

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE  
MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

HERENCIA DE CARACTERISTICAS DE  
HISTORIA DE VIDA EN HETEROSPERMA  
PINNATUM CAV.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE MAESTRO EN CIENCIAS  
P R E S E N T A :

JOSE ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM  
MEXICO D.F. AGOSTO 1984



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.

# I N D I C E

RESUMEN.....	2
PRESENTACION Y AGRADECIMIENTOS.....	4
INTRODUCCION.....	7
I. Enfoques de investigación en la evolución de historia de vida..	7
II. Componentes genéticos en las características de historia de v.	8
III. El Polimorfismo somático: una herramienta de investigación..	14
MATERIAL Y METODOS.....	16
I. Organismo experimental.....	16
II. Sitios de estudio.....	16
III. Diseño experimental.....	18
IV. Análisis genético.....	23
RESULTADOS: COMPARACIONES ENTRE POBLACIONES.....	24
I. Aspectos morfológicos.....	24
II. Germinación, reproducción y sobrevivencia.....	27
III. Polinización y sistemas reproductivos.....	34
DISCUSION: COMPARACIONES ENTRE POBLACIONES.....	38
RESULTADOS: ANALISIS GENETICO.....	42
I. Componentes de la variancia: análisis de las familias.....	42
II. Componentes de la variancia: análisis de las Poblaciones.....	45
III. Correlaciones genéticas entre características.....	49
DISCUSION: ANALISIS GENETICO.....	55
CONCLUSIONES.....	62
CONSIDERACIONES FINALES.....	64
BIBLIOGRAFIA.....	66
APENDICE I.....	73
I. Cálculo del coeficiente de correlación intraclase.....	73
II. Cálculo de la variancia del coeficiente de corr. intraclase..	74
III. Cálculo de la heredabilidad.....	74
APENDICE II.....	76
I. Cambio en las características de las cabezuelas en el tiempo..	76

## R E S U M E N

Bórquez, R. 1984. Herencia de características de historia de vida en Heterosperma Pinnatum Cav. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

El estudio de las estrategias de ciclo de vida, es un enfoque muy apropiado para conocer los procesos evolutivos últimos en poblaciones naturales. Sin embargo, si se habla de evolución de una cierta característica, se tiene que suponer que esta cambió en función directa de su variabilidad genética y de las correlaciones genéticas con otras características.

En este trabajo se presenta evidencia del control genético en diferentes características de historia de vida en una planta anual con polimorfismo en sus achenios. También se presentan evidencias del comportamiento demográfico diferencial de los diversos tipos de achenio en condiciones naturales.

La parte medular del trabajo, comprendió el análisis genético de 21 características morfológicas de plántulas, plantas adultas y cabezuelas y achenios en 6 poblaciones silvestres crecidas en condiciones controladas. Además se tomaron datos de germinación, eficiencia reproductiva y fenología. Se encontraron diferencias significativas entre poblaciones para la mayoría de las características estudiadas. En algunas poblaciones, por ejemplo, las plantas adultas presentan una baja estatura y un gran número de ramificaciones, mientras que en otras, se presentan plantas altas y poco ramificadas. Las características de achenios y cabezuelas resultaron también diferentes entre poblaciones en la mayoría de los casos. Por ejemplo, la proporción de achenios con aristas varía desde el 8% al 68%.

El hecho de que existan diferencias fenotípicas entre poblaciones en un ambiente controlado, es una indicación de control genético sobre tal característica. Sin embargo, esta no es la medida adecuada de variación genética. Para evaluar los componentes genéticos de cada característica se usaron dos técnicas diferentes: i) regresiones entre las características de los padres y los hijos, de tal forma que la pendiente de regresión ( $b$ ) es un estimador de heredabilidad, ii) análisis de los componentes de la variancia, para separar las fuentes de variación en variancia dentro y entre familias y calcular posteriormente el coeficiente de variación intraclase ( $t$ ). Este último es una medida independiente de control genético sobre una

característica. La gran mayoría de las características analizadas presenta componentes de variación genética, tanto en el caso de  $b$  como de  $t$ . Así, por ejemplo, en una población la característica porcentaje de achenios con aristas, presenta valores de  $b$  y  $t$  hasta de 0.84. Esto indica un alto grado de control genético. Sin embargo, en otra población, la misma característica no presenta una heredabilidad diferente de 0.

Existen correlaciones genéticas entre características, de tal manera que aún cuando se evidencie la existencia de variación genética, la estructura de variancia-covariancia excluye la posibilidad de cambio evolutivo en ciertas direcciones. Por ejemplo, no es posible seleccionar un mayor número de achenios por cabezuela y un mayor número de achenios elongados y cilíndricos.

Finalmente, se discuten las consecuencias de un determinado régimen de selección, con los valores de control genético y las observaciones del comportamiento demográfico de los achenios en el campo.

## PRESENTACION Y AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es parte de un Proyecto de investigación sobre la biología evolutiva de una Planta anual de la familia Compositae, *Heterosperma Pinnatum* Cav. El objetivo de este Proyecto es el de explorar la evolución de las características de historia de vida al nivel intraespecífico, mediante la utilización del Polimorfismo somático de achenios. *H. Pinnatum* Presenta un marcado Polimorfismo en la estructura y función de sus achenios y esto la convierte en un sujeto muy apropiado para el estudio de la evolución de las características de historia de vida, pues se puede estudiar fácilmente la conducta y variabilidad de los Propágulos. De esto, surgen 3 Preguntas: 1) Cuáles son las consecuencias ecológicas y evolutivas de ser algún tipo de achenio respecto a dispersión, germinación, sobrevivencia y reproducción?, 2) Los individuos que producen Proporciones mayores de un tipo específico de achenio, son genéticamente diferentes de aquellos que producen otras Proporciones de tipos de achenios?, 3) si existen diferencias ecológicas dentro y entre Poblaciones, las diferencias en adecuación reflejan el efecto de la selección natural sobre las características de historia de vida?

Dentro del Proyecto General, este trabajo contempla el estudio de las consecuencias de ser algún tipo de achenio y la evaluación de los componentes genéticos de la variación fenotípica de características de los achenios. Respondidas las Preguntas 1 y 2, será posible explorar el Punto 3 y sus consecuencias en una investigación posterior.

El trabajo presenta dos secciones generales artificialmente diferenciadas. En la Primera, se tratan los resultados de variación fenotípica entre Poblaciones crecidas en un ambiente común y se presentan evidencias de campo que ilustran el comportamiento de las características en condiciones naturales. En la segunda sección, se presentan los valores de heredabilidad y correlación genética para las diferentes características estudiadas. La división es artificial pues se muestra evidencia comparativa de variación en dos niveles distintos a partir del mismo juego de datos. La única diferencia relevante, es el hecho de que con los datos genéticos se puede hablar de evolución y con los datos fenotípicos es posible tan solo hablar de variación.

Me hubiese gustado mucho poder escribir una Presentación como la de RaPaPort (1975), se que es imposible. Un trabajo puramente académico no existe o no debería existir. Durante el desarrollo de este trabajo conté con el apoyo y ayuda de

muchas personas, principalmente del Laboratorio de Ecología del Instituto de Biología, UNAM. Gracias a todos ellos.

Las discusiones con mi asesor, Larry Venable, aunque fueron por lo general acaloradas y de corte pugilístico, generaron muchas de las ideas contenidas en este trabajo. Su asesoría y enseñanzas en el campo y laboratorio (y en la computadora), resultaron formativamente más importantes que la suma de muchos de los cursos que tuve que tomar para ser Biólogo o aspirar a M. en C.

El constante apoyo del Dr. José Sarukhán K., tanto en el aspecto de formación académica, como en la obtención de recursos y facilidades para salir al campo, hizo posible este trabajo.

Conseguir siete (que es un número cabalístico) Sinodales con grado de M. en C. en adelante, es difícil, pero conseguir siete buenos Sinodales es casi imposible. Este es un punto bueno para mí, pues lo logré. José Sarukhán K., Rodolfo Dirzo M., Antonio Lot H., Fernando Chiang C. y Carlos Vázquez Y. hicieron una revisión por demás minuciosa y localizaron errores que nunca habría sospechado. Si los lectores encuentran errores (y seguro los encontrarán), les aseguro que fueron comentados por alguno de los Sinodales. Por las prisas de última hora no se coló la corrección al texto. Daniel Piñero D. aunque negara cualquier participación, fungió como co-asesor en esta tesis. A él le debo dirección y muchos consejos cuando estos se requerían. Su revisión fue muy rigurosa y divertida.

Manuel Gonzalez B. siempre me brindó una mano cuando la veleidosa computadora decidía no trabajar. Un "file", un programa o alguna corrida de SPSS que funcionaban mal fueron siempre curados por Manuel y Roberto Ochoa M. A pesar de todo, el programa de SPSS tiene limitaciones. Juan Corona, Director del Centro Científico IBM, nos dio su tiempo y facilitó las instalaciones del Centro para efectuar algunos análisis.

El Sr. Inocencio Monroy, colectó en mi ausencia un gran número de cabezuelas y en los resultados consta que lo hizo bien. Luis Equiarte F. realizó su Servicio Social, tipificando cabezuelas de *H. pinnatum* entre otras cosas. Les aseguro que es una muy divertida y estimulante tarea. Junto con Luis, Carlos Martínez del Río participó en numerosas discusiones, que aunque ni ellos mismos lo crean, arrojaron luz sobre los puntos oscuros. Angelina, mi esposa, siempre me ayudó a sacar este trabajo, sus discusiones y ayuda de campo y laboratorio son invaluables.

Lalo Morales, Francisco Espinosa, Osvaldo Fernández y Gabriela Corral, estudiaron otros aspectos de la biología de *H. pinnatum*, sus datos y comentarios, aclararon dudas y permitieron inferir posibles experimentos. El Sr. Enrique

Portilla me ayudo durante el transplante y colecta de las cabezuelas. Las colillas y etiquetas en sanscrito ritual en las bolsas de colecta, añadieron un poco de varianza ambiental al experimento.

Los seminarios sobre evolución de historia de vida con Bashe Zagorín, Beatriz Córdoba, Francisco Molina, Luis Eguiarte, Lalo Morales y Larry Venable, fomentaron la discusión y comprensión de ideas que me parecían complejas. Las reuniones del Club de Tobi (cuyos integrantes son notoriamente conocidos) trajeron de nuevo la obscuridad a las ideas mas claras.

El Maestro Nicolás Aguilera y Julia Flores de la Comisión de Estudios Superiores y La División de Estudios Superiores de la Facultad de Ciencias, hicieron siempre lo posible para salvar los obstáculos burocráticos que se interponen en la vida de un estudiante. Gloria, Verónica, Cecilia, Ma. Teresa y Ma. Esther siempre brindaron una mano amiga en estos mismos menesteres. A todos ellos, gracias.

Este trabajo se llevó a cabo con el apoyo de una beca de maestría del Programa de Superación del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México y posteriormente de una beca de investigación del convenio UNAM-CONACYT. Agradezco al Lic. Javier Romero y Fuentes su atención siempre directa y eficaz durante el tiempo que gocé de esta última beca.



## INTRODUCCION

### I. ENFOQUES DE INVESTIGACION EN LA EVOLUCION DE HISTORIAS DE VIDA

Los estudios de evolución de características de historia de vida, Pretenden explicar la variación en las características que maximizan la sobrevivencia y reproducción de la Progenie. A Partir de los trabajos de R. Fisher (Principalmente Fisher, 1930), se vislumbra la importancia de los estudios de evolución de las características de historia de vida; dos trabajos muy relevantes 10 y 20 años después, marcan importantes contribuciones en este campo. Salisbury (1942) Por un lado, contribuye con datos empíricos que conforman Patrones Generales y Cole (1954) Genera modelos teóricos que definen los conceptos de tácticas y estrategias de ciclo de vida. No es sino hasta los años sesentas cuando se empiezan a investigar intensamente Patrones Generales y modelos teóricos que expliquen la conducta de las características reproductivas de las Poblaciones e individuos (P. e.J. Williams, 1966; MacArthur y Wilson, 1967).

En esta línea, en general se han desarrollado tres enfoques básicos de investigación:

1) Construcción de modelos de carácter teórico que a Partir de suposiciones simples Predisan situaciones Particulares contrastables en la realidad. La teoría de selección "r y K" (MacArthur y Wilson, 1967; Pianka, 1970) y la teoría del esfuerzo reproductivo óptimo en medios ambientes heterogéneos (Schaffer, 1974) son ejemplos de este enfoque. En el Primer caso el modelo Predice que Poblaciones con altos niveles de mortalidad denso-independiente, fluctuaciones violentas en la densidad o eventos repetidos de colonización, evolucionarán a una combinación de características tales como: un mayor esfuerzo reproductivo, mayor tamaño de camada y maduración mas temprana respecto a Poblaciones con regulación denso-dependiente. En el segundo caso el modelo supone variación ambiental tanto en espacio como en tiempo, llegando a conclusiones mas complejas y en algunos aspectos conflictivas con la teoría "r y K" (Stearns, 1976).

2) Los otros dos enfoques Para abordar la evolución de ciclos vitales son de carácter empírico y han seguido dos caminos divergentes: i) la búsqueda de Patrones Generales basados en la comparación estática entre las especies existentes en un hábitat Particular; suponiendo que las

condiciones ambientales actuales reflejan las condiciones bajo las cuales evolucionaron (Salisbury, 1942; Baker, 1974), ii) el estudio de las características demográficas y morfológicas al nivel interespecífico en diferentes hábitats y por lo tanto el cambio en las características de historia de vida para un cambio ambiental determinado (p. ej. Abrahamson y Gadgil, 1973; Wilbur, 1976; Hickman, 1975). Estos últimos casos han sido criticados por Stearns (1976, 1980) quien sustenta que los datos obtenidos presentan correlaciones subyacentes y se basan en interpretaciones post facto. Los estudios de variación intraspecífica permiten evitar los problemas asociados a medidas correlativas debidos a ascendencia común o a efectos históricos ("evolutionary constraints"). Un ejemplo de este tipo de estudio son los resultados encontrados por Solbrig y Simpson (1974, 1977) en un experimento de competencia entre diferentes biotipos (polimorfismo en enzimas) de diente de león (Taraxacum officinale). Sus experimentos sugieren que en áreas de alta perturbación se seleccionan aquellos genotipos con un alto gasto reproductivo y reproducción temprana, mientras que lo opuesto sucede en condiciones de alta competencia y baja perturbación. Estos resultados son consistentes con la teoría de estrategias "r" y "K".

## II. COMPONENTES GENÉTICOS EN LAS CARACTERÍSTICAS DE HISTORIA DE VIDA

El conocer la heredabilidad ( $h^2$ ) de una característica nos dará una idea de la importancia del componente genético respecto al componente ambiental de la variancia fenotípica. La heredabilidad no nos dirá que proporción de una característica estará codificada por los genes, y que proporción por el ambiente. El concepto de heredabilidad se deriva de un cociente de variancias, esto es, que proporción de la variancia fenotípica es genética. La variancia fenotípica es la suma de las variancias genética y ambiental, de esto se desprende que la heredabilidad es una medida dependiente del ambiente, pues la componente de variancia ambiental cambiará en diferentes medios. Si conocemos la heredabilidad de una característica y suponemos que no existen fenómenos epistáticos o de lisamiento genético, podemos entonces predecir el curso que la población seguirá (en el medio donde se estimó la  $h^2$ ) bajo un cierto régimen de selección (Falconer, 1960; Hartl, 1980). La heredabilidad se puede estimar de dos formas diferentes; la heredabilidad en el sentido angosto, la cual excluye de la variación genética los componentes de variación genética de dominancia y de interacción, restando tan solo la variancia genética aditiva, y la heredabilidad en el sentido amplio, que incluye toda la variación genética en la estimación. Esta última medida resulta inexacta, pues al no conocer las contribuciones proporcionales de cada componente genético, las predicciones

las Predicciones de cambio bajo selección Pierden fuerza, aunque Hartl (1980) indica que el conocer la heredabilidad en el sentido amplio, muestra la existencia de componentes genéticos en la variación fenotípica.

Mucho se ha discutido respecto a la evaluación de los componentes genéticos que determinan la expresión de una cierta característica de historia de vida en una Población natural. Los Primeros estudios bien documentados de variación ecotípica fueron realizados mediante la técnica de trasplantes (Turesson, 1925, 1930; Clausen et al., 1940, 1947). En general las evaluaciones se han realizado en ambientes mas o menos controlados como invernaderos (Hickman, 1975; Antlfinger, 1981), cámaras de crecimiento (Primack y Antonovics, 1981, 1982) o trasplantes a lotes experimentales (Clausen et al., 1940). Algunos trabajos se han realizado en condiciones naturales con todas las interacciones a las que son sujetos los organismos (Primack y Antonovics, 1981), Pero cubriendo solo una estación reproductiva, lo cual representa solo una fracción de la heterogeneidad ambiental posible. Finalmente, ningún estudio se ha realizado en el campo durante varias estaciones de crecimiento, de tal manera que se cubra un espectro de condiciones temporales cambiantes. Los cambios ambientales entre una y otra época de crecimiento, seguramente afectan la estructura genética de una Población de organismos anuales.

Muy Pocos trabajos ecológicos en Plantas muestran que las características estudiadas Presentan componentes de variación genética. Sin embargo, la evaluación de los componentes de la variación y covariación entre características, debe ser siempre un Prerrequisito Para hablar formalmente de evolución de características de historia de vida. Venable (1984) en una revisión de las investigaciones respecto a la naturaleza de la variación de las características de historia de vida, encuentra que existen datos Para una variedad de características que Pueden afectar la adecuación. Sin embargo, estos Proviene de una Pequeñísima fracción de los trabajos que tratan aspectos de evolución de historia de vida. Del análisis de la Tabla 1, es notable la variación en los valores del coeficiente de correlación intraclase ( $t$ ) o de la heredabilidad ( $h^2$ ), los cuales en la mayoría de los casos Presentan valores muy altos (una heredabilidad de 0.25 o más, se considera alta en la literatura), contrastantes con los esperados Para características estrechamente asociadas a componentes de adecuación. En la Tabla 1 también es notable la variación en las técnicas utilizadas, las cuales van desde trasplante en lotes experimentales, hasta cruza controladas. Los diseños experimentales Por otro lado, comprenden desde el análisis de familias de hermanos completos, hasta regresiones Padres-hijos.

Aunque el caso más común de herencia de las características de historia de vida es la herencia

Tabla 1.

Algunos ejemplos de variación intraespecífica en diferentes características de historia de vida. Se muestran los valores del coeficiente de correlación intraclase (t) o de heredabilidad (h<sup>2</sup>). Modificado de Venable (1984).

