Botany** 14:349-447.
- Rebman, J.P. y D.J. Pinkava. 2001. *Opuntia* cacti of North America – an overview. **Florida Entomologist** 84(4): 474-483.
- Richards, A.J., 1986. *Plant Breeding Systems*. George Allen & Unwin, London, UK.
- Ross, R. 1981. Chromosome counts, cytology, and reproduction in the *Cactaceae*. **American Journal of Botany** 68 (4): 463-470.
- Sculthorpe, C.D., 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold, London, UK.
- Silander, J.A. 1985. Microevolution in clonal plants, in Jackson, J.B.C.; L.W. Buss, y R.E. Cook (eds), *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*, Yale University Press, New Haven.
- Silvertown, J.W. & Lovett-Doust, J. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*, 2ª edición. San Francisco.
- Soltis, D.E.; T.G. Collier y M. Edgerton. 1991. Chloroplast DNA variation within and among genera of the *Heuchera* group (Saxifragaceae): evidence for chloroplast transfer and paraphyly. **American Journal of Botany** 78:1091-1112.
- Soltis, P.S. y Soltis, D.E. 2000. The role of genetic and genomic attributes in success of polyploids. **Proceeding of the National Academy of Sciences** 97(13): 7051-7057.
- Soltis, P.S.; Soltis, D.E. y Doyle J.J., 1992. *Molecular Systematics of plants*. Chapman & Hall. pp.177.
- Soltis, P.S. y D.E. Soltis. 1995. Plant molecular systematics. Inferences on phylogeny and evolutionary processes. **Evolutionary Biology** 28:139-194.
- Stebbins, G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*, Columbia University Press, New York.
- Stebbins, G.L. 1971. *Chromosome evolution in higher plants*, Columbia University Press, Nueva York.
- Stretta, E.P. ; P. Mosiño. 1963. Delimitación de las zonas áridas de la República Mexicana, según un índice de la aridez derivado del de Emberger, **Revisión de la Ingeniería Hidráulica de México**. Vol. 17, No. 1, México.

- Stuessy, T.F.; Weiss-Schneeweiss H.; Keil, D.J. 2004. Diploid and polyploidy cytotype distribution in *Melampodium cinereum* and *M. leucanthum* (Asteraceae, Heliantheae). **American Journal of Botany** 91(6): 889-898.
- Tal, M. 1977. Physiology of polyploids plants: DNA, RNA, protein and abscisic acid in autotetraploid and diploid tomato under low and high salinity. **Botanical Gazette** 138: 119-122.
- Toumey, J.W. 1895. Vegetal dissemination in the genus *Opuntia*. **Botanical Gazette** 20(8): 356-361.
- Van Devender, T.R. 1998. Evolution of the Sonoran Desert en Vazquez, C.D.; M. Ortega y C.A. Yocupicio (eds.), Symposium **Internacional sobre la utilización y aprovechamiento de la flora silvestre de zonas áridas**, 195-205. Universidad de Sonora. Hermosillo, México.
- Verduijn, M.H.; P.J. Van Dijk y J.M. Van Damme. 2004. The role of tetraploids in the sexual-asexual cycle in dandelions (*Taraxacum*). **Heredity** 93: 390-398.
- Weedin, J.F. y A.M. Powell. 1978. Chromosome numbers in Chihuahuan desert cactaceae in Trans-Pecos, Texas. **American Journal of Botany** 65(5): 531-537.
- Weiss, R.L.; R. Kukora y J. Adams. 1975. The relationship between enzyme activity cell geometry, and fitness in *Saccharomyces cerevisiae*. **Proceeding Natural Academic of Science**. 72: 794-798.
- Wolfe, A. D.; Qui-Yun- Xiang y S.R. Kephart. 1998. Assessing hybridization in natural populations of *Penstemon* (Scrophulariaceae) using hypervariable intersimple sequence repeat (ISSR) bands **Molecular Ecology** 7:1107.
- Yuasa, H., H.Shimizu, S. Kashiwai y N. Kondon, 1973. Chromosome numbers and their bearing on the geographic distribution in the subfamily Opuntioideae (Cactaceae). **Report of the Institute for Breeding Resaerch**, Tokyo University of Agriculture 4:1-10.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. Nueva Jersey. E.U.A.
- Zietkiewicz, E.; Rafalski, A.; Labuda, D. 1994. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)- Anchored Polymerase Chain Reaction Amplification. **Genomics** 20: 176- 183.
- Zunino, E.M. 1987. Mode of reproduction and genetic variation in three California species of *Cylindropuntia*. Tesis de Maestría en Ciencias, Universidad de California Riverside.

APENDICE 1, TABLAS DE FRECUENCIAS ALÉLICAS DE POBLACIONES DE *Cylindropuntia bigelovii* var. *bigelovii*

Población 1, *Cylindropuntia bigelovii* var. *bigelovii*

| n=36 | Locus1 | Locus2 | Locus3 | Locus4 | Locus5 | Locus6 | Locus7 | Locus8 | Locus9 | Locus10 | Locus11 | Locus12 |
|----------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.028 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.694 | 0.000 | 0.000 | 0.000 |
| p | 0.000 | 0.014 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.447 | 0.000 | 0.000 | 0.000 |
| q | 1.000 | 0.986 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.553 | 1.000 | 1.000 | 1.000 |
| He | 0.000 | 0.028 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.494 | 0.000 | 0.000 | 0.000 |
| | Locus16 | Locus17 | Locus18 | Locus19 | Locus20 | Locus21 | Locus22 | Locus23 | Locus24 | Locus25 | Locus26 | Locus27 |
| Frecuencia de banda | 0.083 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.528 | 0.500 | 0.000 |
| p | 0.043 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.313 | 0.293 | 0.000 |
| q | 0.957 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.687 | 0.707 | 1.000 |
| He | 0.082 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.430 | 0.414 | 0.000 |
| | Locus31 | Locus32 | Locus33 | Locus34 | Locus35 | Locus36 | Locus37 | Locus38 | Locus39 | Locus40 | Locus41 | Locus42 |
| Frecuencia de banda | 0.500 | 0.694 | 0.528 | 0.000 | 1.000 | 0.000 | 0.472 | 0.000 | 0.000 | 0.917 | 0.000 | 0.000 |
| p | 0.293 | 0.447 | 0.313 | 0.000 | 1.000 | 0.000 | 0.274 | 0.000 | 0.000 | 0.711 | 0.000 | 0.000 |
| q | 0.707 | 0.553 | 0.687 | 1.000 | 0.000 | 1.000 | 0.726 | 1.000 | 1.000 | 0.289 | 1.000 | 1.000 |
| He | 0.414 | 0.494 | 0.430 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.397 | 0.000 | 0.000 | 0.411 | 0.000 | 0.000 |
| | Locus46 | Locus47 | Locus48 | Locus49 | Locus50 | Locus51 | Locus52 | Locus53 | Locus54 | Locus55 | Locus56 | Locus57 |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.694 | 0.000 | 0.000 | 0.861 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.917 | 0.306 | 0.056 | 0.000 |
| p | 0.000 | 0.447 | 0.000 | 0.000 | 0.627 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.711 | 0.167 | 0.028 | 0.000 |
| q | 1.000 | 0.553 | 1.000 | 1.000 | 0.373 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.289 | 0.833 | 0.972 | 1.000 |
| He | 0.000 | 0.494 | 0.000 | 0.000 | 0.468 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.411 | 0.278 | 0.055 | 0.000 |
| | Locus61 | Locus62 | Locus63 | Locus64 | Locus65 | Locus66 | Locus67 | Locus68 | Locus69 | Locus70 | Locus71 | Locus72 |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.000 | 0.944 | 0.000 | 0.000 | 0.972 | 0.083 | 0.083 | 0.028 | 0.778 | 0.000 | 0.472 |
| p | 0.000 | 0.000 | 0.764 | 0.000 | 0.000 | 0.833 | 0.043 | 0.043 | 0.014 | 0.529 | 0.000 | 0.274 |
| q | 1.000 | 1.000 | 0.236 | 1.000 | 1.000 | 0.167 | 0.957 | 0.957 | 0.986 | 0.471 | 1.000 | 0.726 |
| He | 0.000 | 0.000 | 0.360 | 0.000 | 0.000 | 0.278 | 0.082 | 0.082 | 0.028 | 0.498 | 0.000 | 0.397 |
| | Locus76 | Locus77 | Locus78 | Locus79 | Locus80 | Locus81 | Locus82 | Locus83 | Locus84 | Locus85 | Locus86 | Locus87 |
| Frecuencia de banda | 0.500 | 0.000 | 0.361 | 0.083 | 0.000 | 0.000 | 0.028 | 0.000 | 0.944 | 0.000 | 0.472 | 0.750 |
| p | 0.293 | 0.000 | 0.201 | 0.043 | 0.000 | 0.000 | 0.014 | 0.000 | 0.764 | 0.000 | 0.274 | 0.500 |
| q | 0.707 | 1.000 | 0.799 | 0.957 | 1.000 | 1.000 | 0.986 | 1.000 | 0.236 | 1.000 | 0.726 | 0.500 |
| He | 0.414 | 0.000 | 0.321 | 0.082 | 0.000 | 0.000 | 0.028 | 0.000 | 0.360 | 0.000 | 0.397 | 0.500 |
| | Locus91 | Locus92 | Locus93 | Locus94 | Locus95 | Locus96 | Locus97 | Locus98 | Locus99 | | | |
| Frecuencia de banda | 0.417 | 0.722 | 0.694 | 0.361 | 0.000 | 0.000 | 1.000 | 0.306 | 0.000 | | | |
| p | 0.236 | 0.473 | 0.447 | 0.201 | 0.000 | 0.000 | 1.000 | 0.167 | 0.000 | | | |
| q | 0.764 | 0.527 | 0.553 | 0.799 | 1.000 | 1.000 | 0.000 | 0.833 | 1.000 | | | |
| He | 0.361 | 0.499 | 0.494 | 0.321 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.278 | 0.000 | | | |

APENDICE 1.