ESPECIE Y TECNICA DE ESTIMACION	CARACTERISTICA	GRADO DE CONTROL GENETICO VS AMBIENTAL
<u>Phlox drummondii</u>	Germinación Sobrevivencia	t=0.51, 0.59, 0.43, 0.21, 0.23 t=0, 0, 0, 0, 0.19, 0.30, 0, 0,
Intrapoblacional Transplantes recíprocos	Fecundidad	0, 0, 0.35, 0.24, 0.21, 0.30 t=0.56, 0.52, 0.33, 0, 0, 0,
Schmidt (1982)	Tasa finita de incremento	0, 0, 0, 0.48, 0.43, 0.11, 0, 0, 0 t=0.74, 0.33, 0.14, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0.58, 0.28 0, 0, 0, 0
<u>Oryza perennis</u> Interpoblacional (anuales, perennes y formas intermedias). Oka (1976)	Sobrevivencia de adultos y de plántulas	t=0.37 t=0.30
<u>Veronica peregrina</u> Linhart (1974)	Altura, germina- ción total Semillas/planta, peso de semillas, edad a la floración, No. de ramas/planta, porcentaje de biomasa vegetativa, biomasa total, tasa de germina- ción	N.S.  Componentes genéticos
Intrapoblacional, individuos centrales vs periféricos. Invernadero		
<u>Taraxacum officinale</u> Invernadero y trans- plantes en jardín Solbrig y Simpson (1974)	Habilidad competitiva Producción de semillas	Componentes genéticos

Tabla 1. (continuación).

ESPECIE Y TECNICA DE ESTIMACION	CARACTERISTICA	GRADO DE CONTROL GENETICO VS AMBIENTAL
<u>Plantago lanceolata</u> Intrapoblacional Transplante recíproco Antonovics y Primack (1982)	Sobrevivencia Crecimiento Fecundidad	t=0 t=0 t=0
<u>Plantago lanceolata</u> Intrapoblacional Cámara de crecimiento Primack y Antonovics (1981)	Infloresc/planta Capsulas/infloresc. Semillas/capsula Peso de semillas Rendimiento	h2=0.49 h2=0.56 h2=0 h2=0 h2=0.44
<u>Poa annua</u> Intrapoblacional Transplante en jardín Law et al (1977)	Edad prereproductiva Diámetro de la planta Reproducción edad- específica	t=0.48 t=0.25 t=0.05-0.26
<u>Arabidopsis thaliana</u> Intrapoblacional transplante en jardín Jones (1971)	Tiempo de floracion Anchura de roseta Altura de planta	t=0.72 t=0.26 t=0.17
<u>Arabidopsis thaliana</u> Interpoblacional Transplante en jardín Jones (1971)	Tiempo de floracion Anchura de roseta Altura de planta	t=0.61 t=0.79 t=0.59
<u>Avena fatua</u> Intrapoblacional Transplantes en jardín Imam y Allard (1965)	Edad a la floracion Número de renuevos Altura Número de semillas	t=0.75, 0.69, 0.49, 0.33, 0.44, 0.40 t=0.34, 0.15, 0.27 t=0.22, 0.58, 0.46, 0.61, 0.50 t=0, 0, 0.28

Tabla 1. (continuación).

ESPECIE Y TECNICA DE ESTIMACION	CARACTERISTICA	GRADO DE CONTROL GENETICO VS AMBIENTAL
<u>Senecio vulgaris</u> Intrapoblacional transplante recíproco Abbott (1976)	Altura	t=0.13-0.57
	No. de ramas	t=0.08-0.24
	Longitud de hojas	t=0.33-0.37
	Peso seco de los edad a la floración	t=0.26-0.46
	Longitud de tallo	t=0.00-0.62
	Long. de la 4a. rama	t=0.15-0.65
	Long. del tallo basal	t=0.15-0.58
	t=0.10-0.59	
<u>Trifolium repens</u>  Invernadero Intrapoblacional Burdon (1980)	Peso seco total, peso seco de los renuevos, relación peso seco de los renuevos-peso seco de la raíz, tasa de cre- cimiento de los estolo- nes, No. de cabezuelas, flores/ cabezuela	t=0.11-0.81
<u>Papaver dubium</u> Intrapoblacional Jardín, Arthur et al (1973)	Germinación	h2=0.00
<u>Avena fatua</u> Intrapoblacional (4 pobl.), Jana y Naylor(1980)	Latencia	h2=0.50
<u>Sinapsis arvensis</u> Intrapoblacional Witcombe y Whittington (1972)	Latencia	h2=0.13

Poligénica, Tauber y Tauber (1982) encontraron que un Par de loci controlaba la expresión de las respuestas reproductivas asociadas al fotoperiodo en *Chrysopa* (Insecta), "las cuales limitan severamente la reproducción". Aparentemente el caso del control de una determinada característica por pocos genes es relativamente rara en especies animales. Sin embargo, Gottlieb (1984) recopila evidencia de determinación por muy pocos loci en características de plantas asociadas a la historia de vida. Independientemente del número de genes involucrados, si conocemos las determinantes genéticas subsyacentes a una característica particular, se puede estimar la magnitud del cambio evolutivo involucrado bajo un determinado régimen evolutivo. Los datos fenotípicos adquieren una nueva dimensión al incorporar validez a las predicciones del cambio en una situación particular (Istock, 1982; Dingle et al, 1977).

El conocer la heredabilidad no basta para predecir el cambio selectivo. Darwin, se enfrentó a estos problemas con pocas herramientas y aguda mentalidad al hablar de los fenómenos de selección artificial y encontrar correlaciones genéticas, las cuales se evidenciaban al modificar inadvertidamente otras características, debido a las misteriosas leyes de la correlación ("Hence, if man goes on selecting, and thus augmenting, any peculiarity, he will almost certainly unconsciously modify other parts of the structure, owing to the mysterious laws of the correlation of growth"; Darwin, 1860, Cap. I, p. 18). El hecho de conocer la variación en una característica y calcular su valor de heredabilidad no es la única componente predictiva del cambio evolutivo sino que, como ha notado Arnold (1981a), lo que necesitamos conocer es la estructura de covariancias genéticas entre características, dado que existen fenómenos de epistasia y de ligamiento (ver también Atchley et al., 1981). Finalmente, es extremadamente importante destacar la relevancia de los efectos genéticos antes de desarrollar una teoría completa de evolución de historia de vida (Stearns, 1976, 1980; Istock, 1982).

El teorema central de la selección conduce al hecho de que si una característica es muy importante en la adecuación, un cierto genotipo se fija rápidamente en la población, de tal forma, que en general se puede predecir que las características asociadas a la adecuación, presentan poca variabilidad genética aditiva (Fisher, 1958). Esta afirmación ha probado ser cierta en condiciones experimentales con organismos de muy diferentes taxa (principalmente especies domesticadas; ver p. ej. Falconer, 1960 p. 150). Sin embargo, puede surgir una aparente contradicción cuando encontramos variación genética aditiva en características estrechamente asociadas a la adecuación. Esto puede explicarse suponiendo heterogeneidad ambiental. La interacción entre las características de historia de vida, la variación debida a efectos genéticos y el ambiente, conduce a la fusión de la genética y la ecología de poblaciones.

### III. EL POLIMORFISMO SOMÁTICO DE SEMILLAS: UNA HERRAMIENTA PARA INVESTIGAR LA VARIACION AL NIVEL INTRAESPECIFICO

Las semillas y su conducta en el ambiente son componentes importantes de la adecuación. Diferencias en la forma, tamaño, latencia y dispersión, tienen consecuencias relevantes en la dinámica poblacional. Sin embargo, para explorar el valor adaptativo de la conducta de las semillas, se precisa que exista variación en este nivel. Una fuente obvia de variación es el Polimorfismo somático de las semillas. El Polimorfismo somático es especialmente útil pues la variación en conducta ecológica puede ser distinguida al nivel morfológico, y por lo tanto, la hace susceptible de manejo experimental. Otras ventajas de este Polimorfismo es que la variación funcional es generalmente mayor que en semillas monomórficas y que se evitan problemas de correlaciones ocultas de diseño, como sería el caso de estudios interpopulacionales. Finalmente, el Polimorfismo (y no solo el de semillas) puede variar entre individuos y poblaciones, por lo que se pueden abordar aspectos de microdiferenciación (Wright, 1969).

Diferentes estudios han analizado las consecuencias ecológicas del Polimorfismo de semillas. Se han mostrado diferentes patrones conductuales como: i) la existencia de diferencias en dispersión entre los morfos (ver por ejemplo Willson, 1983), ii) que la latencia es mucho mayor en algunos morfos (ver por ejemplo Baskin y Baskin, 1976) iii) que las plantas provenientes de semillas morfológicamente distintas, presentan una dinámica demográfica diferente (Venable y Levin, 1985b). Las plantas con Polimorfismo en las semillas resultan muy adecuados sujetos experimentales para estudiar la variación en las características de ciclo de vida a nivel intraespecífico, pues se pueden investigar, por ejemplo, las consecuencias evolutivas de producir una cierta proporción de cada tipo de morfo. La variación en la morfología y la demografía es en estos casos, directamente interpolable en términos de adecuación, siempre y cuando se muestre que existe una componente de variación genética en la variación fenotípica de las características. El potencial de evolución de un cierto fenotipo dependerá de la importancia de los componentes genéticos y la estructura de correlaciones genéticas entre características. Así, se ha sugerido que por el Polimorfismo de semillas se incrementa la adecuación promedio de poblaciones que habitan ambientes heterogéneos, ya que los diferentes morfos presentan diferentes óptimos adaptativos (Stebbins, 1974).

Venable y Levin (1985a, 1985b) presentan una amplia



discusión de las consecuencias en la dinámica Poblacional del Polimorfismo de semillas, reconociendo Para Heterotheca latifolia dos estrategias definidas de dispersión, germinación y longevidad. La estrategia "Prudente", representada por los achenios de los rayos, los cuales muestran germinación escasa, baja dispersión, grandes bancos de semillas y elevada longevidad. La estrategia "oportunistista" por otro lado, se presenta en los achenios del disco los cuales reúnen características opuestas a los achenios de los rayos. Si el medio es muy heterogéneo en tiempo y/o en espacio, resulta favorecida la producción de varios tipos de achenios más que la producción de un achenio monomórfico. Sin embargo, en este estudio no se presentan valores de heredabilidad o correlación intraclase que muestren variación genética en las características estudiadas.

Una planta que reúne los requisitos de presentar Polimorfismo en la forma de los achenios y ser fácilmente manejable tanto en el campo como en condiciones experimentales es Heterosperma pinnatum Cav. (Compositae). Se eligió este organismo, para estudiar por un lado las consecuencias ecológicas de ser algún morfo en particular y por otro lado, explorar la base genética de la variación fenotípica. Posteriormente, se podrán evaluar las consecuencias evolutivas de un cierto régimen de selección y explicar el porque diferentes poblaciones presentan diferentes grados de Polimorfismo.

## MATERIAL Y METODOS

### I. ORGANISMO EXPERIMENTAL

*Heterosperma pinnatum* Cav. (Compositae), es una planta herbácea anual que presenta una extensa área de distribución, la cual se extiende desde el sudoeste de los Estados Unidos de Norteamérica hasta Centroamérica. Los sitios donde comúnmente se le encuentra son áreas que han sufrido de perturbación, encontrándose comúnmente como ruderal y en algunos casos como arvense (Espinoza, 1979). Los sitios donde ocurre como parte de la vegetación natural, son áreas de malpais y pedregales sujetos a sucesión primaria.

*H. pinnatum* como su nombre genérico lo indica presenta polimorfismo somático en los frutos, de tal manera que en una misma cabezuela encontramos achenios que van desde comprimidos y oblongos carentes de aristas, hasta elongados-cilíndricos con aristas muy conspicuas. Para propósitos de análisis se decidió dividir el espectro de variación morfológica continua en 3 categorías arbitrarias de tamaño y forma: i) achenios de tipo "P", que agrupan a los frutos comprimido-oblongos, generalmente carentes de aristas, que se encuentran en la periferia de la cabezuela, ii) achenios tipo "C", categoría que agrupa a los frutos alargados semicilíndricos, generalmente con 2 aristas conspicuas y denticulos en el rostro, ocupan la porción central de la cabezuela, iii) achenios tipo "I", los cuales presentan características intermedias y se encuentran también en la parte intermedia de la cabezuela (Ver Figura 3 en el capítulo de resultados). Dos categorías más agrupan a los achenios en 2 clases: con y sin aristas.

### II. SITIOS DE ESTUDIO

A partir de una exploración extensiva de las poblaciones presentes en el Altiplano Central de México, se eligieron 7 poblaciones localizadas en un área relativamente pequeña (Figura 1). En éstas, está representado un amplio rango de la variación morfológica en la composición de achenios en cada cabezuela. Las poblaciones seleccionadas fueron:

1) Golondrinas. Localizada en las cercanías del poblado de Alfajayucan, Hgo. La vegetación natural es un matorral

xerófilo con Mertillocactus Geometrizans, Yucca sp. y Stenocereus sp. en los lomeríos; y cultivos de maíz y frijol en los valles. La cobertura del componente herbáceo de la vegetación es escasa, lo mismo que su estatura, por lo que H. Pinnatum crece en espacios más o menos abiertos.

2) Tula. En este sitio existe evidencia de un intenso uso de la tierra desde épocas Precolombinas, esto se refuerza por la proximidad de las importantes ruinas Toltecas de Tula, Hgo. Poco resta de la vegetación original, en los lugares no cultivados pueden encontrarse algunos Pirus (Schinus molle) y acacias dentro de un matorral más o menos seco, en el que se presentan algunas cactáceas entre las que destaca Opuntia spp. El estrato herbáceo es muy similar al encontrado en el sitio Golondrinas.

3) San Bartolo. En este lugar localizado al norte del Distrito Federal, en el estado de México, se practica la agricultura intensiva, por lo que poco resta de la vegetación original. H. Pinnatum crece en condiciones de muy escasa cobertura herbácea, debajo de barreras de viento compuestas por Eucalyptus globulus.

4) Huichapan. Localizado en las cercanías del poblado del mismo nombre en el estado de Hidalgo. La vegetación natural es muy similar al sitio Golondrinas. En general desde un punto de vista cualitativo la cobertura y altura del estrato herbáceo es mayor en este sitio que en el sitio Golondrinas.

5) Zitácuaro. Localizado a 9 km de la ciudad del mismo nombre en el estado de Michoacán. El bosque de pino encino y el bosque tropical caducifolio son característicos de esta región. H. Pinnatum rara vez crece cerca del bosque y es muy común encontrarla en condiciones de muy alta perturbación como arvense y ruderal. Invariablemente está rodeada de un elevado y denso estrato herbáceo junto con Cosmos bipinnatus y Tithonia tubaeformis.

6) Mirador. Localizada al norte del lago de Chapala, en las afueras de la ciudad de Guadalajara, Jal. Característicamente, la vegetación donde crece H. Pinnatum es un matorral bajo con una densa cobertura herbácea. La vegetación en las áreas vecinas es un bosque tropical caducifolio, el cual está bien desarrollado en las cañadas. Las especies arbóreas dominantes son: Acacia spp., Ipomoea sp. y Montanoa spp.

7) Un sitio más que no entró en el análisis genético, pero del cual se obtuvieron datos de germinación, sobrevivencia y reproducción de los diferentes tipos de ajuenios en condiciones naturales, fue el sitio Tlalnepantla. Este sitio se localiza a un kilómetro del poblado del mismo nombre, en el estado de Morelos. La vegetación predominante es un bosque de transición, de pino-encino a bosque tropical

caducifolio. *H. Pinnatum* crece a las orillas de la carretera y en zonas abiertas amplias con cobertura arbórea nula y cobertura herbácea muy heterogénea.

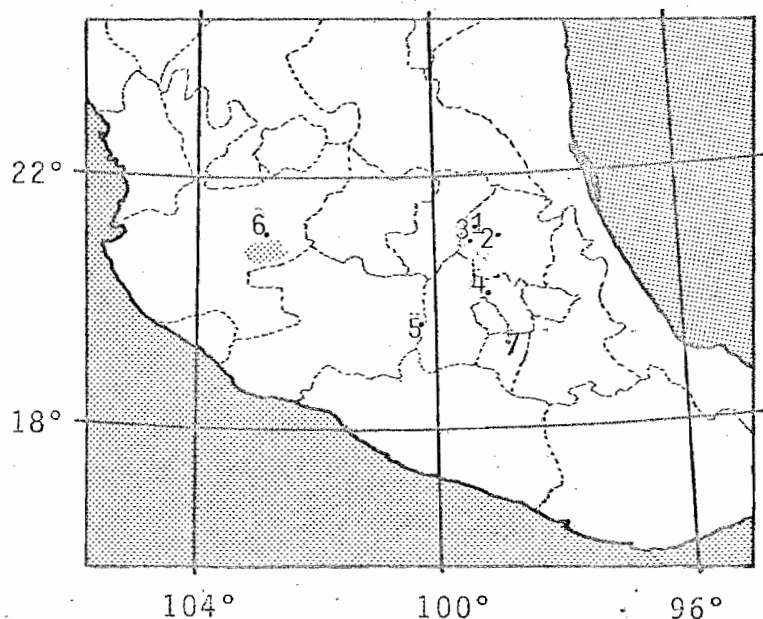


Figura 1. Localización geográfica de las poblaciones sujetas a estudio. 1= Golondrinas; 2= Tula; 3= Huichapan; 4= San Bartolo; 5= Zitácuaro; 6= Mirador; 7= Tlalnepantla.

La localización geográfica, la altitud, la vegetación y la Precipitación en los diferentes sitios se muestra en la Tabla 2. Un arreglo ordinal de menor a mayor cobertura del estrato herbáceo en cada uno de los sitios sujetos al análisis genético, sería el siguiente: Golondrinas, Tula, San Bartolo, Huichapan, Zitácuaro y Mirador. Este orden también refleja condiciones diferentes de humedad durante la época de germinación y crecimiento; desde el sitio más xérico (Golondrinas) hasta los más mésicos (Mirador y Zitácuaro).

### III. DISEÑO EXPERIMENTAL

Ya que *H. Pinnatum* es una planta autógena con flores muy pequeñas y agrupadas, las técnicas de cruces controladas y análisis de dialelos (ver Mather y Jinks, 1971 y Lawrence, 1965) resultan difíciles y extremadamente laboriosas de llevar a cabo. Por esto, se decidió recurrir a técnicas más generales de genética cuantitativa para analizar los componentes genéticos de la variación.

Durante el verano de 1980, de cada una de las poblaciones se seleccionaron 40 individuos, de los cuales se colectó una cabezuela completa. Las cabezuelas se tipificaron posteriormente en el laboratorio con un microscopio estereoscópico con un ocular graduado. Las observaciones de los capítulos comprendieron medidas de:

- 1) Número y Porcentaje de achenios periféricos.

Tabla 2.

Localización geográfica de los sitios, altitud (m), precipitación promedio anual, precipitación durante la época de germinación y establecimiento (febrero-julio) y vegetación natural predominante.