Población 2, *Cylindropuntia bigelovii* var. *bigelovii*

| | | | | | | | | | | | | |
|----------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------|
| H=36 | Locus1 | Locus2 | Locus3 | Locus4 | Locus5 | Locus6 | Locus7 | Locus8 | Locus9 | Locus10 | Locus11 | I |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.250 | 0.250 | 0.000 | 0.111 | 0.000 | 0.417 | 0.000 | 0.250 | 0.000 | 0.028 | |
| p | 0.000 | 0.134 | 0.134 | 0.000 | 0.057 | 0.000 | 0.236 | 0.000 | 0.134 | 0.000 | 0.014 | |
| q | 1.000 | 0.866 | 0.866 | 1.000 | 0.943 | 1.000 | 0.764 | 1.000 | 0.866 | 1.000 | 0.986 | |
| He | 0.000 | 0.232 | 0.232 | 0.000 | 0.108 | 0.000 | 0.381 | 0.000 | 0.232 | 0.000 | 0.028 | |
| | Locus16 | Locus17 | Locus18 | Locus19 | Locus20 | Locus21 | Locus22 | Locus23 | Locus24 | Locus25 | Locus26 | I |
| Frecuencia de banda | 0.306 | 0.444 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.500 | 0.556 | |
| p | 0.167 | 0.255 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.293 | 0.333 | |
| q | 0.833 | 0.745 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.707 | 0.667 | |
| He | 0.278 | 0.380 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.414 | 0.444 | |
| | Locus31 | Locus32 | Locus33 | Locus34 | Locus35 | Locus36 | Locus37 | Locus38 | Locus39 | Locus40 | Locus41 | I |
| Frecuencia de banda | 0.611 | 0.667 | 0.917 | 0.000 | 0.944 | 0.000 | 0.222 | 0.333 | 0.000 | 0.250 | 0.139 | |
| p | 0.376 | 0.423 | 0.711 | 0.000 | 0.764 | 0.000 | 0.118 | 0.184 | 0.000 | 0.134 | 0.072 | |
| q | 0.624 | 0.577 | 0.289 | 1.000 | 0.236 | 1.000 | 0.882 | 0.816 | 1.000 | 0.866 | 0.928 | |
| He | 0.469 | 0.488 | 0.411 | 0.000 | 0.360 | 0.000 | 0.208 | 0.300 | 0.000 | 0.232 | 0.134 | |
| | Locus46 | Locus47 | Locus48 | Locus49 | Locus50 | Locus51 | Locus52 | Locus53 | Locus54 | Locus55 | Locus56 | I |
| Frecuencia de banda | 0.694 | 0.833 | 0.000 | 0.000 | 1.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 1.000 | 0.444 | 0.000 | |
| p | 0.447 | 0.592 | 0.000 | 0.000 | 1.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 1.000 | 0.255 | 0.000 | |
| q | 0.553 | 0.408 | 1.000 | 1.000 | 0.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.000 | 0.745 | 1.000 | |
| He | 0.494 | 0.483 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.380 | 0.000 | |
| | Locus61 | Locus62 | Locus63 | Locus64 | Locus65 | Locus66 | Locus67 | Locus68 | Locus69 | Locus70 | Locus71 | I |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.000 | 0.861 | 0.000 | 0.000 | 0.806 | 0.083 | 0.000 | 0.167 | 0.889 | 0.000 | |
| p | 0.000 | 0.000 | 0.627 | 0.000 | 0.000 | 0.559 | 0.043 | 0.000 | 0.087 | 0.667 | 0.000 | |
| q | 1.000 | 1.000 | 0.373 | 1.000 | 1.000 | 0.441 | 0.957 | 1.000 | 0.913 | 0.333 | 1.000 | |
| He | 0.000 | 0.000 | 0.468 | 0.000 | 0.000 | 0.493 | 0.082 | 0.000 | 0.159 | 0.444 | 0.000 | |
| | Locus76 | Locus77 | Locus78 | Locus79 | Locus80 | Locus81 | Locus82 | Locus83 | Locus84 | Locus85 | Locus86 | I |
| Frecuencia de banda | 0.806 | 0.000 | 0.056 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.194 | 0.000 | 0.972 | 0.000 | 1.000 | |
| p | 0.559 | 0.000 | 0.028 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.102 | 0.000 | 0.833 | 0.000 | 1.000 | |
| q | 0.441 | 1.000 | 0.972 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.898 | 1.000 | 0.167 | 1.000 | 0.000 | |
| He | 0.493 | 0.000 | 0.055 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.184 | 0.000 | 0.278 | 0.000 | 0.000 | |
| | Locus91 | Locus92 | Locus93 | Locus94 | Locus95 | Locus96 | Locus97 | Locus98 | Locus99 | | | |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.750 | 0.528 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.972 | 0.000 | 0.000 | | | |
| p | 0.000 | 0.500 | 0.313 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.833 | 0.000 | 0.000 | | | |
| q | 1.000 | 0.500 | 0.687 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.167 | 1.000 | 1.000 | | | |
| He | 0.000 | 0.500 | 0.430 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.278 | 0.000 | 0.000 | | | |

APENDICE 1, TABLAS DE FRECUENCIAS ALÉLICAS DE POBLACIONES DE *Cylindropuntia bigelovii* var. *bigelovii*