SITIO	LOCALIZACION GEOGRAFICA	ALTITUD (m)	PRECIPITACION ANUAL (mm)	PRECIPITACION (feb-jul)	VEGETACION NATURAL PREDOMINANTE <sup>2</sup>
1) Golondrinas, Hidalgo.	20°25'N; 99°20'W	2000	507.3	79.3	Matorral Xerófilo
2) Tula, Hidalgo	20°03'N; 99°20'W	2036	541.5	89.8	Matorral Xerófilo
3) San Bartolo, México	19°52'N; 99°04'W	2500	662.1	122.9	Matorral Xerófilo (Mezquital y cultivos)
4) Huichapan, Hidalgo	20°22'N; 99°39'W	2100	437.1	225.1	Matorral Xerófilo
5) Zitácuaro, Michoacán	19°26'N; 100°23'W	1990	950.2	463.0	Bosque mesófilo de montaña/Bosque de <u>Quercus</u> /Bosque tropical caducifolio
6) Mirador, Jalisco	20°41'N; 103°15'W	1580	902.3	461.0	
7) Tlalnepantla,	18°00'N; 99°02'W	1900	1468.2	246.9	" "

<sup>1</sup> Tomado de García, 1964

<sup>2</sup> Según Rzedowski, 1978

- 2) Número y Porcentaje de achenios intermedios.
- 3) Número y Porcentaje de achenios centrales.
- 4) Número y Porcentaje de achenios con aristas.
- 5) Longitud de las aristas del achenio más largo.
- 6) Longitud del achenio central más largo.
- 7) Longitud y anchura del achenio Periferico más ancho.

Una vez medidas las cabezuelas y achenios, estos se sembraron en cajas de Petri con Papel filtro humedecido. El arreglo de las cajas fue de bloques al azar, donde cada caja contenía los achenios de una cabezuela (aprox. 8-10 achenios = 1 familia) y cada bloque consistía de una caja de cada Población (Figura 2). Una vez germinados los achenios, se eligieron aleatoriamente 11 familias de cada Población. La Progenie fue transplantada a macetas de 10 cm de diámetro y 10 cm de Profundidad con arena fina de río. De las 29 familias restantes solamente 2 descendientes fueron transplantados. Todas las Plantas se sembraron y transplantarón simultáneamente y se crecieron posteriormente en el invernadero del Instituto de Biología, UNAM., siguiendo un diseño totalmente aleatorio. Cada 2 días se colectaron las cabezuelas que iban madurando y estas se guardaron en bolsas de Papel para su posterior tipificación. En todas las Plantas a las 3 semanas de edad se obtuvieron las siguientes medidas:

- 1) Altura de la Plantula.
- 2) Diámetro mayor (anchura).
- 3) Cociente de la altura de la Plántula sobre su anchura máxima.

y a los 3 meses de edad:

- 1) Altura a la Primera ramificación.
- 2) Longitud de la Primera ramificación.
- 3) Altura total.
- 4) Numero de ramificaciones.
- 5) Cocientes de las variables anteriores que describen la forma.



COLECTA DE LAS CABEZUELAS PATERNALES. 40 CABEZUELAS DISTINTAS POR POBLACION, 6 POBLACIONES.



TIPIFICACION DE LAS CABEZUELAS PATERNALES.



GERMINACION EN CAJAS DE PETRI (BLOQUES ALEATORIOS).

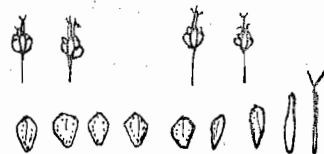


11 FAMS.



29 FAMS.

SIEMBRA, 11 FAMILIAS COMPLETAS CON TODOS SUS DESCENDIENTES, 29 FAMILIAS CON 2 INDIVIDUOS. (ARREGLO COMPLETAMENTE ALEATORIO)



MEDICION DE FENOLOGIA Y MORFOLOGIA VEGETATIVA.

TIPIFICACION DE LA PRIMERA CABEZUELA PRODUCIDA POR CADA DESCENDIENTE.

Figura 2.

Diagrama de los pasos seguidos en el análisis genético de las diferentes características de 6 poblaciones silvestres cultivadas en invernadero, de Heterosperma pinnatum Cav.

Además de los datos morfológicos, se tomaron datos de reproducción y fenología. Se evaluó en cada individuo la fecha de aparición de la Primera flor (edad a la Primera reproducción) y del Primer fruto. La edad a la muerte de los individuos reproductivos se evaluó como la fecha de aparición del último fruto y el intervalo reproductivo como la diferencia entre la edad a la Primera reproducción y la edad a la muerte. En una muestra de 5 familias de la Población Huichapan, y 2 familias de cada una de las demás Poblaciones, se colectaron todas las cabezuelas producidas por cada individuo durante su vida. En estas 5 familias de la Población Huichapan se tipificaron en todas las cabezuelas las siguientes características: número total de achenios y los números y porcentajes de los demás tipos de achenio (centrales, intermedios, periféricos y aristados). Con esta información, se determinó el efecto del ambiente general y especial (ambiente físico y de desarrollo), en el transcurso del tiempo en estas características.

Observaciones de campo brindaron una idea de cuales eran los polinizadores y experimentos de polinización controlada en el invernadero indicaron el sistema reproductivo potencial. En este último caso se efectuaron pruebas de autocompatibilidad (n = 27 individuos con una cabezuela cada uno), polinización cruzada (n = 23) y autopolinización (n = 30), mediante la exclusión de botones florales y emasculaciones en los experimentos de polinización cruzada y autocompatibilidad. Las emasculaciones se hicieron al nivel de capítulo, mediante la remoción de las flores centrales hermafroditas. De esta manera quedaron tan sólo las flores femeninas periféricas.

Finalmente, se montó un experimento en condiciones naturales en la Población Tlalnepantla para medir la conducta y el éxito reproductivo de las plantas que provenían de diferentes tipos de achenio. Para esto, se colectaron achenios que habían permanecido en el suelo durante toda la época de sequía (probablemente una sola época, pues el banco de semillas es aparentemente transitorio; Espinosa, com. Pers), se separaron por tipos e inmediatamente se sembraron en suelo estéril de la misma localidad. Los achenios colectados se arreglaron en grupos de 25, y en la siembra se siguió el siguiente diseño: cada grupo se sembró en una línea de 50 cm., estando separados un achenio del otro 2 cm. De esta forma fue posible identificar a cada individuo durante toda su vida, mediante una cinta métrica y una estaca fija en un extremo de la línea. Una línea de cada uno de los 3 tipos formaron un bloque, 14 bloques se distribuyeron uniformemente en el sitio. La separación en bloques permitió mezclar aleatoriamente los efectos del microambiente. Para cada individuo se registró la fecha de germinación, la sobrevivencia y la contribución reproductiva.



#### IV. ANALISIS GENETICO.

Para descomponer la variación fenotípica en variación genética y variación ambiental, se realizaron 2 diferentes análisis: 1) Se estimó la heredabilidad de cada característica mediante regresiones Padres Promedio-hijos Promedio. La Pendiente de la regresión (b), estima el cociente variancia genética aditiva sobre variancia fenotípica suponiendo la ausencia de epistasis o correlaciones genéticas (Falconer, 1960). 2) se llevaron a cabo análisis de variancia (modelo II, ver Sokal y Rohlf, 1969) con las familias crecidas en el invernadero (Progenie) Para estimar las componentes de variancia atribuibles a variación entre y dentro de familias. Posteriormente se calculó el coeficiente de correlación intraclase, el cual expresa la cantidad de variancia que es común a miembros del mismo grupo.

Las medidas anteriores se refieren al cálculo de los componentes de variancia genética dentro de Poblaciones. Para evaluar la estructura correlativa entre características se llevó a cabo un análisis de variancia anidado, donde los individuos están dentro de familias y las familias dentro de Poblaciones. De esta forma es posible calcular los componentes de variancia debidos a Poblaciones, familias e individuos (error) y la covariancia genética Para Parejas de características en los mismos niveles. El coeficiente de correlación de los componentes de variancia aplicado a cada uno de estos niveles jerárquicos, expresa las correlaciones genéticas entre características.

El análisis de los datos fue realizado utilizando el Paquete estadístico SPSS 8.0 (Burroughs 6700) disponible a los usuarios del Programa Universitario de Computo (UNAM) y el Paquete SAS 7.0 (IBM 370-158) del Centro Científico IBM. Los algoritmos Particulares utilizados en el cálculo de los componentes de la variancia, sus variancias y los coeficientes de correlación se muestran en el Apéndice I.

## RESULTADOS: COMPARACIONES ENTRE POBLACIONES

### I. ASPECTOS MORFOLOGICOS

Las Poblaciones estudiadas en el invernadero resultaron diferentes en muchas características morfológicas. Como se muestra en la Tabla 3, las Plántulas de 3 semanas de edad Presentan diferencias notables tanto en longitud como en anchura, siendo considerablemente mas Pequeñas las Plántulas de Zitácuaro y San Bartolo y mas grandes las Plántulas de la Población Mirador. En general la forma de las Plántulas es muy similar, como es mostrado Por el cociente longitud sobre anchura de Plántula. Se observan tambien diferencias en el estadio de Plantas adultas (12 semanas de edad). Las Plantas mas altas son las de las Poblaciones de San Bartolo y Golondrinas y las mas Pequeñas las de Mirador y Zitácuaro. Estas diferencias sugieren que no existe correlación fenotípica entre la talla de las Plántulas y la talla de los adultos.

Se consideró que la longitud de la Primera ramificación era una buena medida de la anchura de la Planta. La jerarquía respecto a esta característica, va de los valores máximos en las Poblaciones de San Bartolo y Golondrinas, hasta Zitácuaro, Población que Presenta los Promedios mínimos. El cociente longitud de la Primera ramificación sobre la altura de la Planta es una medida de forma. Las Plantas de San Bartolo y Mirador resultaron ser las mas aplanadas, mientras que las otras Poblaciones resultaron en promedio 1.5 veces mas altas que anchas. La altura a la que las Plantas se ramifican Presenta notables diferencias ya que la Población San Bartolo se ramifica muy cerca del suelo y Huichapan, Tula y Golondrinas no lo hacen sino hasta alturas mayores de 10 cm. Respecto al número de ramificaciones, es notable el hecho de que las Poblaciones de Tula y Mirador Presentan mas ramificaciones que las demás Poblaciones. La mayor variación fenotípica en las características morfológicas de Plántulas y adultos corresponde a la Población Golondrinas.

Las características morfológicas de las cabezuelas Producidas Por Plantas crecidas en el invernadero se muestran en la Tabla 4. Existen diferencias significativas entre Poblaciones en el número de achenios Por cabezuela y los números y Proporciones de los tipos de achenio. Por ejemplo, el número de achenios tipo "P" es mucho mayor en las Poblaciones de Huichapan y Tula que en la Población Mirador, y el número total de achenios es tambien mayor en cualquier

Tabla 3.

Medidas morfológicas de las características vegetativas para las 6 poblaciones de *Heterosperma pinnatum* crecidas en el invernadero.  $\bar{X}$  = promedio (cm);  $s_{\bar{x}}$  = desviación estandar; F = estadístico del ANOVA. Ver nota para la clave de las características. Promedios de 11 familias con aprox. 8 individuos cada una.

	F	GOLONDRINAS		MIRADOR		HUICHAPAN		ZITACUARO		S. BARTOLO		TULA	
		$\bar{X}$	$s_{\bar{x}}$	$\bar{X}$	$s_{\bar{x}}$	$\bar{X}$	$s_{\bar{x}}$	$\bar{X}$	$s_{\bar{x}}$	$\bar{X}$	$s_{\bar{x}}$	$\bar{X}$	$s_{\bar{x}}$
ANPLT	3.8	3.5	0.7	4.0	1.0	3.5	0.7	3.0	0.7	3.1	0.7	3.6	0.7
LONPLT	3.6	5.1	1.1	5.7	1.3	5.2	1.8	4.4	1.1	4.3	1.3	5.7	1.3
LON/AN	0.5	1.52	0.4	1.44	0.3	1.46	0.4	1.45	0.4	1.60	0.4	1.40	0.3
LONGPL	4.0	30.3	18.9	21.5	7.1	25.3	8.8	19.4	5.8	29.3	7.4	25.1	7.3
NORAM	5.1	2.1	2.0	2.8	1.5	1.8	0.8	2.3	1.3	2.0	1.1	3.1	1.5
ALTla	4.4	10.8	10.7	5.2	4.0	12.2	9.4	5.5	6.3	3.5	3.6	11.1	8.6
LONGla	7.8	9.5	10.8	7.8	2.7	7.2	3.4	5.6	3.1	10.7	4.1	8.1	3.5
LlR/LPL	4.4	0.3	0.1	0.4	0.2	0.3	0.1	0.3	0.2	0.4	0.2	0.3	0.1
DIAFL	14.5	19.4	16.0	15.7	5.5	18.4	5.7	42.8	14.7	13.6	4.3	16.0	5.1

ANPLT= anchura de plántula; LONPLT= altura de plántula; LON/AN = longitud sobre anchura de plántula; LONGPL= altura de planta; NORAM= número de ramificaciones; ALTla= altura a la primera ramificación; LONGla= longitud de la primera ramificación; LlR/LPL = longitud de la primera ramificación sobre altura de la planta; DIAFL= fecha de floracion.

$F_{0.05(4), 5, 60} = 2.37$

Tabla 4.

Medidas morfológicas de las características de aquenios y cabezuelas para 6 poblaciones de Heterosperma pinnatum crecidas en invernadero.  $\bar{X}$  = promedio (mm);  $s_x$  = desviación estandar; F = estadístico ANOVA. Ver nota para la clave de las características. Promedios de 11 familias con aprox. 8 individuos cada una.

	F	GOLONDRINAS		MIRADOR		HUICHAPAN		ZITACUARO		S. BARTOLO		TULA	
		$\bar{X}$	$s_x$	$\bar{X}$	$s_x$	$\bar{X}$	$s_x$	$\bar{X}$	$s_x$	$\bar{X}$	$s_x$	$\bar{X}$	$s_x$
NOSEM	6.8	12.21	2.3	9.64	2.3	12.55	2.4	12.58	2.8	11.09	2.2	12.39	2.7
NOC	7.4	2.70	1.1	4.88	1.3	2.67	1.1	4.10	2.5	2.43	1.0	2.13	1.2
NOI	3.0	2.98	1.1	1.94	1.2	2.79	1.3	3.27	1.6	3.28	1.0	3.17	1.4
NOP	10.5	6.54	2.1	2.87	1.6	7.09	2.3	5.21	1.9	5.39	1.6	7.09	2.8
NOAR	6.3	4.38	4.1	5.37	1.6	6.20	3.5	7.59	2.5	4.63	2.9	1.86	1.4
LONGAR	6.0	2.10	0.34	2.39	0.3	2.13	0.3	2.54	0.3	2.34	0.2	2.31	0.5
LONGC	10.9	10.49	1.4	13.60	1.6	11.41	1.8	10.93	1.5	10.24	1.4	9.64	2.1
LONGP	1.3	4.84	0.7	5.00	0.7	4.80	0.7	4.93	0.9	4.96	0.4	4.39	0.8
ANP	4.1	3.09	0.53	2.66	0.4	3.00	0.5	3.24	0.3	3.35	0.4	3.16	0.6
% C	17.0	22.2	9.4	51.7	11.4	21.5	9.1	32.2	17.4	21.9	8.5	17.5	9.4
% P	15.6	52.9	11.0	28.1	13.1	56.1	13.7	40.9	11.3	42.3	10.1	55.9	14.9
% I	2.0	24.9	9.4	20.2	11.2	22.4	10.1	26.9	13.4	29.8	8.3	26.5	11.7
% AR	7.8	34.2	29.1	56.8	14.4	48.8	24.7	60.1	17.1	40.6	22.4	15.8	12.1

NOSEM= número total de semillas; NOC= número de aquenios centrales; NOI= número de aquenios intermedios; NOP= número de aquenios periféricos; NOAR= número de aquenios con aristas; LONGAR= longitud de las aristas; LONGC= longitud del aquenio central más largo; LONGP= longitud del aquenio periférico más grueso; ANP= anchura del aquenio periférico más grueso; % C= porcentaje de aquenios centrales; % P= porcentaje de aquenios periféricos; % I= porcentaje de aquenios intermedios; % AR= porcentaje de aquenios con aristas.

$F_{0.05(1, 5, 60)} = 2.37$

Población que en la Población Mirador. Respecto a la Proporción de achenios tipo "C", la Población Mirador presenta 3 veces más que la Población Tula, finalmente la Proporción de achenios con aristas es 4 veces mayor en la Población Zitácuaro que en Tula. En todos los casos, excepto en la longitud de los achenios periféricos y en el Porcentaje de achenios "I", existen diferencias fenotípicas significativas entre las Poblaciones. Con fines de ilustrar la variación en estas características, se muestran en la Figura 3 algunas cabezuelas selectas de dos Poblaciones.

## II. GERMINACION, REPRODUCCION Y SOBREVIVENCIA

### A) Observaciones en condiciones controladas de invernadero

En cualquier Población los achenios tipo "C", consistentemente germinaron en mayor número y con una mayor tasa que los achenios tipo "P" (Figura 4). La Probabilidad binomial de que este orden se de en las 6 Poblaciones crecidas en el invernadero es muy baja ( $P = 0.5^6 = 0.016$ ). Este Patrón resulta más notable en las Poblaciones Mirador (con el mayor Porcentaje de achenios "C"), Tula (mayor Porcentaje de achenios "P") y Zitácuaro (mayor Porcentaje de achenios con aristas), siendo el Patrón menos claro en San Bartolo y Golondrinas y muy poco aparente en Huichapan.

Los valores Promedio de la edad de inicio de la reproducción evaluada como el Promedio Poblacional de la edad de aparición de las flores, se muestra en la Tabla 5. Existen diferencias entre Poblaciones para el inicio de la reproducción. Todas las Poblaciones (excepto Zitácuaro) inician la reproducción a edades relativamente tempranas (rango = 13.6-19.4;  $\bar{X} = 16.6$  días) mientras que Zitácuaro lo hace tardíamente, esta Población es la única significativamente diferente de las demás. Al hacer regresiones de la Producción de cabezuelas respecto a la edad a la Primera reproducción, edad a la muerte e intervalo reproductivo, se encontró dependencia en los 3 casos (Número de cabezuelas =  $2.06 + 0.093x$  edad de muerte [días],  $r = 0.33$ ,  $P < 0.01$ ; Número de cabezuelas =  $3.09 + 0.132x$  intervalo reproductivo [días],  $r = 0.50$ ,  $P < 0.0001$ ; Número de cabezuelas =  $3.55 + 0.100x$  edad a la Primera reproducción [días],  $r = 0.43$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 49$ ). Esto indica para las plantas individuales que (independientemente de su parentesco y afiliación poblacional) a mayor intervalo de reproducción, mayor producción de capítulos y que para plantas que se reproducen más temprano o que dejan de reproducirse más tarde, esperamos también una mayor producción de cabezuelas.

### B) Observaciones de campo.

El Patrón de germinación observado en las 6 Poblaciones

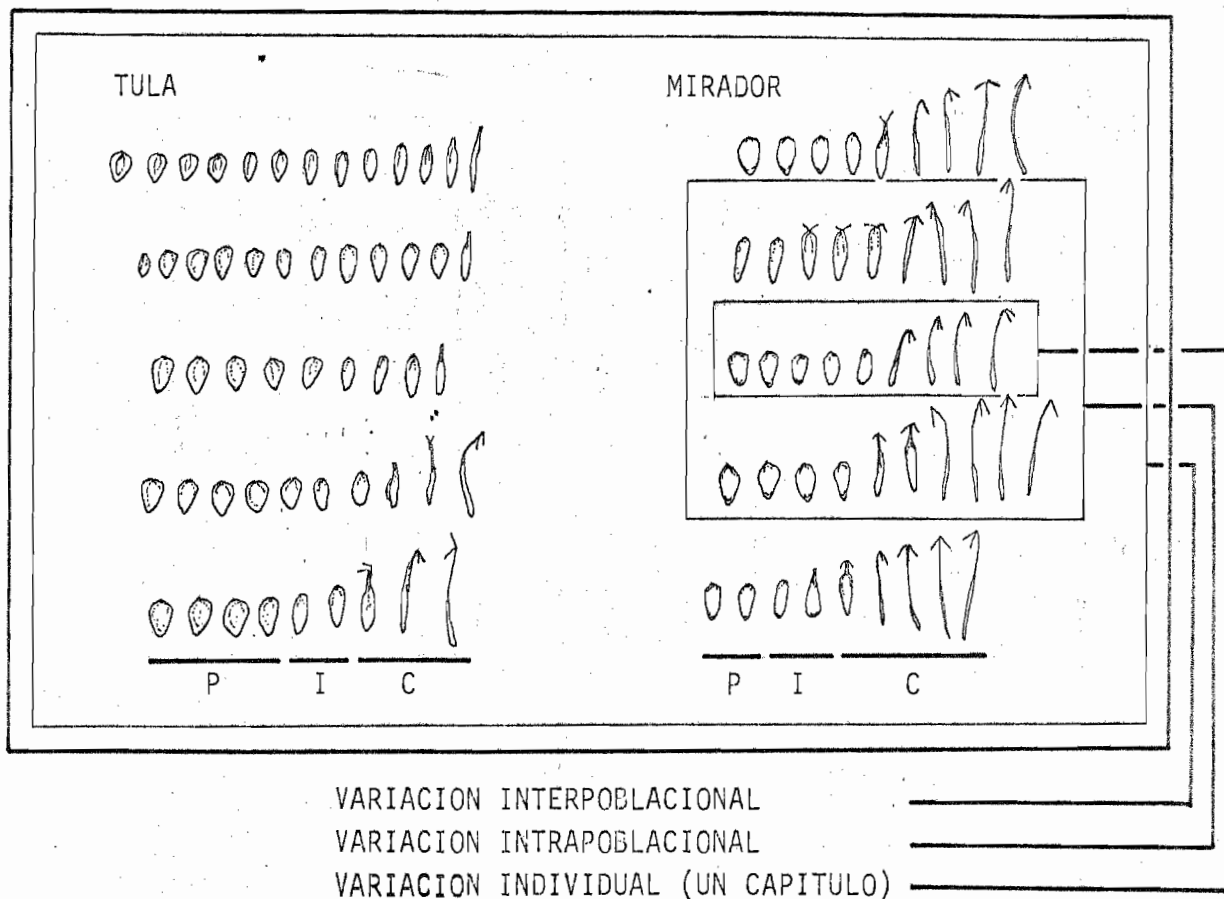


Figura 3.  
 Polimorfismo de los achenes de *Heterosperma pinnatum* Cav. Los 2 grupos representan a 2 poblaciones distintas y cada hilera, a los frutos de un capítulo de un individuo. Notense las diferencias en la variación morfológica y de composición en los diferentes niveles. (P=aqueños periféricos, I=aqueños intermedios y C=aqueños centrales).

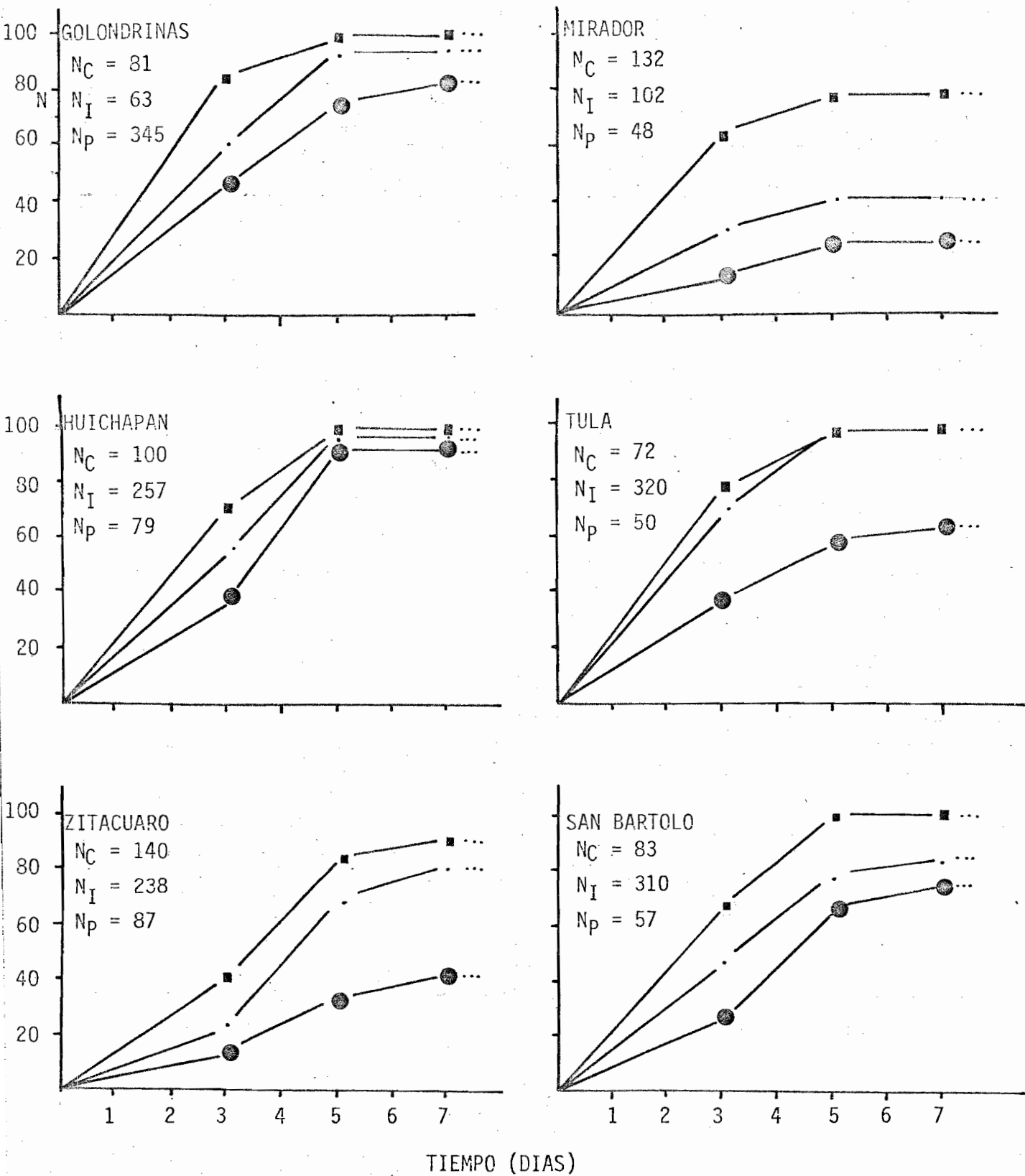


Figura 4.

Germinación acumulativa en condiciones de invernadero para los tres tipos de achenio en las 6 poblaciones de *Heterosperma pinnatum* sujetas a estudio.  $N_C$ ,  $N_I$  y  $N_P$  son los números de muestra. (■ = achenios centrales; • = achenios intermedios; ● = achenios periféricos).

Tabla 5.

Edad promedio en la primera reproducción evaluada como el número de días transcurridos desde la fecha de aparición de la primera flor en las 6 poblaciones sujetas a estudio. DE=desviación estandard. N=número de individuos. Los valores asociados a la misma letra no son significativamente diferentes (SNK;  $P > 0.05$ ).

POBLACION	DIA DE FLORACION	DE	N
GOLONDRINAS	19.35 <sup>a</sup>	16.04	103
MIRADOR	15.74 <sup>a</sup>	5.52	70
HUICHAPAN	18.40 <sup>a</sup>	5.63	105
TULA	15.99 <sup>a</sup>	5.14	94
ZITACUARO	42.82 <sup>b</sup>	14.64	111
SAN BARTOLO	13.59 <sup>a</sup>	4.33	97



crecidas en el invernadero, es aparentemente generalizado. Pues en un experimento de campo, en la Población Tlalnepantla en el estado de Morelos, se presenta esta misma relación (Figura 5). En la Población Tlalnepantla, es notable la presencia de 2 eventos de reclutamiento, estos representan dos cohortes sucesivas asociadas aparentemente a las lluvias tempranas y tardías. En ambos casos los frutos tipo "C" contribuyen con la mayor fracción de la germinación total (88% y 60% de la primera y segunda cohorte respectivamente). Los achenios tipo "I" presentaron un comportamiento intermedio tanto en el campo como en el invernadero. En esta misma población se evaluó la sobrevivencia de las plantas originadas de cada tipo de achenio para las 2 cohortes. En el caso de la primera cohorte ("temprana", 24/IV/81; Figura 6), tanto en el caso de los achenios "P" como de los "C", la curva de sobrevivencia es muy pronunciada. Aparentemente los achenios "C" presentan en esta condición, ventajas sobre los "P" ya que ningún tipo "P" sobrevivió a la edad reproductiva, mientras que un 10% de los tipo "C" llegó a reproducirse. La segunda cohorte ("tardía", 4/VI/81), resulta contrastante con el caso anterior, pues la curva de sobrevivencia es mucho menos pronunciada y los achenios "P" sobreviven igual que los tipo "C". La precipitación promedio anual para este sitio es de 1468.2 mm; de estos, 17.3 (1.2%) caen en el trimestre de febrero a abril, fechas en las que germina la primera cohorte. En el siguiente trimestre, cuando germina la segunda cohorte (mayo-Julio), caen en promedio 229.6 mm. (15.6%). La precipitación durante el tiempo de germinación de la primera cohorte es muy escasa y probablemente impredecible, esto genera una alta mortalidad. Cuando la segunda cohorte germina, la precipitación es más abundante, generando por lo tanto (si consideramos tan solo el ambiente físico, lo cual tiene limitaciones por su extremada simplicidad) mayor germinación y sobrevivencia. La sobrevivencia de las plantas crecidas en condiciones de invernadero no se evaluó ya que en todos los casos se procura minimizar la mortalidad, por lo que la sobrevivencia fue del tipo I de Devey. Este caso por lo tanto no presenta relevancia ecológica.

Los tamaños alcanzados por individuos de la primera cohorte (el tamaño es una buena medida del número de cabezuelas producidas. Willson, 1983) resultan significativamente mayores que los tamaños alcanzados por cualquiera de los individuos de la segunda cohorte (Tabla 6). En la segunda cohorte las plantas provenientes de los achenios tipo "P" no son significativamente diferentes en tamaño que las provenientes de achenios tipo "C".

Para el año particular de estudio se evaluó la producción de semillas por individuo y las relaciones de semillas sembradas respecto a individuos reproductivos, para así tener una medida de adecuación por tipos de achenios. Los resultados se muestran en la Tabla 7. El orden global de sobrevivencia presenta el siguiente patrón: achenios tipo "C" < "I" < "P". Si suponemos que las semillas no sobreviven en

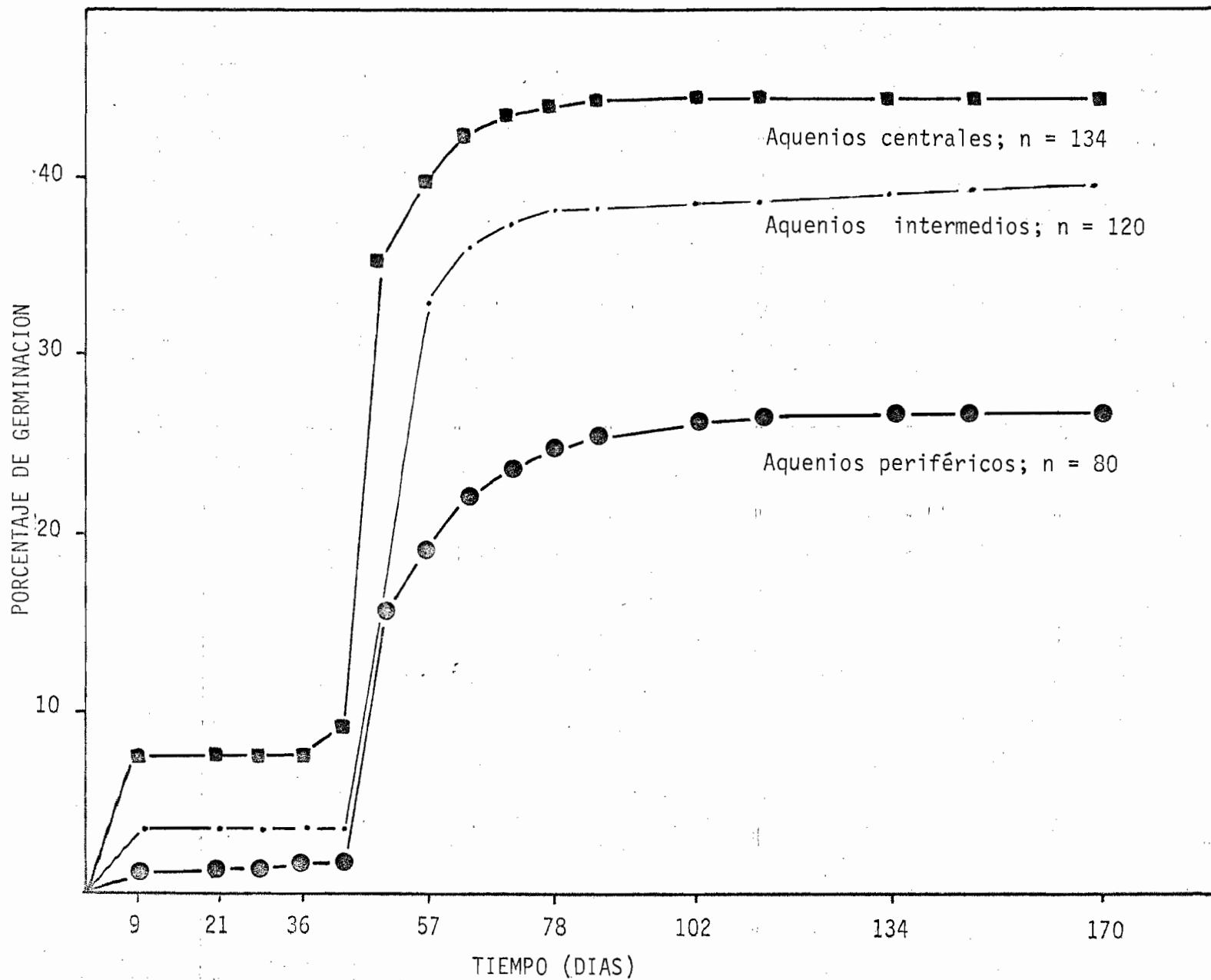


Figura 5.

Germinación acumulativa para los tres tipos de aquenio en condiciones naturales. Notese los dos eventos sucesivos de reclutamiento. (Tlalnepantla, Mor.  $t_0=4/VI/81$ ).

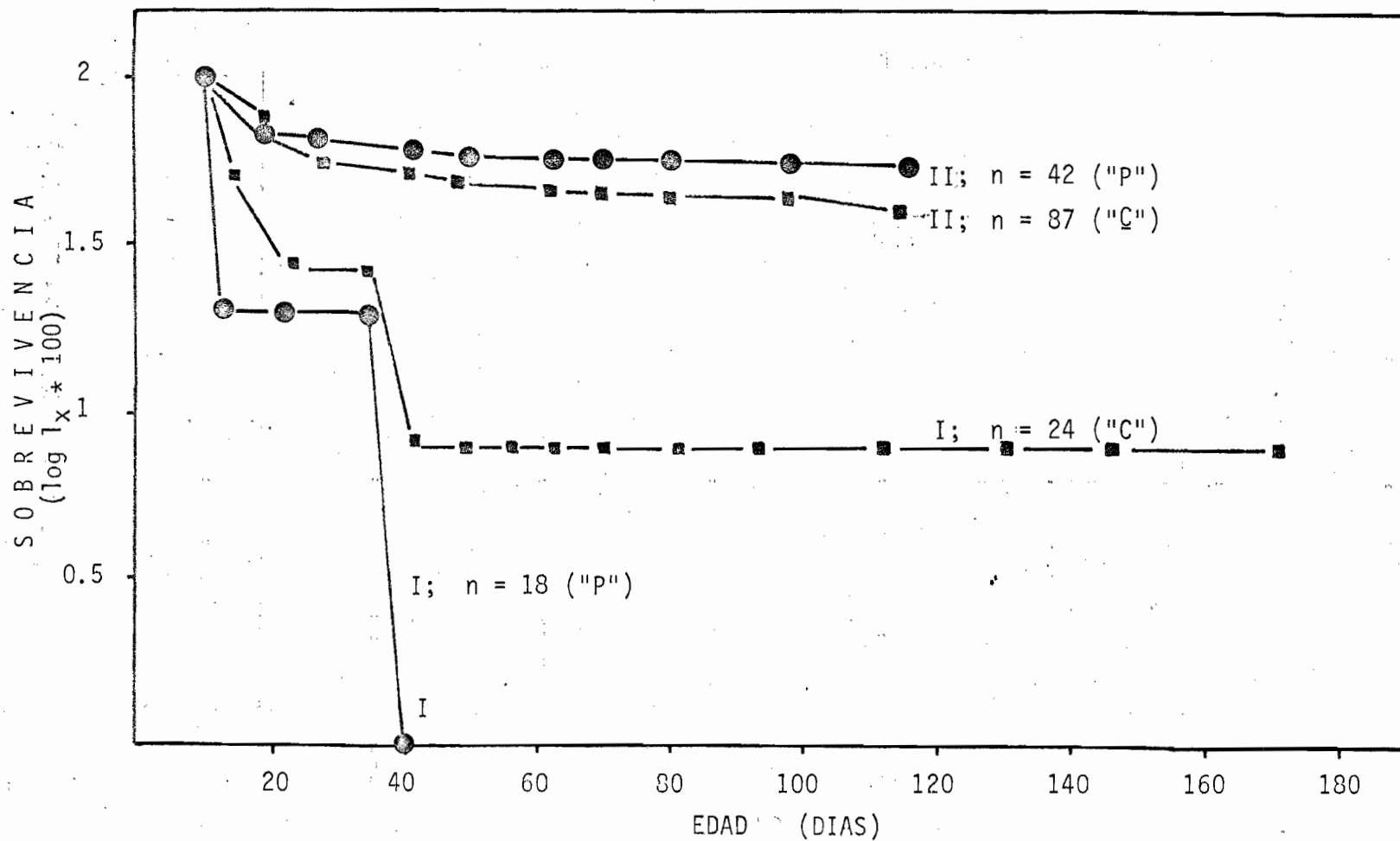


Figura 6.