Población 3, *Cylindropuntia bigelovii* var. *bigelovii*

| Población 3, <i>Cylindropuntia bigelovii</i> var. <i>bigelovii</i> | | | | | | | | | | | | |
|--|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------|
| H=37 | Locus1 | Locus2 | Locus3 | Locus4 | Locus5 | Locus6 | Locus7 | Locus8 | Locus9 | Locus10 | Locus11 | I |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.054 | 0.000 | 0.081 | 0.000 | 0.000 | 0.027 | 0.135 | |
| p | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.027 | 0.000 | 0.041 | 0.000 | 0.000 | 0.014 | 0.070 | |
| q | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.973 | 1.000 | 0.959 | 1.000 | 1.000 | 0.986 | 0.930 | |
| He | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.053 | 0.000 | 0.079 | 0.000 | 0.000 | 0.027 | 0.130 | |
| | Locus16 | Locus17 | Locus18 | Locus19 | Locus20 | Locus21 | Locus22 | Locus23 | Locus24 | Locus25 | Locus26 | I |
| Frecuencia de banda | 0.054 | 0.000 | 0.054 | 0.000 | 0.459 | 0.000 | 0.108 | 0.189 | 0.054 | 0.703 | 0.514 | |
| p | 0.027 | 0.000 | 0.027 | 0.000 | 0.265 | 0.000 | 0.056 | 0.100 | 0.027 | 0.455 | 0.303 | |
| q | 0.973 | 1.000 | 0.973 | 1.000 | 0.735 | 1.000 | 0.944 | 0.900 | 0.973 | 0.545 | 0.697 | |
| He | 0.053 | 0.000 | 0.053 | 0.000 | 0.389 | 0.000 | 0.105 | 0.179 | 0.053 | 0.496 | 0.422 | |
| | Locus31 | Locus32 | Locus33 | Locus34 | Locus35 | Locus36 | Locus37 | Locus38 | Locus39 | Locus40 | Locus41 | I |
| Frecuencia de banda | 0.514 | 0.054 | 0.108 | 0.000 | 0.297 | 0.000 | 0.054 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | |
| p | 0.303 | 0.027 | 0.056 | 0.000 | 0.162 | 0.000 | 0.027 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | |
| q | 0.697 | 0.973 | 0.944 | 1.000 | 0.838 | 1.000 | 0.973 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | |
| He | 0.422 | 0.053 | 0.105 | 0.000 | 0.271 | 0.000 | 0.053 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | |
| | Locus46 | Locus47 | Locus48 | Locus49 | Locus50 | Locus51 | Locus52 | Locus53 | Locus54 | Locus55 | Locus56 | I |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.216 | 0.216 | 0.000 | 0.811 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.865 | 0.162 | 0.162 | |
| p | 0.000 | 0.115 | 0.115 | 0.000 | 0.565 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.632 | 0.085 | 0.085 | |
| q | 1.000 | 0.885 | 0.885 | 1.000 | 0.435 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.368 | 0.915 | 0.915 | |
| He | 0.000 | 0.203 | 0.203 | 0.000 | 0.492 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.465 | 0.155 | 0.155 | |
| | Locus61 | Locus62 | Locus63 | Locus64 | Locus65 | Locus66 | Locus67 | Locus68 | Locus69 | Locus70 | Locus71 | I |
| Frecuencia de banda | 0.054 | 0.000 | 0.757 | 0.000 | 0.000 | 0.216 | 0.000 | 0.000 | 0.405 | 0.459 | 0.000 | |
| p | 0.027 | 0.000 | 0.507 | 0.000 | 0.000 | 0.115 | 0.000 | 0.000 | 0.229 | 0.265 | 0.000 | |
| q | 0.973 | 1.000 | 0.493 | 1.000 | 1.000 | 0.885 | 1.000 | 1.000 | 0.771 | 0.735 | 1.000 | |
| He | 0.053 | 0.000 | 0.500 | 0.000 | 0.000 | 0.203 | 0.000 | 0.000 | 0.353 | 0.389 | 0.000 | |
| | Locus76 | Locus77 | Locus78 | Locus79 | Locus80 | Locus81 | Locus82 | Locus83 | Locus84 | Locus85 | Locus86 | I |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.351 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.054 | 0.973 | 0.000 | 0.054 | 0.757 | |
| p | 0.000 | 0.195 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.027 | 0.836 | 0.000 | 0.027 | 0.507 | |
| q | 1.000 | 0.805 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.973 | 0.164 | 1.000 | 0.973 | 0.493 | |
| He | 0.000 | 0.313 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.053 | 0.275 | 0.000 | 0.053 | 0.500 | |
| | Locus91 | Locus92 | Locus93 | Locus94 | Locus95 | Locus96 | Locus97 | Locus98 | Locus99 | | | |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.351 | 0.514 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.459 | 0.000 | 0.000 | | | |
| p | 0.000 | 0.195 | 0.303 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.265 | 0.000 | 0.000 | | | |
| q | 1.000 | 0.805 | 0.697 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.735 | 1.000 | 1.000 | | | |
| He | 0.000 | 0.313 | 0.422 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.389 | 0.000 | 0.000 | | | |

Población 4, *Cylindropuntia bigelovii* var. *bigelovii*

| | | | | | | | | | | | | |
|---------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------|
| H=38 | Locus1 | Locus2 | Locus3 | Locus4 | Locus5 | Locus6 | Locus7 | Locus8 | Locus9 | Locus10 | Locus11 | I |
| Frecuencia de banda | 0.026 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.079 | 0.026 | 0.132 | 0.000 | 0.447 | 0.000 | 0.000 | |
| p | 0.013 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.040 | 0.013 | 0.068 | 0.000 | 0.257 | 0.000 | 0.000 | |
| q | 0.987 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.960 | 0.987 | 0.932 | 1.000 | 0.743 | 1.000 | 1.000 | |
| He | 0.026 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.077 | 0.026 | 0.127 | 0.000 | 0.382 | 0.000 | 0.000 | |
| | Locus16 | Locus17 | Locus18 | Locus19 | Locus20 | Locus21 | Locus22 | Locus23 | Locus24 | Locus25 | Locus26 | I |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.474 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.447 | 0.500 | 0.132 | |
| p | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.275 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.257 | 0.293 | 0.068 | |
| q | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.725 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.743 | 0.707 | 0.932 | |
| He | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.398 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.362 | 0.414 | 0.127 | |
| | Locus31 | Locus32 | Locus33 | Locus34 | Locus35 | Locus36 | Locus37 | Locus38 | Locus39 | Locus40 | Locus41 | I |
| Frecuencia de banda | 0.105 | 0.526 | 0.526 | 0.000 | 0.526 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.368 | 0.000 | |
| p | 0.054 | 0.312 | 0.312 | 0.000 | 0.312 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.205 | 0.000 | |
| q | 0.946 | 0.688 | 0.688 | 1.000 | 0.688 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.795 | 1.000 | |
| He | 0.102 | 0.429 | 0.429 | 0.000 | 0.429 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.326 | 0.000 | |
| | Locus46 | Locus47 | Locus48 | Locus49 | Locus50 | Locus51 | Locus52 | Locus53 | Locus54 | Locus55 | Locus56 | I |
| Frecuencia de banda | 0.342 | 0.658 | 0.000 | 0.000 | 0.763 | 0.158 | 0.000 | 0.000 | 0.816 | 0.000 | 0.000 | |
| p | 0.189 | 0.415 | 0.000 | 0.000 | 0.513 | 0.082 | 0.000 | 0.000 | 0.571 | 0.000 | 0.000 | |
| q | 0.811 | 0.585 | 1.000 | 1.000 | 0.487 | 0.918 | 1.000 | 1.000 | 0.429 | 1.000 | 1.000 | |
| He | 0.306 | 0.488 | 0.000 | 0.000 | 0.500 | 0.151 | 0.000 | 0.000 | 0.490 | 0.000 | 0.000 | |
| | Locus61 | Locus62 | Locus63 | Locus64 | Locus65 | Locus66 | Locus67 | Locus68 | Locus69 | Locus70 | Locus71 | I |
| Frecuencia de banda | 0.474 | 0.395 | 0.553 | 0.000 | 0.000 | 0.500 | 0.474 | 0.447 | 0.105 | 0.579 | 0.000 | |
| p | 0.275 | 0.222 | 0.331 | 0.000 | 0.000 | 0.293 | 0.275 | 0.257 | 0.054 | 0.351 | 0.000 | |
| q | 0.725 | 0.778 | 0.669 | 1.000 | 1.000 | 0.707 | 0.725 | 0.743 | 0.946 | 0.649 | 1.000 | |
| He | 0.398 | 0.345 | 0.443 | 0.000 | 0.000 | 0.414 | 0.398 | 0.362 | 0.102 | 0.456 | 0.000 | |
| | Locus76 | Locus77 | Locus78 | Locus79 | Locus80 | Locus81 | Locus82 | Locus83 | Locus84 | Locus85 | Locus86 | I |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.000 | 0.026 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.237 | 0.000 | 0.816 | 0.000 | 0.874 | |
| p | 0.000 | 0.000 | 0.013 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.126 | 0.000 | 0.571 | 0.000 | 0.838 | |
| q | 1.000 | 1.000 | 0.987 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.874 | 1.000 | 0.429 | 1.000 | 0.162 | |
| He | 0.000 | 0.000 | 0.026 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.221 | 0.000 | 0.490 | 0.000 | 0.272 | |
| | Locus91 | Locus92 | Locus93 | Locus94 | Locus95 | Locus96 | Locus97 | Locus98 | Locus99 | | | |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.526 | 0.526 | 0.395 | 0.000 | 0.000 | 0.921 | 0.000 | 0.000 | | | |
| p | 0.000 | 0.312 | 0.312 | 0.222 | 0.000 | 0.000 | 0.719 | 0.000 | 0.000 | | | |
| q | 1.000 | 0.688 | 0.688 | 0.778 | 1.000 | 1.000 | 0.281 | 1.000 | 1.000 | | | |
| He | 0.000 | 0.429 | 0.429 | 0.345 | 0.000 | 0.000 | 0.404 | 0.000 | 0.000 | | | |

APENDICE 1, TABLAS DE FRECUENCIAS ALÉLICAS DE POBLACIONES DE *Cylindropuntia bigelovii* var. *bigelovii*