Sobrevivencia en condiciones naturales de 2 cohortes de *Heterosperma pinnatum* en Tlalnepantla, Morelos. (I = cohorte del 24 de abril de 1981; II = cohorte del 4 de junio de 1981.  $\blacksquare$  = aquenios centrales;  $\bullet$  = aquenios perifericos).

el suelo (banco de semillas transitorio), la Producción de semillas Por semilla sembrada de cada tipo, sera una indicación de la eficiencia de Producción Per capita. Bajo estas suposiciones los aquenios tipo "P" e "I" resultan equivalentes y muy Por debajo de los tipo "C". Por lo contrario, si suponemos que los aquenios que no germinan Permanecen 100% viables, entonces formarán Parte de otra cohorte futura y su contribución no Puede ser evaluada en este momento. En este caso, el orden de Producción va de los aquenios tipo "C" quienes Presentan la menor eficiencia, a los aquenios "P" los cuales Presentan la mayor Producción de Propáulos.

### III. POLINIZACION Y SISTEMAS REPRODUCTIVOS.

Observaciones de campo de los organismos Polinizadores de H. Pinnatum, indican que la Polinización es llevada a cabo Por Polinizadores Pequeños y Generalistas, como abejas y moscas, o que se dan fenómenos de autoPolinización. En muchos casos fue posible observar ácaros que dispersaban el Polen dentro de un mismo capítulo, Provocando autoPolinización, esto último fue tambien observado en condiciones de invernadero, donde se excluyen una gran cantidad de artrópodos. Polinizaciones controladas en el invernadero (en una mezcla de individuos de diferentes Poblaciones), indican que H. Pinnatum es una Planta autógena que no Presenta apomixis. La Producción de frutos sin el concurso de Polinizadores (autoPolinización), es similar que en aquellos casos en los que se efectuaron emasculaciones y Polinización cruzada ( $P > 0.05$ ). Ambos casos son significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ) del tratamiento de emasculación sin Polinización (Tabla 8), lo cual muestra que aparentemente no existen fenómenos de apomixia. Aunque 2 de 27 cabezuelas Produjeron frutos en este experimento, la Producción se debe Probablemente a errores de contaminación con Polen.

Tabla 6.

Relación de tamaños alcanzados en la época reproductiva por individuos provenientes de los 3 tipos de aquenios. (Tlalnepantla, Morelos). Los valores asociados a la misma letra no son significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ). Las plantas provenientes de aquenios tipo "I" y tipo "C", se agruparon en la primera cohorte dado su pequeño tamaño de muestra individual. Los aquenios tipo "P" de la primera cohorte no sobrevivieron a la edad adulta.

	1a COHORTE (24/VI/81)		2a COHORTE (4/VI/81)	
TIPO DE AQUENIO	I + C	P	I	C
DIAMETRO PROMEDIO (cm)	14.88 <sup>a</sup>	7.65 <sup>b</sup>	5.51 <sup>b</sup>	4.45 <sup>b</sup>
DESVIACION ESTANDARD	3.93	1.41	0.96	0.48
N	38	23	39	34

Tabla 7.

Resumen de la sobrevivencia y reproducción de plantas provenientes de los tres tipos de akenio en una población natural. Los valores entre paréntesis, indican la adecuación relativa.

CARACTERISTICA	C	I	P
NUMERO DE SEMILLAS SEMBRADAS	275	250	200
NUMERO DE CABEZUELAS PRODUCIDAS	274	392	309
NUMERO DE PLANTAS GERMINADAS	127	107	68
NUMERO DE PLANTAS REPRODUCTIVAS	37	48	34
<b>SOBREVIVENCIA</b>	<b>0.29</b>	<b>0.45</b>	<b>0.50</b>
NUMERO TOTAL DE SEMILLAS PRODUCIDAS	2578	3689	2908
NUMERO DE SEMILLAS POR PLANTA SEMBRADA	9.38 (0.63)	14.75 (1.00)	14.54 (0.99)
NUMERO DE SEMILLAS POR PLANTA GERMINADA	20.30 (0.47)	34.47 (0.81)	42.76 (1.00)

Tabla 8.

Resultados de las cruzas controladas con plantas de *H. pinnatum* crecidas en invernadero. Los valores indican la frecuencia. Cada observación para cada tratamiento corresponde a un individuo diferente.

	EMASCULACION(1)	EMASCULACION(2) CRUZAMIENTO	AUTOPOLINIZACION(3)
Producción de Frutos	2 (07%)	19 (83%)	28 (93%)
Aborción de frutos	25 (93%)	4 (17%)	2 (07%)
	$\chi^2_{1,2,3} = 50.5: GL = 2: P < 0.0001$ $\chi^2_{2,3} = 1.5: GL = 1: P >> 0.05$ $\chi^2_{1,2+3} = 49.8: GL = 1: P < 0.0001$		

## DISCUSION: COMPARACIONES ENTRE POBLACIONES

Al observar la variación fenotípica en las características morfológicas de Plantas y achenios, y en la composición de los capítulos, surge la pregunta: es esta variación de origen puramente ambiental o presenta componentes genéticos?. El hecho de que las Poblaciones hayan crecido en el invernadero, en condiciones ambientales homogéneas con el rango de ambientes aleatorizado (Para evitar fenómenos de interacción genotipo-ambiente), sugiere de por sí que la variación puede atribuirse al menos en parte a componentes genéticos. Sin embargo, esta no es una estimación cuantitativa de la variación genética. Los Patrones de variación genética, deben estudiarse de manera más fina utilizando otras formas de análisis, como se discute en la siguiente sección.

Los Patrones de variación morfológica de las Plantas de diferentes Poblaciones sugieren que la arquitectura es una característica muy variable que puede ser sujeta a Presiones selectivas inmediatas. Algunas de las Posibles explicaciones son por ejemplo, la respuesta a Presiones de herbivoría o a Perturbaciones recurrentes del hábitat, como han mostrado para este último caso Solbrig y Simpson (1974, 1977). Así, debe existir una razón que explique porque algunas Plantas presentan baja estatura y gran número de ramas, o pocas ramificaciones y elevada estatura. Es claro que no se incurre en la creación de "historias adaptativas" en el sentido de Gould y Lewontin (1979), cuando la evidencia comparativa indica que existen Patrones Particulares de morfología en Poblaciones de la misma especie que ocurren naturalmente en ambientes diferentes. La explicación del Patrón por otro lado si conlleva la construcción de tales historias, así, uno puede adscribir los Patrones de variación a fenómenos de herbivoría, competencia, fisiología, etc. Para explicar un determinado Patrón de variación morfológica en la arquitectura o cualquier otra característica, deben diseñarse los experimentos que inequívocamente evidencien la existencia o ausencia de valor adaptativo en tal característica.

Respecto a la variación interPoblacional de las características morfológicas de las cabezuelas, existe un espectro muy amplio para el número y porcentaje de achenios de cada tipo (Tipos "P", "I", "C" y con aristas). Estas diferencias son de esperarse pues en la elección de las Poblaciones, se trató de cubrir un amplio rango de variación en estas características. El número de achenios por otro lado, es mucho menos variable, aunque puede cambiar



Plasticamente por el aborto selectivo (P. ej. Stephenson, 1981; Lee y Bazzaz, 1982). Las diferencias fenotípicas de estas características, entre Poblaciones han sido asociadas a fenómenos adaptativos evidentes. Por ejemplo, la Presencia de achenios con aristas se ha considerado un claro caso de zoocoria (Ridley, 1930; Pijl, 1969). En *H. pinnatum* la Presencia de aristas es una característica fuertemente asociada a los achenios tipo "C". Experimentos de dispersión con Pieles de diferentes animales, mostraron que las semillas con aristas se adhieren con una frecuencia significativamente mayor que aquellas que no las Presentan, y por lo tanto tienen mayor Probabilidad de alejarse de la Población Paternal (Vegable y Búrquez, datos no Publicados). Por otro lado, del análisis de los datos de Germinación, es Patente el hecho de que los achenios tipo "C" Germinan en mayor número y con mayor tasa que los de tipo "P". La estrategia "C" es aparentemente una estrategia "oportunistica" donde se apuesta todo el capital. Si se Germina temprano y se logra el establecimiento (Porque el medio físico es benigno; P. ej. lluvias tempranas), los fenómenos competitivos ejercen un efecto pequeño comparado con los que Germinan después (ver P. ej. Harper, 1977; Cap. 6-7). La estrategia "P" por lo contrario, es conservadora, ya que la Germinación es tardía bien adentrada en la época favorable de crecimiento. El medio físico juega un papel secundario, pues las condiciones para el crecimiento en esta época son relativamente benignas. Fenómenos del medio biótico (P. ej. competencia o herbivoría) afectan en mayor grado la adecuación. Así, en años en los que el medio físico se comporta de manera benigna (P. ej. lluvias regulares sin sequía intraestival), los fenotipos tipo "C" dejarán mas descendientes que los "P". En años en los que estas mismas condiciones resulten heterogéneas, quienes contribuirán con mas descendientes a la siguiente Generación, serán los achenios tipo "P".

Las Proporciones de los tipos de achenios por cabezuela en una Población Particular, están aparentemente correlacionados con el ambiente natural. La Precipitación y su distribución temporal parecen determinar, o estar correlacionadas con algunas de las características de los capítulos. En un gradiente de menor a mayor Precipitación durante el trimestre mayo-Julio, se puede Percibir un aumento en el número y Porcentaje de achenios tipo "C" y una disminución en el número total (Tabla 9). Dado el pequeño tamaño de muestra (n=7 Poblaciones), no se intentó un análisis estadístico formal. Con base en los datos del campo (Tlalnepantla) y del invernadero (6 Poblaciones), es razonable concluir que en medios favorables con menor variancia ambiental, resultarán favorecidos los achenios tipo "C". Si las condiciones son poco favorables y la variancia del ambiente es mayor, los fenotipos favorecidos por selección, serán los que produzcan una mayor Proporción de achenios tipo "P". Al respecto resulta muy interesante el hecho de que la Población Tula Presenta el mayor número de achenios "P" y Presenta también las condiciones de alta

Perturbación, sequedad y Posiblemente alta impredecibilidad en la Precipitación. En la Población Mirador, en la que encontramos la mayor Proporción de aqúenios "C", se Presentan las condiciones ambientales contrastantes, ya que la Perturbación es relativamente baja y la Precipitación es elevada y Predecible (Tablas 2 y 9). Si la variación ambiental oscila alrededor de un cierto valor Promedio, sería razonable suponer el mantenimiento de un Polimorfismo con Proporciones de cada tipo de aqúenio en equilibrio. En el año Particular de estudio, la Producción de aqúenios Por aqúenio sembrado, indica que los aqúenios "C" Presentan una adecuación mucho menor que los aqúenios "P" e "I", los cuales aparentemente no difieren entre sí (Ver Davies y Snaydon, 1976).

La capacidad de autoPolinización conjuntamente con la abundancia y movilidad de los Polinizadores, Generará una estructura reProductiva Única Para cada Población. Sin embargo, las observaciones de campo y experimentos de Polinización en el invernadero indican que la Progenie de una Planta en condiciones naturales, consistirá de una alta Proporción de Propágulos Producto de autofertilización. Esto se debe a la conducta aparentemente Poco vānil de los Polinizadores y el hecho de que estos últimos se consideran Polinizadores Generalistas Poco fieles y constantes (Faegri y van der Pijl, 1972). Además, en ausencia de estos, la Planta Presenta fenómenos de autoPolinización.

Esta sección del trabajo Presenta las evidencias de variación fenotípica entre Poblaciones. El hecho de que exista variación entre Poblaciones sugiere que estas Pueden haber respondido evolutivamente a Presiones ambientales Particulares a cada sitio. Una de las Pruebas de que las características fenotípicas sean realmente sujetos de evolución, descansa en el grado de variación Genética aditiva que se Presente dentro de Poblaciones, entre familias de linaje conocido, y de la estructura correlativa entre características. Otro requisito mas, es la existencia de correlaciones de tales características con componentes importantes de la adecuación.

Tabla 9. Distribución de la precipitación durante la época de germinación y establecimiento y composición de las cabezuelas de *H. pinnatum*. Conforme se incrementa la precipitación tardía, se incrementa el porcentaje de aquenios centrales y se decrementa el número total de aquenios por cabezuela. (Temprana = febrero-abril; Tardía = mayo-julio).

POBLACION	PRECIPITACION PROMEDIO (mm) EN LA EPOCA DE GERMINACION <sup>1</sup>		PORCENTAJE PROMEDIO DE		NUMERO TOTAL DE AQUENIOS
	TEMPRANA	TARDIA	AQUENIOS CENTRALES	AQUENIOS PERIFERICOS	
Golondrinas	10.8	68.5	22.2	52.9	12.2
Tula	16.3	73.5	17.5	55.9	12.4
San Bartolo	19.1	103.8	21.9	42.3	11.1
Huichapan	29.3	195.8	21.5	56.1	12.6
Zitácuaro	48.2	418.8	32.2	40.9	12.6
Mirador	11.5	449.5	51.7	28.1	9.6
Tlalnepantla	17.3	229.6	39.2	30.5	9.4

<sup>1</sup> Tomado de García, 1964.

## RESULTADOS: ANALISIS GENETICO

### I. COMPONENTES DE LA VARIANCIA EN LAS CARACTERISTICAS DE HISTORIA DE VIDA: ANALISIS DE LAS FAMILIAS.

La evaluación de los componentes genéticos de las características estudiadas se llevó a cabo por medio de dos técnicas distintas: 1) regresiones de las características Promedio de los hijos como función de las del Promedio de los Padres, y 2) Partición de la variancia fenotípica en variancia genética y variancia ambiental (Ver Apéndice I).

Las regresiones Padres-hijos fueron realizadas únicamente para las características de cabezuelas y aúenios (Tabla 10). En la Población Golondrinas, 6 de las 13 regresiones (46% del total), resultan no significativas (Anova de regresión  $P > 0.05$ ). En la Población Tula, contrastantemente solo 1 de las 13 (8%), resulta no significativa. Estas dos Poblaciones representan los extremos de variación en la significancia de las regresiones. Las características de anchura de los aúenios "P", Porcentaje de aúenios "P" y número de aúenios "I", Presentan valores mayores que 0.5 en general, pero en cada caso, en varias Poblaciones, la regresión no es significativa. Comparativamente, la característica Porcentaje de aúenios con aristas, es altamente significativa en todos los casos, los valores de  $h^2$  para esta última son muy altos, encontrándose en el rango de 0.27 a 0.84 para todas las Poblaciones. Contrastantemente la heredabilidad del Porcentaje de aúenios "I" no es significativamente diferente de cero en cualquier Población. En la mayoría de los casos la variación en la heredabilidad de las características entre Poblaciones es alta, esto es, se encuentra un rango muy amplio de valores para las mismas características en diferentes Poblaciones.

El coeficiente de correlación intraclase ( $t$ ) es una medida independiente de las estimaciones de regresión. Los valores de  $t$  obtenidos a partir de un ANOVA (modelo II, efectos aleatorios) en las Progenies crecidas en el invernadero, se muestran en la Tabla 11. La mayoría de los valores resultan altamente significativos (47 de 72 estimaciones Presentan  $P < 0.05$ ; Anova de una vía). En este caso, es notable una vez más la constancia de elevados valores de  $t$  para las características: Porcentaje de aúenios con aristas y número de aúenios con aristas y la heterogeneidad en las estimaciones de las demás características. En estas encontramos valores muy altos y muy bajos, aún cuando las desviaciones estándar con este estimador son

Tabla 10.

Heredabilidad ( $h^2$ ), expresada como la pendiente de la curva progenitor medio - progeñie para las características de capítulos en 6 poblaciones de *Heterosperma pinnatum*. b = coeficiente de regresión; ES = error estándar; \* =  $P < 0.05$  (Anova); N = número de observaciones pareadas. Ver simbología en la Tabla 4.

	GOLONDRINAS		MIRADOR		HUICHAPAN		TULA		ZITACUARO		SAN BARTOLO	
	b	ES	b	ES	b	ES	b	ES	b	ES	b	ES
NOSEM	-0.17	0.13	0.29	0.21	0.42	0.15**	0.34	0.17*	0.37	0.15**	0.37	0.10***
NOC	0.13	0.13	0.20	0.18	0.49	0.21*	0.74	0.22***	0.65	0.15***	0.35	0.13***
NOI	0.49	0.25*	0.65	0.27*	0.26	0.21	-0.05	0.26	-0.37	0.18*	0.19	0.15
NOP	-0.26	0.17	0.41	0.222	0.39	0.13**	0.42	0.14***	0.32	0.11**	0.20	0.10*
NOAR	0.75	0.05***	0.31	0.21	0.43	0.10***	0.78	0.15***	0.37	0.11***	0.50	0.76***
LONGAR	0.09	0.13	0.31	0.82**	0.38	0.17*	0.89	0.20***	0.20	0.16	0.22	0.66***
LONG.C	0.39	0.13**	0.32	0.09**	0.76	0.15***	0.87	0.25***	0.31	0.18	-0.06	0.04
LONG.P	0.28	0.14	0.15	0.10	0.36	0.09***	0.78	0.20***	0.19	0.09***	0.33	0.09***
AN.P	0.33	0.09**	0.11	0.09*	0.12	0.11	0.45	0.19***	0.09	0.09	0.38	0.09***
%C	-0.05	0.13	0.56	0.17**	0.42	0.18*	0.66	0.17***	0.61	0.14***	0.16	0.16
%P	0.29	0.23	0.39	0.25	0.37	0.16*	0.50	0.16***	0.35	0.10***	0.16	0.10
%AR	0.84	0.06***	0.80	0.23**	0.46	0.11***	0.77	0.14***	0.27	0.09***	0.58	0.09***
N	40		33		37		40		36		40	

Tabla 11.

Heredabilidad ( $h^2$ ) expresada como el coeficiente de correlación intraclase para las características de capítulos en 6 poblaciones de *H. pinnatum*.  $n$  = número promedio de individuos por familia;  $t$  = coeficiente de correlación intraclase;  $s_t$  = desviación estándar. Valores obtenidos de 11 familias en cada población. Ver simbología en la Tabla 4.