Población 5, *Cylindropuntia bigelovii* var. *ciribe*

| | | | | | | | | | | | | |
|----------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------|
| H=38 | Locus1 | Locus2 | Locus3 | Locus4 | Locus5 | Locus6 | Locus7 | Locus8 | Locus9 | Locus10 | Locus11 | I |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.184 | 0.053 | 0.000 | 0.211 | 0.079 | 0.026 | 0.105 | 0.184 | 0.000 | 0.000 | |
| p | 0.000 | 0.097 | 0.027 | 0.000 | 0.111 | 0.040 | 0.013 | 0.054 | 0.097 | 0.000 | 0.000 | |
| q | 1.000 | 0.903 | 0.973 | 1.000 | 0.889 | 0.960 | 0.987 | 0.946 | 0.903 | 1.000 | 1.000 | |
| He | 0.000 | 0.175 | 0.052 | 0.000 | 0.198 | 0.077 | 0.026 | 0.102 | 0.175 | 0.000 | 0.000 | |
| | Locus16 | Locus17 | Locus18 | Locus19 | Locus20 | Locus21 | Locus22 | Locus23 | Locus24 | Locus25 | Locus26 | I |
| Frecuencia de banda | 0.158 | 0.000 | 0.000 | 0.026 | 0.000 | 0.026 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.158 | |
| p | 0.082 | 0.000 | 0.000 | 0.013 | 0.000 | 0.013 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.082 | |
| q | 0.918 | 1.000 | 1.000 | 0.987 | 1.000 | 0.987 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.918 | |
| He | 0.151 | 0.000 | 0.000 | 0.026 | 0.000 | 0.026 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.151 | |
| | Locus31 | Locus32 | Locus33 | Locus34 | Locus35 | Locus36 | Locus37 | Locus38 | Locus39 | Locus40 | Locus41 | I |
| Frecuencia de banda | 0.211 | 0.000 | 0.868 | 0.000 | 0.921 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | |
| p | 0.111 | 0.000 | 0.637 | 0.000 | 0.719 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | |
| q | 0.889 | 1.000 | 0.363 | 1.000 | 0.281 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | |
| He | 0.198 | 0.000 | 0.462 | 0.000 | 0.404 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | |
| | Locus46 | Locus47 | Locus48 | Locus49 | Locus50 | Locus51 | Locus52 | Locus53 | Locus54 | Locus55 | Locus56 | I |
| Frecuencia de banda | 0.211 | 0.868 | 0.026 | 0.000 | 0.500 | 0.000 | 0.000 | 0.026 | 0.947 | 0.158 | 0.816 | |
| p | 0.111 | 0.637 | 0.013 | 0.000 | 0.293 | 0.000 | 0.000 | 0.013 | 0.771 | 0.082 | 0.571 | |
| q | 0.889 | 0.363 | 0.987 | 1.000 | 0.707 | 1.000 | 1.000 | 0.987 | 0.229 | 0.918 | 0.429 | |
| He | 0.198 | 0.462 | 0.026 | 0.000 | 0.414 | 0.000 | 0.000 | 0.026 | 0.354 | 0.151 | 0.490 | |
| | Locus61 | Locus62 | Locus63 | Locus64 | Locus65 | Locus66 | Locus67 | Locus68 | Locus69 | Locus70 | Locus71 | I |
| Frecuencia de banda | 0.132 | 0.000 | 0.947 | 0.000 | 0.000 | 0.763 | 0.026 | 0.000 | 0.184 | 0.737 | 0.026 | |
| p | 0.068 | 0.000 | 0.771 | 0.000 | 0.000 | 0.513 | 0.013 | 0.000 | 0.097 | 0.487 | 0.013 | |
| q | 0.932 | 1.000 | 0.229 | 1.000 | 1.000 | 0.487 | 0.987 | 1.000 | 0.903 | 0.513 | 0.987 | |
| He | 0.127 | 0.000 | 0.354 | 0.000 | 0.000 | 0.500 | 0.026 | 0.000 | 0.175 | 0.500 | 0.026 | |
| | Locus76 | Locus77 | Locus78 | Locus79 | Locus80 | Locus81 | Locus82 | Locus83 | Locus84 | Locus85 | Locus86 | I |
| Frecuencia de banda | 0.211 | 0.026 | 0.000 | 0.000 | 0.079 | 0.053 | 0.526 | 0.947 | 0.105 | 0.000 | 0.921 | |
| p | 0.111 | 0.013 | 0.000 | 0.000 | 0.040 | 0.027 | 0.312 | 0.771 | 0.054 | 0.000 | 0.719 | |
| q | 0.889 | 0.987 | 1.000 | 1.000 | 0.960 | 0.973 | 0.688 | 0.229 | 0.946 | 1.000 | 0.281 | |
| He | 0.198 | 0.026 | 0.000 | 0.000 | 0.077 | 0.052 | 0.429 | 0.354 | 0.102 | 0.000 | 0.404 | |
| | Locus91 | Locus92 | Locus93 | Locus94 | Locus95 | Locus96 | Locus97 | Locus98 | Locus99 | | | |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.237 | 0.474 | 0.026 | 0.000 | 0.000 | 0.474 | 0.000 | 0.000 | | | |
| p | 0.000 | 0.126 | 0.275 | 0.013 | 0.000 | 0.000 | 0.275 | 0.000 | 0.000 | | | |
| q | 1.000 | 0.874 | 0.725 | 0.987 | 1.000 | 1.000 | 0.725 | 1.000 | 1.000 | | | |
| He | 0.000 | 0.221 | 0.398 | 0.026 | 0.000 | 0.000 | 0.398 | 0.000 | 0.000 | | | |