	GOLONDRINAS		MIRADOR		HUICHAPAN		TULA		ZITACUARO		SAN BARTOLO	
	t	$s_t$	t	$s_t$	t	$s_t$	t	$s_t$	t	$s_t$	t	$s_t$
NOSEM	34.1	12.7	58.5	12.5	45.3	13.1	-	-	19.1	10.5	26.1	16.7
NOC	27.0	11.8	44.2	14.0	68.9	11.5	57.3	12.4	75.7	9.0	19.8	10.6
NOI	10.2	8.2	35.0	13.9	56.8	12.5	53.9	12.8	62.9	11.7	20.2	10.7
NOP	20.6	10.7	47.8	13.9	55.2	12.6	79.1	8.0	14.6	9.5	32.9	12.6
NOAR	94.3	2.6	29.5	13.4	85.0	6.1	71.5	10.0	30.7	12.4	70.6	10.2
LONGAR	55.7	12.6	29.3	13.4	51.0	12.9	77.7	9.7	34.5	12.8	3.4	NS
LONG.C	42.2	13.1	21.6	12.3	75.1	9.1	80.7	7.6	48.5	13.1	16.4	9.8
LONG.P	69.6	10.4	36.9	13.9	69.1	10.5	88.0	5.1	8.2	NS	23.4	11.3
AN.P	39.3	13.0	50.1	13.8	43.7	13.1	69.8	10.4	21.3	11.0	22.9	11.2
%C	20.9	10.8	49.3	13.8	62.3	11.8	68.8	10.6	65.2	11.3	22.6	11.1
%I	10.7	8.3	26.5	13.0	59.4	12.2	39.2	13.1	24.5	11.5	33.8	12.7
%P	5.3	NS	30.3	13.5	63.5	11.2	67.0	11.0	72.6	9.8	10.5	8.2
%AR	96.7	3.2	47.2	13.9	84.3	6.4	72.2	9.1	34.4	12.9	68.6	10.6
n	8.94		6.16		8.95		8.73		8.62		8.84	

Heredabilidad =  $t/100$ .

muy altas (Falconer, 1960).

Las estimaciones de la heredabilidad Por medio de regresiones Padres-hijos y Por el coeficiente de correlación intraclase, estan bien correlacionadas entre si ( $r = 0.59$ ;  $n = 71$ ;  $P < 0.0001$ , ver Figura 7). Esto brinda soporte al argumento de que ambos estadísticos son buenos estimadores de la heredabilidad. Sin embargo, una comparación de los valores Promedio de las heredabilidades de las características de cabezuelas, estimadas Por medio de regresiones Padres-hijos y Por el coeficiente de correlación intraclase, indica que ambos grupos son significativamente diferentes, esto coincide con los valores esperados ( $b = 0.33 \pm 0.28$  DE;  $t = 0.46 \pm 0.25$  DE. Prueba de  $t$  Pareada = 4.50;  $P < 0.0005$ ;  $n = 71$ ).

Las medidas de morfología de Plantas fueron tan solo susceptibles de la estimación de  $t$ , ya que en las Poblaciones Paternales no se tomaron estos valores. La Tabla 12 muestra los datos determinados Para características vegetativas de Plántulas y adultos. En general se puede percibir que los valores son altos en la mayoría de los casos (superiores a 0.25). El rango de valores Para una característica es muy grande. Por ejemplo en la Población San Bartolo la altura a la Primera ramificación Presenta una  $t$  que no difiere de 0 (Anova de una vía;  $P > 0.05$ ), mientras que en las demas Poblaciones se encuentran valores significativos consistentemente altos.

La vida reproductiva de las Plantas difiere significativamente entre familias. En una muestra de 5 familias con aproximadamente 9 individuos cada una, se evaluó la Producción de cabezuelas, la edad a la Primera reproducción, la edad a la muerte y el intervalo reproductivo. En todos los casos existen diferencias significativas entre los Promedios familiares, excepto en el intervalo reproductivo. Ciertas familias producen mas cabezuelas que otras en el mismo lapso de vida reproductiva (Tabla 13). Aparentemente, el hecho de reproducirse mas temprano o mas tarde no tiene consecuencias en el número de Propágulos producidos y aunque algunas familias comienzan a reproducirse mas temprano y otras terminan significativamente mas tarde, esto no provoca las diferencias en la Producción de cabezuelas al nivel de familia.

## II. COMPONENTES DE LA VARIANCA EN LAS CARACTERISTICAS DE HISTORIA DE VIDA: ANALISIS DE LAS POBLACIONES.

Para estimar la diferenciación entre Poblaciones, se efectuó una evaluación de los componentes de variancia Para todas las Poblaciones conjuntamente Por medio de un analisis de variancia anidado (Población-familia-individuo). Los componentes de variancia en este caso, reflejan las caracte-

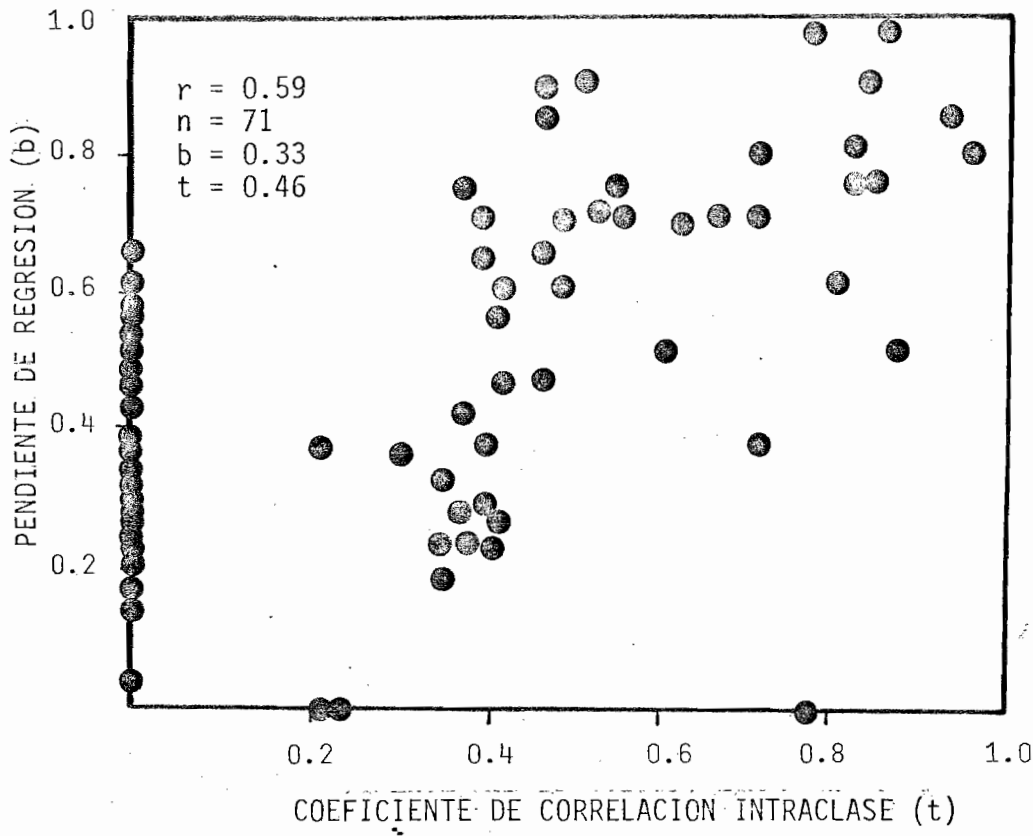


Figura 7.  
Correlación entre las heredabilidades obtenidas con el coeficiente de correlación intraclase y la pendiente de regresión padres-hijos.



Tabla 12.

Heredabilidad ( $h^2$ ), expresada como el coeficiente de correlación intraclase para las características de morfología vegetativa de plantas en 6 poblaciones de Heterosperma pinnatum.  $t$  = coeficiente de correlación intraclase;  $s_t$  = desviación estándar;  $n$  = número promedio de individuos por familia. Valores obtenidos de 11 familias en cada población. Ver simbología en la Tabla 3.

	GOLONDRINAS		MIRADOR		HUICHAPAN		TULA		ZITACUARO		SAN BARTOLO	
	t	$s_t$	t	$s_t$	t	$s_t$	t	$s_t$	t	$s_t$	t	$s_t$
LONPLT	23.4	11.5	-57.1	13.0	-70.9	10.9	29.8	13.5	-52.3	13.8	25.7	11.7
ANPLT	-51.1	13.1	30.4	13.4	-43.3	14.1	-65.1	12.3	-44.4	14.0	-33.7	12.7
LON/AN	-42.9	13.3	-41.5	14.0	-55.8	13.5	-49.5	14.2	-48.8	14.0	24.5	11.5
LONGPL	13.1	9.6	-43.0	14.7	-80.9	8.1	-62.5	12.8	-65.3	12.1	-64.0	11.5
LONGla	13.6	9.7	-41.7	14.8	13.1	9.5	-44.4	14.4	14.9	9.9	27.6	12.0
LlR/LPL	15.3	10.1	-59.1	13.3	17.5	10.7	-40.0	14.3	-39.0	13.9	11.6	8.7
ALTla	22.9	11.7	-45.3	14.7	-77.8	9.0	-65.0	12.4	-69.0	11.3	NS	
NORAM	11.5	9.2	-45.8	14.6	26.2	12.5	20.8	11.9	22.6	11.7	-31.9	12.5
DIAFL	10.0	8.4	-37.9	14.0	26.5	10.6	-62.5	12.8	-63.0	12.5	-46.6	13.2
n	8.94		6.16		8.95		8.73		8.62		8.84	

heredabilidad =  $t/100$ .

33 de 54  $h^2 > 30$

17 de 33  $s_t > 25\%$

Tabla 13.

Número de cabezuelas, edad de inicio de la reproducción y edad de muerte para una muestra de 5 familias de la población Huichapan. Los valores asociados a la misma letra no son significativamente diferentes (SNK;  $P > 0.05$ ). Los valores entre paréntesis indican una desviación estandar.

FAMILIA	301	307	318	329	335
NUMERO DE CABEZUELAS	12.23 <sup>a</sup> (3.42)	6.25 <sup>b</sup> (1.75)	6.00 <sup>b</sup> (1.15)	5.56 <sup>b</sup> (1.60)	7.22 <sup>b</sup> (2.05)
EDAD PRIMERA REPRODUCCION	20.61 <sup>a</sup> (7.40)	33.50 <sup>b</sup> (8.98)	37.70 <sup>b</sup> (11.36)	16.11 <sup>a</sup> (4.73)	15.89 <sup>a</sup> (3.62)
EDAD DE MUERTE	71.54 <sup>a</sup> (8.58)	74.00 <sup>a</sup> (8.98)	73.00 <sup>a</sup> (7.53)	56.44 <sup>b</sup> (20.61)	60.67 <sup>ab</sup> (13.53)
INTERVALO REPRODUCTIVO	50.93 <sup>a</sup> (13.67)	40.50 <sup>a</sup> (10.65)	35.30 <sup>a</sup> (15.41)	40.33 <sup>a</sup> (18.99)	44.78 <sup>a</sup> (12.78)

ísticas genéticas adscribibles a: i) diferenciación genética Promedio entre Poblaciones, dada Por la contribución Porcentual de componentes de variancia a nivel de Poblaciones (ya que todas las Poblaciones fueron crecidas en condiciones ambientales similares), ii) componentes genéticos Promedio de la variancia, dados Por lo componentes de la varianza entre familias dentro de Poblaciones. Estos dos casos suponen que las interacciones genotipo ambiente son despreciables.

Las Tablas 14 y 15 muestran en la diagonal Principal de la matriz los resultados de  $t$  tanto Para las características morfológicas de Plantas como Para las características de cabezuelas. Un análisis superficial de ambas Tablas indica que Para todas las características, es mayor la componente de variancia debida a familias, que la debida a Poblaciones (Poblaciones nunca mayor de 25%). Se ha dado diferenciación entre Poblaciones, Pero Gran Parte de la variación genética se explica Por los componentes dentro de Poblaciones, se Podría decir que en cualquier Población, las características tienen Gran Potencial evolutivo.

De las 13 características de aquenios y cabezuelas, 11 Presentan valores Poco mas Pequeños de los componentes de variancia debidos a Poblaciones que los debidos a familias. Es notable el hecho de que el caso que representa la contribución Proporcional de aquenios tipo "P" al total, Presenta la variancia debida a Poblaciones tan Grande como la debida a familias. Esto indica una Gran diferenciación genética entre Poblaciones. Los extremos de variación fenotípica en los valores Promedio del Porcentaje de aquenios tipo "P" son la Población Mirador y la Población Tula. No resulta sorprendente la obtención de elevados valores de  $t$  Para el Porcentaje de aquenios "C" y "P", ya que la elección de las Poblaciones se hizo tratando de cubrir el mayor espectro de variación en las Proporciones de cada tipo de aquenio. Esto sugiere diferenciación entre Poblaciones debida a historias evolutivas diferentes, lo cual ha conducido Probablemente a rearrreglos genéticos diferentes, Por ejemplo en el numero de semillas y las Proporciones de aquenios en las cabezuelas. En ambos casos la componente Porcentual de la variancia dentro de Poblaciones juega tambien un importante Papel, que indica que aún existe Potencial de diferenciación entre Poblaciones.

### III. CORELACIONES GENETICAS ENTRE CARACTERISTICAS

Los resultados de correlación genética al nivel de Población y familia (correlación genética aditiva entre y dentro de Poblaciones) Para las características de las cabezuelas se muestran en las Tabla 14. Algunas características estan negativamente correlacionadas entre sí, como los números y Proporciones de aquenios, estas

Tabla 14. Matriz de correlaciones genéticas para características de cabezuela en *H. pinnatum*. El número superior en cada hilera, indica la correlación genética entre poblaciones, y el inferior, la correlación genética dentro de poblaciones.  $\bar{X}$  = promedios (mm); s = desviación estándar; CV (%) = coeficiente de variación. Ver simbología en la Tabla 4.

NOC	NOI	NOP	NOAR	LONGAR	LONGC	LONGP	ANP	NOSEM	% C	% I	% P	% A	
29.26	-52.38	-93.02	66.37	81.83	81.21	117.42	-61.99	-56.94	94.94	-42.42	-98.15	86.92	
68.01	-45.65	-15.74	10.79	28.32	48.33	28.32	10.94	33.34	88.44	-60.82	-45.19	-00.16	NOC
	08.20	76.16	-10.51	34.17	17.88	-103.90	144.97	96.74	-80.08	92.81	06.81	-44.14	
	43.98	06.80	25.63	00.53	-01.49	12.51	02.81	26.50	-59.55	87.35	-12.53	22.38	NOI
		29.35	-31.14	-76.60	-83.01	-158.80	42.28	82.53	-98.56	56.05	99.16	-60.55	
		43.32	22.64	10.31	06.79	14.74	48.35	75.41	-48.61	-30.84	84.35	03.24	NOP
			27.88	53.77	41.20	136.44	-05.81	14.12	40.12	-33.88	37.85	93.95	
			79.22	39.10	36.86	50.77	27.04	39.97	-03.76	08.71	03.75	95.71	NOAR
				20.90	09.51	00.00	11.08	-08.79	64.28	50.49	-88.54	61.44	
				51.58	69.31	58.10	48.90	27.91	17.71	-14.22	-06.78	35.69	LONGAR
					34.74	83.78	-117.97	-86.75	92.51	-121.21	-77.45	69.97	
					53.86	74.59	57.87	38.92	34.96	-19.78	-21.78	28.29	LONGC
						01.20	-128.55	-152.45	80.35	75.34	74.09	-20.95	
						49.51	71.60	38.73	09.53	22.11	31.41	-14.44	LONGP
							12.78	60.17	-75.96	168.87	39.24	-23.96	
							46.54	49.19	-08.91	-23.45	32.32	17.45	ANP
								13.12	-72.19	72.71	62.77	-05.23	
								42.52	-06.16	-22.83	28.57	15.84	NOSEM
									49.31	-66.01	-98.53	68.47	
									62.64	-55.27	63.60	-01.97	% C
										03.96	56.19	58.92	
										42.97	-29.16	17.53	% I
											38.22	-64.34	
											38.98	-13.98	% P
												33.09	
												77.87	% A
3.28	2.99	5.86	5.52	1.74	8.31	3.67	2.36	12.12	27.72	24.99	47.28	45.26	$\bar{X}$
0.79	0.99	1.59	1.31	0.18	0.85	0.38	0.26	1.87	6.47	7.82	9.64	9.60	s
24	33	27	24	10	10	10	11	15	23	31	19	21	CV (%)

correlaciones son de esperarse pues las cantidades no son independientes y el incremento numérico de un tipo se da en gran parte (mas no completamente), a expensas de decrementos en los demás. El número de aqúenios centrales esta negativamente correlacionado con el número de aqúenios intermedios y periféricos en ambos niveles y positivamente correlacionado con el número de aqúenios con aristas también en ambos niveles. Este patrón se repite en las transformaciones porcentuales, excepto en el caso del porcentaje de aqúenios aristados, donde la correlación al nivel de familias resulta extremadamente pequeña. Del análisis de la Tabla 4 se pueden deducir estos fenómenos, la Población Zitácuaro, aunque presenta tantos aqúenios centrales como la Población Mirador, presenta alrededor del doble de aqúenios aristados que 5 de las Poblaciones restantes. La presencia de aqúenios con aristas distingue a una Población de otra en terminos genéticos y ha conducido a divergencias notables en cada Población.

Si analizamos las relaciones entre el número de aqúenios con aristas y las demás características, se observa que la componente mas importante se da entre Poblaciones, siendo la covariancia dentro de Poblaciones prácticamente nula. El porcentaje de aqúenios con aristas esta genéticamente asociado en ambos niveles con la longitud de las aristas y la longitud del aqúenio central mas largo. Si se cambia cualquiera de estas características, concomitantemente tendremos cambios en las otras características y la tasa de cambio se acelerará, si por ejemplo, seleccionamos el grupo completo a la vez, tanto entre las diferentes Poblaciones (selección de grupo; ver Wilson, 1981), como dentro de Poblaciones (selección individual darwiniana). En algunos casos se presenta la combinación: correlación negativa entre Poblaciones y positiva dentro de Poblaciones. El número de aqúenios "P", anchura de aqúenios "P", número de aqúenios "I" y el porcentaje de aqúenios con aristas, representan este caso. La situación inversa se presenta con el número de aqúenios "C" y su porcentaje. Si cambia por alguna fuerza evolutiva el valor promedio del porcentaje de aqúenios con aristas, junto con algún grupo de las variables anteriormente enumeradas, tendremos aumentos o disminuciones en la tasa de evolución, dependiendo del nivel de cambio y del signo de las correlaciones. El número de aqúenios por cabezuela (tamaño de camada), presenta una elevada correlación genética en ambos niveles, con el número de aqúenios intermedios y periféricos y con la anchura de y porcentaje de aqúenios periféricos. Si se incrementa el número total de aqúenios por capítulo, se incrementan a la par las demás características, principalmente el número de aqúenios periféricos. Si lo vemos al nivel de selección entre Poblaciones, en todos los casos cambia rápidamente el porcentaje de aqúenios "C" en sentido negativo, mientras que dentro de Poblaciones el cambio es casi nulo, lo cual no es evidente en las correlaciones fenotípicas.

Tabla 15. Matriz de correlaciones genéticas para características de morfología de plantas de *H. pinnatum*. El número superior en cada hilera indica la correlación genética entre poblaciones, y el inferior, la correlación genética dentro de poblaciones.  $\bar{X}$  = promedio (cm); s = desviación estándar; CV (%) = coeficiente de variación. Ver simbología en la Tabla 3.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	
11.44	113.95	00.00	47.71	61.73	00.71	-18.00	65.62	-43.82	LONG. PLT.
50.61	52.83	58.53	71.78	64.08	15.89	-15.39	49.92	-23.76	
	12.24	00.00	34.49	54.05	06.58	-00.21	60.22	-27.07	A. PLT.
	53.41	-36.59	46.65	17.91	25.82	-18.31	04.62	08.21	
		00.00	00.00	00.00	00.00	00.00	00.00	00.00	LONG/AN.
		46.45	39.59	52.06	-4.99	-38.29	49.50	-34.90	
			14.99	57.74	05.61	-10.97	42.96	-41.96	LONG. PL.
			64.94	79.44	48.86	-54.51	61.61	-48.55	
				15.84	-31.59	-84.02	99.48	-103.43	LONG. 1R
				59.47	15.50	-53.08	94.03	-60.02	
					17.16	76.54	-47.86	57.47	L1R/LPL
					24.66	41.24	-03.44	20.94	
						11.72	-89.66	102.66	ALT.1R
						27.25	-55.26	75.09	
							09.47	103.00	NUM. R.
							31.99	-70.49	
								13.77	DIA FL.
								45.40	
4.98	3.40	1.49	25.21	8.25	7.94	2.25	0.33	0.30	$\bar{X}$
0.96	0.51	0.28	4.47	4.62	2.97	1.02	0.13	0.16	s
19	15	19	18	56	37	45	39	54	CV (%)

Es Posible obtener estimaciones del coeficiente de correlación Genética tan altas como 3, debido a que la correlación no se obtiene directamente de comparaciones Pareadas, sino a Partir de las estimaciones de variancia (Gale y Eaves, 1972). Por esta razón es común encontrar en la literatura, correlaciones Genéticas superiores al valor absoluto de 1. Una de las indicaciones del error de medición, es la Presencia de valores en exceso de 1, como Puede apreciarse, muy Pocos valores en las Tablas 14 y 15 rebasan la unidad.

Del análisis de la matriz de variancia-covariancia Genética de las características morfológicas vegetativas (Tabla 15), Pueden señalarse algunas relaciones interpretables en terminos del Principio de asignación (Lewins, 1968). La altura de las Plantas adultas Por ejemplo, esta negativamente correlacionada con el número de ramificaciones y con el cociente longitud de ramificaciones/altura de Planta, tanto al nivel de familias, como al nivel de Poblaciones. Estas mismas relaciones se evidencian desde el estadio de Plántulas, donde ocurre este mismo Patrón. Incidentalmente, el cociente longitud de la Primera ramificación sobre la altura de la Planta, el cual es una medida de la forma de la Planta, esta negativamente correlacionado con la mayoría de las mediciones lineales, tanto en estadios de Plantulas como en los adultos. En General, las demas correlaciones entre características son interpretables en los terminos enunciados, excepto en algunos casos, los cuales resultan sumamente interesantes. Por ejemplo, el seleccionar Plántulas mas vigorosas (ya sea en altura o en anchura), conduce finalmente a seleccionar un adulto mas alto con mas bajas y mas largas y numerosas ramificaciones, hecho no evidenciado Por las comparaciones fenotípicas.

La altura a la Primera ramificación se encuentra negativamente correlacionada en ambos niveles con la longitud de la Plántula, la anchura de la Plántula, la altura de la Planta, la longitud de la Primera ramificación y el numero de ramificaciones. A la vez, la edad a la Primera reproducción se encuentra tambien negativamente correlacionada en ambos niveles con la longitud de la Plántula, altura de la Planta y longitud de la Primera ramificación. La edad edad a la Primera reproducción, indica que Plantulas, o Plantas mas grandes o con ramificaciones mas grandes, se reproducen a edades menores (y Por lo tanto la edad fisiológica, y no la edad cronológica -tamaño-, Puede ser una medida de la reproducción). La altura a la Primera ramificación y la edad a la Primera reproducción son buenos indicadores del vigor, tanto de Plántulas como de adultos.

En dos casos se Presentan correlaciones negativas entre Poblaciones y Positivas dentro de Poblaciones. La anchura de Plántula respecto a la edad a la Primera reproducción y la longitud de la Primera ramificación respecto al cociente longitud de la Primera ramificación sobre longitud de Planta,

representan estos casos. La situación inversa se da en 6 correlaciones; la edad a la primera reproducción, la longitud sobre anchura de la plántula y el número de ramificaciones, están positivamente correlacionadas entre poblaciones con la anchura de la plántula, el cociente longitud de la primera ramificación sobre longitud de planta, la altura a la primera ramificación y la edad a la primera reproducción, mientras que la correlación dentro de poblaciones es negativa. Estos últimos 4 casos son muy interesantes, pues las correlaciones genéticas entre poblaciones son de cero, lo que indica que no se presentan patrones asociativos entre características entre poblaciones, mientras que, aparentemente sí existe asociación genética dentro de poblaciones.



## DISCUSION: ANALISIS GENETICO

Aunque en muchos casos se ha mostrado la existencia de reproducción diferencial a partir de observaciones fenotípicas (P. ej. innumerables casos agronómicos de agricultura y ganadería práctica), las ventajas diferenciales de los fenotipos no tienen sentido evolutivo a menos de que se demuestre la existencia de variación genética aditiva. Conjuntamente, es de extremada importancia considerar a la variación genética en un ambiente dinámico de interacción entre características. Los fenómenos de cambio selectivo en una característica, pueden alterar otras características genéticamente correlacionadas. Esa asociación genética entre características, puede acelerar o disminuir la tasa de cambio dependiendo del signo de las correlaciones y de las características que se pueden seleccionar conjuntamente.

Los estudios en que se han medido los componentes genéticos de la variación (basicamente en plantas y animales domesticados), han encontrado una gran correspondencia entre las características importantes para la adecuación y la escasa variabilidad genética (ver P. ej. Falconer, 1960). Sin embargo, estudios llevados a cabo en poblaciones naturales muestran en la mayoría de los casos una aparente contradicción con la teoría propuesta originalmente por Fisher (1930). Por ejemplo Findlay y Cooke (1983) encontraron para Anser caerulescens (Aves) que la heredabilidad del tamaño de camada es mucho mayor que el esperado; la misma situación es aplicable para los valores de heredabilidad obtenidos por Arnold (1981b) en Thamnophis elegans (Reptilia), para respuestas conductuales de ingestión y por Boag y Grant (1978), para la morfología del pico de Geospiza fortis (Aves) en las islas Galápagos, y en general para los datos de plantas presentados en la Tabla 1.

El porque de la persistencia de variación genética en las características morfológicas de las cabezuelas y las plantas de Heterosperma pinnatum, puede deberse a diferentes causas. Bradley (1982) y Hartl (1980) presentan las diferentes hipótesis alternativas para explicar la persistencia de variancia genética. Los experimentos de selección para invalidar cada una de ellas, podrán darnos la respuesta, estos no se tratan en este trabajo, aunque algunas de estas hipótesis pueden discutirse a priori. La heterosis probablemente no es importante. La comparación entre los resultados de las heredabilidades obtenidas por las regresiones hijos-padres (variancia genética aditiva) y el coeficiente de correlación intraclase (variancia genética total), indicaría la diferencia. Sin embargo, ya que ambas

Generaciones se crecieron en ambientes distintos (invernadero y campo), Pierde un Poco de fuerza el argumento. A Pesar de esto, existe una buena correspondencia entre ambos estimadores, Por lo que Puede decirse, con las Precauciones del caso, que una Proporción apreciable de la variancia, es variancia Genética aditiva, y no variancia de dominancia. Fenómenos de selección variable como la selección cíclica son una mejor Posibilidad, Pues la variación en la distribución de la Precipitación es alta, existiendo años con lluvias muy tempranas y años con lluvias tardías. De este modo se seleccionarían los individuos que Producen una mayor Proporción de los ahenos "C" un año determinado, mientras que en otro, los individuos que Producen una mayor Proporción de los ahenos "P" Presentarían una mayor ventaja selectiva. Este, Por supuesto es un esquema muy simple, Pues el espectro de variación en los tipos de ahenio es continuo, al igual que el espectro de variación en la Precipitación y su distribución dentro y entre años. Finalmente, algunas otras hipótesis de Persistencia de las variación Genética, Pueden ser consideradas dentro de este apartado, como la selección dependiente de la frecuencia, dependiente de la densidad y la selección disruptiva, las cuales son discutidas ampliamente Por Hedrick et al. (1978).

En General, la variación Genética en las distintas características estará explicada Por una u otra hipótesis (ver Hartl, 1980, Cap 3, Tabla X y P. 223 y sigs.), aunque este trabajo no se ocupa de los experimentos selectivos Para Probarlo.

En la mayoría de los trabajos se ha utilizado el cálculo de heredabilidad a Partir de la suposición de que las familias son familias de medios hermanos o de hermanos completos, ya que evidencias del sistema de cruce indican que en Promedio, esperamos este tipo de descendencia. Sin embargo, Para una evaluación exacta se necesita construir la descendencia a Partir de cruces artificiales, de forma tal que se tenga la certeza de que las familias son uniformes, ya sean hermanos completos o medios hermanos. En los trabajos de Primack y Antonovics (1981), Antlfinger (1981), Law et al (1977) y muchos otros, no se realizan cruces controladas Para verificar el estado Genético de la descendencia respecto a los Progenitores, Por lo que no se tiene la seguridad de que sus estimados de  $h^2$  no Presenten desviaciones respecto al valor real. Es razonable suponer que aun cuando los valores Presentan desviaciones, estas no resultan muy grandes, Pues en general se conocen bien los sistemas reproductivos de las especies estudiadas. En este estudio se supone que las familias son producto de autofertilización. Sin embargo la estimación Por medio de familias Pueden conducir a desviaciones de los datos (Por las suposiciones de diseño), hecho que no sucede en el caso de las regresiones Padres-hijos. Una conclusión importante de los trabajos antes citados, es el mostrar la evidencia de altos valores de variación Genética Para un grupo determinado de condiciones

ambientales Para características con un marcado valor adaptativo.

Conocidas las heredabilidades y los Patrones de variación Genética, es Posible Predecir el efecto de la selección sobre una o Varias características. En *H. Pinnatum* las características de los achenios y cabezuelas y morfología y fenología, Probaron tener componentes de variación Genética importantes, y Por lo tanto ser sujetos de selección. Además la estructura de correlaciones Genéticas Permite deducir algunas relaciones observadas en el análisis de la variación fenotípica.

Es importante considerar que todas las mediciones Para la obtención de  $t$  se efectuaron en un ambiente diferente del ambiente natural de cada Población (condiciones de invernadero), Por lo que las medidas de variación Genética son aplicables unicamente a este ambiente, aunque Puede suponerse, Por extensión, que en otras condiciones también Puede expresarse esta variación. Al crecer a las 6 Poblaciones en el mismo ambiente, en condiciones relativamente controladas, se homogeneiza la variancia ambiental, Por lo que el cociente  $Vg/VP$ , seguramente adquiere valores grandes. La estimación de los componentes de variancia Genética en estos casos, conduce a una sobreestimación de la variancia Genética aditiva. Esta afirmación, no es aplicable a las regresiones Padres-hijos, ya que en este caso las suposiciones son diferentes de la descomposición de la variancia dentro y entre familias. La fuente de error en este caso, Podría ser la colecta de los Padres en el campo asociada al crecimiento de los hijos en el invernadero. Esta forma de análisis es el caso extremo de subestimación de la heredabilidad, Pues los fenotipos Paternales o los fenotipos de los descendientes Pueden resultar distintos dada la norma de reacción (interacciones genotipo-ambiente, ver Suzuki et al. 1981). Esto Por lo tanto, conduce a una diferencia mayor que la esperada que el caso en el cual se hubiesen crecido ambas generaciones en condiciones ambientales idénticas. El cociente  $Vg/VP$  en este caso es mas pequeño que el esperado. La comparación Pareada entre los valores Promedio de heredabilidad obtenidos Por las regresiones Padres-hijos respecto a las obtenidas usando el coeficiente de correlación intraclase, es consistente con la Predicción de que encontraríamos una mayor componente de variancia ambiental con el valor de  $b$  (Porque los Padres crecieron en el campo y los hijos en el invernadero), que con el valor de  $t$  (ya que los hijos crecieron en condiciones ambientales homogéneas).

Ya que las Plantas Paternales crecieron en el campo bajo un amplio rango de condiciones ambientales, Pueden confundirse los efectos de carácter materno o de "acarreo" (carry-over) con los efectos Genéticos. Este efecto no se elimina Por crecer a la descendencia en condiciones uniformes. Achenios colectados en el campo Pueden diferir Por ejemplo, en la cantidad de reservas en el endospermo,

simplemente por que las plantas maternas crecieron en condiciones ambientales mas adecuadas. Esto puede conducir a diferencias en las plántulas y los adultos de la siguiente generación. Los efectos maternos en *H. pinnatum* sin embargo, pueden no ser tan relevantes, pues el efecto materno se difumina porque la madre asigna diferencialmente la energía a los cigotos al generar diferentes tipos de ajuenio. Esto, mas que producir una descendencia mas parecida, produce diferencias entre los hijos. Sin embargo, para evitar estos efectos al máximo, se analizará posteriormente una segunda generación (con dos poblaciones solamente) de plantas crecidas en el invernadero. El análisis con un descendiente de cada uno de los 10 individuos de una familia de la primera generación eliminara este efecto, pues cada uno se generó en un ambiente materno distinto y solo restan entonces los efectos de los abuelos, los cuales son seguramente despreciables e imposibles de eliminar en las generaciones subsecuentes. Una forma alternativa, es utilizar el peso del ajuenio como una covariable, de tal manera que los efectos debidos al ambiente nutricional del tipo de ajuenio, sean eliminados (Schaal, 1984).

Primack y Antonovics (1982) y Schmidt (1982), critican el uso de medidas de variancia genética obtenidas en familias crecidas en el invernadero. El argumento es que el lugar donde es importante medir la variación genética en las características fenotípicas, es el campo, junto con la vegetación y el ambiente físico natural. Es razonable suponer que esta crítica es a su vez sujeta de crítica, pues el hecho de medir los componentes genéticos en condiciones naturales no explica ni mas ni menos de la variación, si no tomamos en cuenta la norma de reacción de los genotipos, o al menos si no se asocian a esta medición las respuestas genéticas posibles, en el espectro de condiciones ambientales posibles para ese habitat particular. En un extremo de condiciones ambientales determinadas, podremos encontrar que no existe variación genética detectable (ya que la variación ambiental es muy grande en forma relativa), mas en el otro extremo encontramos la posibilidad de vigorosas respuestas a la selección. Además existe un peligro al hacer los estudios en el campo pues no es posible mezclar aleatoriamente los ambientes, y por lo tanto se introducen errores asociados a correlaciones e interacción genotipo-ambiente (Findlay y Cooke, 1983; Feldman y Lewontin, 1975).

Como se ha mencionado, no es tan importante conocer si existe variación genética aditiva en una característica determinada, ya que esta puede no responder a la selección direccional. La estructura de correlaciones genéticas entre características puede marcar un límite. El caso de selección de una cabezuela con mas ajuenios centrales y mas ajuenios por cabezuela, es un ejemplo simple de características que presentan variación genética aditiva, pero que por estar correlacionadas negativamente responden en forma muy lenta o nula a la selección. La característica porcentaje de ajuenios

con aristas esta Positivamente correlacionada con la longitud de los achenios centrales y Periféricos, lo que indica que si un individuo Presenta cabezuelas con mas achenios centrales, Presentará tambien un mayor número de achenios con aristas, aristas mas grandes y en general achenios mas grandes. Si se ve a las Poblaciones como un conjunto, se espera que a incrementos en el número de achenios centrales, la anchura de los achenios Periféricos y el número de achenios Por cabezuela, disminuyan Por estar negativamente correlacionados. Sin embargo, al nivel de familias, independientemente de la afiliación Poblacional, se da el fenómeno contrario. Estos casos son evidencia directa de un alto grado de diferenciación y rearrreglos Genéticos entre de las Poblaciones. Estos resultados no son triviales, ya que indican un Paralelismo entre las correlaciones fenotípicas y las correlaciones Genéticas, siendo este el caso general Para todas las características. Solo en algunos casos, esta identidad se Pierde y relaciones obvias en el análisis Genético Pueden no estar evidenciadas en los resultados fenotípicos (P. ej. una correlación Genética Positiva dentro de Poblaciones entre el número de achenios y el numero de achenios "C"). Esta observación es contrastante con lo encontrado Por Primack y Antonovics (1982) en Plantaño mayor. En este caso, las correlaciones fenotípicas llevan en muchos casos, direcciones contrarias a las correlaciones Genéticas.

La característica responsable de la mayor Proporción en el incremento numérico total de achenios, es el número de achenios Periféricos. Si se aumenta el número de achenios "P", el número total se incrementa sin que los otros tipos de achenio cambien en igual magnitud. Si estos valores los transformamos a Proporciones, tendremos una forma de variar rapidamente los Porcentajes de cada tipo alterando tan solo el valor numérico de los achenios "P", el cual puede ser expandido o contraído en forma relativamente simple. Un aumento en el numero de flores Por capítulo, involucra simplemente un aumento de los meristemos florales no diferenciados. De esta manera se aumenta o disminuye facilmente la Producción de achenios Por capítulo (Stebbins, 1974; P. 31 y sigs.). Este fenómeno es tambien aparente en la Tabla 3, donde la Población que Presenta el mayor Porcentaje de achenios "C", Presenta tambien el menor número de semillas Por capítulo (Mirador;  $\%C = 51.7$ ; NSEM = 9.6) y la Población con un mayor número Presenta la menor Proporción de achenios "C" (Tula;  $\%C = 17.5$ ; NSEM = 12.4). Las demás Poblaciones caen en el intervalo dado Por estos valores extremos.

Las diferencias Poblacionales en los componentes de la variancia entre familias, Pueden explicarse de 2 formas: i) La variancia puede ser mas grandes en Poblaciones que ocupan ambientes mas diversos y menor en aquellas que se encuentran en sitios mas uniformes, Pero tambien ii) las diferencias en variancia Pueden reflejar diferentes tasas de cruzamiento natural (Abbot, 1976). Aunque en H. pinnatum es muy clara la Persistencia de un sistema reProductivo cerrado, diferencias

en la densidad de Plantas reProductivas o diferencias en la abundancia de los Polinizadores en un cierto tiempo, Pueden alterar la tasa de cruzamiento y Por lo tanto el grado de variación dentro y entre familias. Si el coeficiente de consanguinidad ( $F$ ) es cercano a 1, la variación dentro de familias es Pequeña respecto a la variancia entre familias, si es Pequeño, se da el caso contrario (Allard et al., 1968).