Población 6, *Cylindropuntia bigelovii* var. *cinibe*

| | | | | | | | | | | | | |
|----------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------|
| H=38 | Locus1 | Locus2 | Locus3 | Locus4 | Locus5 | Locus6 | Locus7 | Locus8 | Locus9 | Locus10 | Locus11 | I |
| Frecuencia de banda | 0.447 | 0.605 | 0.000 | 0.026 | 0.711 | 0.026 | 0.263 | 0.421 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | |
| p | 0.257 | 0.372 | 0.000 | 0.013 | 0.462 | 0.013 | 0.142 | 0.239 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | |
| q | 0.743 | 0.628 | 1.000 | 0.987 | 0.538 | 0.987 | 0.858 | 0.761 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | |
| He | 0.382 | 0.467 | 0.000 | 0.026 | 0.497 | 0.026 | 0.243 | 0.364 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | |
| Frecuencia de banda | Locus16 | Locus17 | Locus18 | Locus19 | Locus20 | Locus21 | Locus22 | Locus23 | Locus24 | Locus25 | Locus26 | I |
| | 0.000 | 0.053 | 0.079 | 0.395 | 0.421 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.605 | 0.421 | 0.816 | |
| p | 0.000 | 0.027 | 0.040 | 0.222 | 0.239 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.372 | 0.239 | 0.571 | |
| q | 1.000 | 0.973 | 0.960 | 0.778 | 0.761 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.628 | 0.761 | 0.429 | |
| He | 0.000 | 0.052 | 0.077 | 0.345 | 0.364 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.467 | 0.364 | 0.490 | |
| Frecuencia de banda | Locus31 | Locus32 | Locus33 | Locus34 | Locus35 | Locus36 | Locus37 | Locus38 | Locus39 | Locus40 | Locus41 | I |
| | 0.526 | 0.553 | 0.895 | 0.000 | 0.842 | 0.000 | 0.316 | 0.000 | 0.000 | 0.421 | 0.026 | |
| p | 0.312 | 0.331 | 0.676 | 0.000 | 0.603 | 0.000 | 0.173 | 0.000 | 0.000 | 0.239 | 0.013 | |
| q | 0.688 | 0.669 | 0.324 | 1.000 | 0.397 | 1.000 | 0.827 | 1.000 | 1.000 | 0.761 | 0.987 | |
| He | 0.429 | 0.443 | 0.438 | 0.000 | 0.479 | 0.000 | 0.286 | 0.000 | 0.000 | 0.364 | 0.026 | |
| Frecuencia de banda | Locus46 | Locus47 | Locus48 | Locus49 | Locus50 | Locus51 | Locus52 | Locus53 | Locus54 | Locus55 | Locus56 | I |
| | 0.763 | 0.737 | 0.000 | 0.000 | 0.605 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 1.000 | 0.868 | 0.000 | |
| p | 0.513 | 0.487 | 0.000 | 0.000 | 0.372 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 1.000 | 0.837 | 0.000 | |
| q | 0.487 | 0.513 | 1.000 | 1.000 | 0.628 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.000 | 0.363 | 1.000 | |
| He | 0.500 | 0.500 | 0.000 | 0.000 | 0.467 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.462 | 0.000 | |
| Frecuencia de banda | Locus61 | Locus62 | Locus63 | Locus64 | Locus65 | Locus66 | Locus67 | Locus68 | Locus69 | Locus70 | Locus71 | I |
| | 0.000 | 0.000 | 0.789 | 0.000 | 0.000 | 0.789 | 0.000 | 0.000 | 0.158 | 0.789 | 0.000 | |
| p | 0.000 | 0.000 | 0.541 | 0.000 | 0.000 | 0.541 | 0.000 | 0.000 | 0.082 | 0.541 | 0.000 | |
| q | 1.000 | 1.000 | 0.459 | 1.000 | 1.000 | 0.459 | 1.000 | 1.000 | 0.918 | 0.459 | 1.000 | |
| He | 0.000 | 0.000 | 0.497 | 0.000 | 0.000 | 0.497 | 0.000 | 0.000 | 0.151 | 0.497 | 0.000 | |
| Frecuencia de banda | Locus76 | Locus77 | Locus78 | Locus79 | Locus80 | Locus81 | Locus82 | Locus83 | Locus84 | Locus85 | Locus86 | I |
| | 0.053 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.026 | 0.158 | 0.026 | 0.711 | 0.632 | 0.000 | 0.921 | |
| p | 0.027 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.013 | 0.082 | 0.013 | 0.462 | 0.393 | 0.000 | 0.719 | |
| q | 0.973 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.987 | 0.918 | 0.987 | 0.538 | 0.607 | 1.000 | 0.281 | |
| He | 0.052 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.026 | 0.151 | 0.026 | 0.497 | 0.477 | 0.000 | 0.404 | |
| Frecuencia de banda | Locus91 | Locus92 | Locus93 | Locus94 | Locus95 | Locus96 | Locus97 | Locus98 | Locus99 | | | |
| | 0.000 | 0.158 | 0.711 | 0.026 | 0.000 | 0.000 | 0.421 | 0.447 | 0.000 | | | |
| p | 0.000 | 0.082 | 0.462 | 0.013 | 0.000 | 0.000 | 0.239 | 0.257 | 0.000 | | | |
| q | 1.000 | 0.918 | 0.538 | 0.987 | 1.000 | 1.000 | 0.761 | 0.743 | 1.000 | | | |
| He | 0.000 | 0.151 | 0.497 | 0.026 | 0.000 | 0.000 | 0.364 | 0.382 | 0.000 | | | |

Población 7, *Cylindropuntia fulgida* (grupo externo)

| | | | | | | | | | | | | |
|---------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------|
| H=38 | Locus1 | Locus2 | Locus3 | Locus4 | Locus5 | Locus6 | Locus7 | Locus8 | Locus9 | Locus10 | Locus11 | I |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.105 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | |
| p | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.054 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | |
| q | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.946 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | |
| He | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.102 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | |
| | Locus16 | Locus17 | Locus18 | Locus19 | Locus20 | Locus21 | Locus22 | Locus23 | Locus24 | Locus25 | Locus26 | I |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.053 | 0.000 | 0.026 | 0.079 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.079 | 0.342 | 0.000 | |
| p | 0.000 | 0.027 | 0.000 | 0.013 | 0.040 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.040 | 0.189 | 0.000 | |
| q | 1.000 | 0.973 | 1.000 | 0.987 | 0.960 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.960 | 0.811 | 1.000 | |
| He | 0.000 | 0.052 | 0.000 | 0.026 | 0.077 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.077 | 0.306 | 0.000 | |
| | Locus31 | Locus32 | Locus33 | Locus34 | Locus35 | Locus36 | Locus37 | Locus38 | Locus39 | Locus40 | Locus41 | I |
| Frecuencia de banda | 0.632 | 0.921 | 0.447 | 0.237 | 0.079 | 0.632 | 0.026 | 0.316 | 0.632 | 0.684 | 0.000 | |
| p | 0.393 | 0.719 | 0.257 | 0.126 | 0.040 | 0.393 | 0.013 | 0.173 | 0.393 | 0.438 | 0.000 | |
| q | 0.607 | 0.281 | 0.743 | 0.874 | 0.960 | 0.607 | 0.987 | 0.827 | 0.607 | 0.562 | 1.000 | |
| He | 0.477 | 0.404 | 0.382 | 0.221 | 0.077 | 0.477 | 0.026 | 0.286 | 0.477 | 0.492 | 0.000 | |
| | Locus46 | Locus47 | Locus48 | Locus49 | Locus50 | Locus51 | Locus52 | Locus53 | Locus54 | Locus55 | Locus56 | I |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.000 | 0.211 | 0.211 | 0.079 | 0.000 | 0.447 | 0.000 | 0.868 | 0.000 | 0.000 | |
| p | 0.000 | 0.000 | 0.111 | 0.111 | 0.040 | 0.000 | 0.257 | 0.000 | 0.837 | 0.000 | 0.000 | |
| q | 1.000 | 1.000 | 0.889 | 0.889 | 0.960 | 1.000 | 0.743 | 1.000 | 0.363 | 1.000 | 1.000 | |
| He | 0.000 | 0.000 | 0.198 | 0.198 | 0.077 | 0.000 | 0.382 | 0.000 | 0.462 | 0.000 | 0.000 | |
| | Locus61 | Locus62 | Locus63 | Locus64 | Locus65 | Locus66 | Locus67 | Locus68 | Locus69 | Locus70 | Locus71 | I |
| Frecuencia de banda | 0.816 | 0.000 | 0.500 | 0.553 | 0.184 | 0.079 | 0.000 | 0.000 | 0.342 | 0.000 | 0.000 | |
| p | 0.571 | 0.000 | 0.293 | 0.331 | 0.097 | 0.040 | 0.000 | 0.000 | 0.189 | 0.000 | 0.000 | |
| q | 0.429 | 1.000 | 0.707 | 0.669 | 0.903 | 0.960 | 1.000 | 1.000 | 0.811 | 1.000 | 1.000 | |
| He | 0.490 | 0.000 | 0.414 | 0.443 | 0.175 | 0.077 | 0.000 | 0.000 | 0.306 | 0.000 | 0.000 | |
| | Locus76 | Locus77 | Locus78 | Locus79 | Locus80 | Locus81 | Locus82 | Locus83 | Locus84 | Locus85 | Locus86 | I |
| Frecuencia de banda | 0.211 | 0.053 | 0.053 | 0.105 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.053 | 0.421 | 0.053 | 0.000 | |
| p | 0.111 | 0.027 | 0.027 | 0.054 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.027 | 0.239 | 0.027 | 0.000 | |
| q | 0.889 | 0.973 | 0.973 | 0.946 | 1.000 | 1.000 | 1.000 | 0.973 | 0.761 | 0.973 | 1.000 | |
| He | 0.198 | 0.052 | 0.052 | 0.102 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 0.052 | 0.364 | 0.052 | 0.000 | |
| | Locus91 | Locus92 | Locus93 | Locus94 | Locus95 | Locus96 | Locus97 | Locus98 | Locus99 | | | |
| Frecuencia de banda | 0.000 | 0.842 | 0.342 | 0.605 | 0.289 | 0.053 | 0.553 | 0.605 | 0.789 | | | |
| p | 0.000 | 0.603 | 0.189 | 0.372 | 0.157 | 0.027 | 0.331 | 0.372 | 0.541 | | | |
| q | 1.000 | 0.397 | 0.811 | 0.628 | 0.843 | 0.973 | 0.669 | 0.628 | 0.459 | | | |
| He | 0.000 | 0.479 | 0.306 | 0.467 | 0.265 | 0.052 | 0.443 | 0.467 | 0.497 | | | |