Un aspecto Poco considerado en los trabajos de Genética cuantitativa ha sido la evaluación de la norma de reacción, esto es, visualizar las interacciones Genotipo-ambiente. Estas han sido muy Poco exploradas, aun cuando representan la información básica Para el estudio de la variación en medios heterogéneos (en tiempo y espacio). Características tan importantes como el tamaño de camada, la fecundidad, la longevidad y la edad a la Primera reProducción, responden diferencialmente a la temperatura y el fotoperiodo entre diferentes Genotipos del hemiptero OncoPelta fasciculata (Dingle et al., 1982). El caso de interacción temporal Genotipo-ambiente Para algunas características de cabezuelas de H. Pinnatum, se ilustra en el Apéndice II. Ya que no se controlaron las variables ambientales, existió un notable cambio en el ambiente lumínico y térmico en condiciones de invernadero. Aunque estos no necesariamente son los efectos causales del cambio, si afectan al equilibrio fisiológico de la Planta. Esto Provoca respuestas en las características estudiadas, aunque en algunos casos, no existen Patrones significativos de cambio, en los que este es significativo, la tasa es relativamente Pequeña.

Los Pasos siguientes en este estudio, serán la medición de las respuestas selectivas en ambientes naturales y artificiales, dada una cierta heredabilidad y una estructura Particular de correlaciones Genéticas. Podremos entonces Predecir el cambio esperado y compararlo con el valor real. El énfasis en realizar los experimentos de selección, se debe a que aunque en toda esta discusión se hacen referencia a fenómenos de selección natural, esta no es necesariamente la mas importante fuerza evolutiva que explica la divergencia Genética entre Poblaciones. Otros fenómenos evolutivos Pueden estar incluidos, como Por ejemplo: la mutación, la deriva Genética y el flujo Genético, Principalmente. Las Presiones de mutación Por si solas, no Pueden explicar la Gran diferenciación existente entre Poblaciones, ya que las tasas de mutación deberían ser muy Grandes Para alterar la expresión de características que aparentemente son determinadas Por un Gran número de Genes con Pequeños efectos aditivos (Dobzhansky et al., 1977). El flujo Genético debe de ser muy Pequeño al menos en su componente de flujo de Gametos, Pues la autogamia es Predominante. La componente de flujo de Propágulos, seguramente es mas Grande, aunque los sitios donde crece H. Pinnatum son sitios con Perturbación recurrente, y como han anotado Ellner y Schmida (1981), el habitat abierto Provoca un incremento en la Probabilidad de encontrar sitios seguros cerca de la Planta maternal. La

dispersión a larga distancia remunera poco debido a que existen correlaciones ambientales en áreas geográficas muy grandes, mayores que la dispersión máxima posible. Otra evidencia mas de que el flujo genético no es muy importante, es que poblaciones muy cercanas entre si, presentan notables diferencias fenotípicas (Venable, com. Pers.; Búrquez, obs. Pers.). La deriva puede jugar un papel relevante en la explicación de las diferencias poblacionales, pues aunque las poblaciones, en general comprenden un gran número de individuos, el número efectivo de individuos ( $N_e$ ) puede ser pequeño dada la aparentemente baja tasa de cruzamiento natural. El fenómeno del efecto del fundador no puede descartarse a priori, sin embargo, la variancia existente entre y dentro de familias es una evidencia en contra de esta hipótesis. La selección natural, bien puede explicar gran parte de las diferencias poblacionales, ya que se muestra que existen patrones consistentes de germinación, sobrevivencia y dispersión diferencial, además de que mantiene el polimorfismo de los aphenos en una aparente persecución de las condiciones cambiantes del medio ambiente. La conjunción de selección natural, deriva genética y flujo genético, pueden jugar un importante papel adaptativo. La interacción de estas tres fuerzas como promotoras de la adaptación fue propuesta por Wright (1932; ver Templeton, 1982) en la teoría de los equilibrios intermitentes ("Shifting balance theory"). La deriva genética puede conducir a diferentes picos adaptativos conjuntamente con la selección natural y el flujo genético. Diferentes ambientes o cambios ambientales en un sitio conducen a cambios en la densidad, los sistemas reproductivos y el flujo genético (Templeton, 1982). Para evaluar el papel de la deriva genética en cada población se necesitan evaluar 3 aspectos fundamentales: 1) que el tamaño efectivo de la población sea pequeño, 2) que las subpoblaciones estén bien aisladas y 3) que no exista, o sea muy pequeña la selección sobre las características involucradas (Falconer, 1960). Para que la selección sea realmente eficaz respecto a otras fuerzas evolutivas, se precisa que el coeficiente de selección exceda la cantidad  $1/4N_e$ , esto es, cuando  $\Delta s$  debida a selección sea mayor que  $1/(4N_e * N_e)$  (Crow y Kimura, 1970). En términos menos formales, en cada evento reproductivo se muestrea la población de gametos, por lo que existen desviaciones respecto al equilibrio de Hardy-Weinberg, estas dependen en su magnitud del número de individuos reproductivos. Este número no puede ser mayor que  $2N_e$ , pues este es el número máximo de gametos que producen los adultos, aunque si puede ser mas pequeño. Supongamos que en una población, ningún gene tiene alelos idénticos en un locus determinado, pero estos son idénticos en adecuación. Dado un cierto tiempo, algunos se perderán pero otros ganarán representación. Mucho tiempo después solo 1 alelo estara presente. Ya que la probabilidad de fijación para los  $2N$  alelos originales era igual, el número de generaciones para la fijación es  $4N$ . Si introducimos selección, el coeficiente de selección deberá exceder el valor de  $1/4N_e$  para ser efectiva respecto a la deriva.

## CONCLUSIONES

Aunque en muchos casos se ha mostrado la existencia de reproducción diferencial a partir de observaciones fenotípicas (P. ej. innumerables casos de agricultura y ganadería práctica), las ventajas diferenciales de los fenotipos no tienen sentido evolutivo a menos de que se demuestre la existencia de variación genética aditiva. Conjuntamente, es de extrema importancia considerar a la variación genética en un ambiente dinámico de interacción. Los fenómenos de cambio selectivo en una característica, pueden alterar otras genéticamente correlacionadas. Dicha asociación genética, puede acelerar o disminuir la tasa de cambio dependiendo del signo de las correlaciones.

Del análisis de los valores fenotípicos, del comportamiento demográfico en condiciones naturales y de las matrices de variancia-covariancia, se desprenden las siguientes afirmaciones:

i) Existe variabilidad fenotípica en la gran mayoría de las características estudiadas.

ii) Los diferentes tipos de agüenio, presentan un comportamiento demográfico diferente en condiciones naturales y controladas.

iii) Un componente de la variabilidad fenotípica, es la variación genética, la cual representa una proporción importante de la variación fenotípica en el ambiente particular en que las características se midieron.

iv) Los resultados de heredabilidad no concuerdan con las suposiciones de los modelos genéticos que no consideran heterogeneidad espacial o temporal. Estos predicen que características asociadas a la adecuación, deben presentar heredabilidades muy bajas.

v) La presencia de valores apreciables de heredabilidad puede ser explicada por modelos genéticos neutralistas (P. ej. King y Jukes, 1969; Nei, 1975), modelos de selección en medios ambientes heterogéneos (P. ej. Levene, 1953), por deriva o flujo genético (ver Hartl, 1980) o por una combinación de diferentes fuerzas evolutivas (P. ej. Wright, 1932).

vi) Existen correlaciones genéticas entre características, estas por lo general son paralelas a las corre-



laciones fenotípicas.

La existencia de Patrones de microdiferenciación fenotípica y genética conducen directamente al estudio demográfico en Poblaciones naturales, donde realmente se pueden medir las Pérdidas o Ganancias en adecuación conferidas por un cierto fenotipo. Sin embargo, si hablamos de evolución de historia de vida, es necesario que se Presenten las evidencias de control genético en las características, las cuales posteriormente se someteran a un análisis demográfico. Este eslabón crucial se ha Pasado Por alto en la mayoría de los estudios demográficos que intentan mostrar los caminos de la evolución de historia de vida. También se ha Pasado Por alto en la mayoría de los trabajos correlativos y teóricos que tratan de explicar o modelar la evolución de un determinado Grupo de características de historia de vida.

*Practicing  
not  
conclusion*

Finalmente, la explicación de Por que existe variación en las características de historia de vida, reside en el estudio del ambito ecológico, donde el medio físico y biótico Provocan un continuo cambio en la estructura de la Población. Los modelos de genética de Poblaciones que no consideran heterogeneidad temporal o espacial, no son una representación adecuada de los rearrreglos genéticos en medios ambientes cambiantes. Diferentes versiones de los modelos Propuestos originalmente Por Levene (1953; ver Hedrick el al., 1978 y Milkman, 1982) y la teoría de los equilibrios intermitentes de Wright (1932), son quizás las mejores explicaciones al caso de evolución de Heterosperma Pinnatum en Mexico central.

?

## CONSIDERACIONES FINALES

Conocido el hecho de que en Heterosperma Pinnatum existe variación fenotípica y de que existen componentes genéticos de esta, podemos investigar los diferentes patrones demográficos en esta especie. Para conocer la evolución de algunas de sus características de historia de vida. Algunos aspectos relevantes de tal investigación, serían por ejemplo, el diseño de experimentos de selección en el invernadero, confiriéndole ventajas selectivas a alguna variante de las características estudiadas. Un caso sería la alteración en diferentes formas del régimen de riego (ver Venable y Levin, 1985c). De esta manera se podrían determinar los efectos de provenir de uno u otro tipo de ajuenio, y se podrían conocer bajo condiciones controladas, los resultados poblacionales al que conduciría un determinado régimen ambiental. Aunque las variables cantidad y distribución del agua resultan muy relevantes, son también interesantes las variables asociadas a estas, como la temperatura y el régimen climático general. La disponibilidad de nutrientes y la iluminación (y microambiente en general) podrían también afectar la arquitectura y el rendimiento de la planta. Estas dos variables explican en gran parte factores bióticos como el grado de cobertura herbácea, el cual a su vez es una buena medida del ambiente competitivo, que varía dentro y entre poblaciones. Conjuntamente sería de gran interés investigar la variación clinal en poblaciones naturales. Observaciones de campo indican que existen diferencias fenotípicas entre poblaciones de localidades que se encuentran a diferentes altitudes (un gradiente maestro), pero que están separadas por distancias muy cortas (del orden de cientos de metros).

El conocimiento de las heredabilidades y las correlaciones genéticas entre características, ofrece la posibilidad de simular la selección en un contexto multivariado. La comparación entre una simulación y la selección en condiciones controladas, permitiría probar la eficacia de las estimas. Un caso simple, sería la selección de más ajuenios por cabezuela y más ajuenios tipo "P", o más ajuenios tipo "D". Es importante destacar que si se selecciona fuertemente algún tipo de ajuenio; tan fuertemente que su coeficiente de selección sea 1 (eliminación completa de ese fenotipo en cada generación), esto no conduciría a un cambio de igual magnitud en la población, ya que la selección será siempre menos intensa al nivel de individuos, y su intensidad dependerá de la frecuencia de ocurrencia de los morfos en cada capítulo. Plantas con una baja proporción del tipo de ajuenio seleccionado, sufrirán una menor pérdida en

adecuación absoluta que plantas que presenten una alta proporción de dicho morfo. Mas interesante aún, si seleccionamos hacia mas akenios tipo "C" el número total de akenios por cabezuela disminuirá, lo cual en un marco de análisis simple, significaría pérdidas en la adecuación absoluta (ver Levin y Turner, 1977). Un escape a esta situación podría ser la producción de cabezuelas muy pequeñas y un aumento compensatorio en el número total de módulos y cabezuelas por planta. Sin embargo, esto involucra rearrreglos mucho mas complejos (p. ej. en la arquitectura y en los patrones de asignación de energía y nutrientes) que simplemente producir mas akenios por cabezuela. La evolución de compuestas cultivadas (p. ej. *Helianthus* spp) a lo largo de las líneas de menor resistencia, no ha sido la de producir mas cabezuelas (o unidades modulares), sino mas akenios por cabezuela. (Stebbins, 1974; Cap. 2).

En este trabajo se estima el componente genético en algunas características asociadas a historia de vida en poblaciones que representan extremos de un continuo de variación. Es razonable pensar, y existe evidencia anecdótica, que en *H. pinnatum* se da microdiferenciación en escala muy pequeña (lo que explicaría la variación intrapoblacional), como la encontrada para otras plantas (Linhart, 1974; ver también Antonovics, 1976). Aparentemente *H. pinnatum* se diferencia en subpoblaciones junto al asfalto de la carretera y subpoblaciones alejadas de esta, en poblaciones marginales y centrales a un cultivo, en micrositios mas áridos y micrositios mas húmedos, etc. Diseños experimentales como los de Primack y Antonovics (1981), Antlefinger (1981) y Linhart (1974), serían adecuados para explorar la microdiferenciación. Resultaría además muy interesante, la especulación de como afecta la distribución de micrositios a la estructura genética de la población, particularmente al polimorfismo de los tipos de akenio.

- Abbot, R. J. 1976. Variation within common groundsel Senecio vulgaris L. *New Phytol.* 76: 153-164.
- Abrahamson, W. G. y M. Gadgil. 1973. Growth form and reproductive effort in Goldenrods (Solidago compositae). *Amer. Natur.* 107: 651-661.
- Allard, R. W., S. K. Jain and P. L. Workman. 1968. The genetics of inbreeding populations. *Adv. Genet.* 14: 55-131.
- Antlfinger, A. E. 1981. The genetic basis of microdifferentiation in natural and experimental populations of Borrichia frutescens in relation to salinity. *Evolution* 35: 1056-1068.
- Antonovics, J. 1976. The nature limits to natural selection. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63: 224-247.
- Antonovics, J. and R. B. Primack. 1982. Experimental ecological genetics of in Plantago. VI. The demography of seedling transplants of Plantago lanceolata. *J. Ecol.* 70: 55-75.
- Arnold, S. J. 1981a. Behavioral variation in natural populations. I. Phenotypic, genetic and environmental correlations between chemoreceptive responses to prey in the garter snake, Thamnophis elegans. *Evolution* 35: 489-509.
- Arnold, S. J. 1981b. Behavioral variation in natural populations. II. The inheritance of a feeding response in crosses between geographic races of the garter snake, Thamnophis elegans. *Evolution* 35: 510-515.
- Arthur, A. E., J. S. Gale and R. J. Lawrence. 1973. Variation in wild populations of Papaver dubium. VII. Germination time. *Heredity* 30: 189-197.
- Atchley, W. R., J. J. Rutledge and D. E. Cowley. 1981. Genetic components of size and shape. II. Multivariate covariance patterns in the rat and mouse skull. *Evolution* 35: 1037-1055.
- Baker, H. G. 1974. The evolution of weeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 1-24.

- Baskin, J. M. and C. C. Baskin. 1976. Germination dimorphism in Heterotheca subaxilaris var. subaxilaris. Bull. Torr. Bot. Club 103: 201-206.
- Boag, P. T. and P. R. Grant. 1978. Heritability of external morphology in Darwin's finches. Nature 274: 793-794.
- Bradley, B. P. 1982. Models for physiological and genetic adaptation to variable environments. In: H. Dingle and J. P. Hegmann (Eds.) Evolution and genetics of life-histories. Springer, New York.
- Burdon, J. J. 1980. Intra-specific diversity in a natural population of Trifolium repens. J. Ecol. 68: 717-735.
- Claussen, J., D. D. Keck and W. H. Hiesey. 1940. Experimental studies on the nature of species. I. effects of varied environments on Western North American plants. Carnegie Inst. Wash. Publ. 520.
- Claussen, J., D. D. Keck and W. H. Hiesey. 1947. Heredity of geographically and ecologically isolated races. Amer. Natur. 81: 114-133.
- Cole, L. C. 1954. The populational consequences of life history phenomena. Quart. Rev. Biol. 29: 103-137.
- Crow, J. F. and M. Kimura. 1970. An introduction to population genetics theory. Harper & Row Publ. New York.
- Darwin, C. 1860. The origin of species. D. Appleton and Co. New York.
- Davies, M. S. and R. W. Snaydon. 1976. Rapid population differentiation in a mosaic environment. III. Measures of selection pressures. Heredity 36: 59-66.
- Dingle, H., C. K. Brown and J. P. Hegmann. 1977. The nature of genetic variance influencing photoperiodic diapause in a migrant insect, Oncopeltus fasciatus. Amer. Natur. 111: 1047-1059.
- Dingle, H. C., W. S. Blau, C. K. Brown and J. P. Hegmann. 1982. Population crosses and the genetic structure of milkweed bug life histories. In: Dingle, H. C. and J. P. Hegmann (Eds.) Evolution and genetics of life histories. Springer Verlag, New York.
- Dobzhansky, Th., F. J. Ayala, G. L. Stebbins and J. W. Valentine. 1977. Evolution. W. H. Freeman. San Francisco.

- Ellner, S. and A. Schmida. 1981. Why are adaptations for long range seed dispersal rare in desert plants?. *Oecologia* 51: 133-144.
- Espinosa, G., F. J. 1979. Manual de identificación de diasporas y plántulas de compuestas arvenses. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Faegri, K. and L. van der Pijl. 1972. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. Oxford.
- Falconer, D. 1960. An introduction to quantitative genetics. Ronald Press. New York.
- Falconer, D. 1981. An introduction to quantitative genetics. 2nd ed. Ronald Press, New York.
- Feldman, M. W. and R. C. Lewontin. 1975. The heritability hang-up. *Science* 190: 1163-1168.
- Findlay, C. S. and F. Cooke. 1983. Genetic and environmental components of clutch size variance in a wild population of Lesser Snow Geese (Anser caerulescens caerulescens). *Evolution* 37: 724-734.
- Fisher, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Fisher, R. A. 1958. The genetical theory of natural selection. 2nd ed. Dover Publ. New York.
- Gale, J. S. and L. J. Eaves. 1972. Variation in wild populations of Papaver dubium. V. The application of factor analysis to the study of variation. *Heredity* 29: 135-149.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema climático de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Gould, S. J. and R. C. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program. *Proc. Royal Soc. London*. 205: 581-598.
- Gottlieb, L. D. 1984. Genetics and morphological evolution in plants. *Amer. Nat.* 123: 681-709.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. New York.

- Hartl, D. L. 1980. Principles of population genetics. Sinauer Assoc. Inc. Sunderland.
- Hedrick, P. W., M. E. Ginevan and E. P. Ewing. 1978. Genetic polymorphism in heterogeneous environments. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7: 1-32.
- Hickman, J. C. 1975. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual Polygonum cascadenae (Polygonaceae). J. Ecol. 63: 689-701.
- Imam, A. G. and R. W. Allard. 1965. Population studies in predominantly self-pollinated species. VI. Genetic variability between and within natural populations of wild oats from different habitats in California. Genetics 51: 49-62.
- Istock, C. A. 1982. Some theoretical considerations concerning life history evolution. In: H. Dingle and J. P. Hegmann (Eds.) Evolution and genetics of life histories. Springer, New York.
- Jana, S. and J. M. Naylor. 1980. Dormancy studies in seed of Avena fatua. II. Heritability for seed dormancy. Can. J. Bot. 58: 91-93.
- Jones, M. E. 1971. The population genetics of Arabidopsis thaliana. II. population structure. Heredity 27: 51-58.
- King, J. L. and T. H. Jukes. 1969. Non-Darwinian evolution. Science 164: 788-798.
- Law, R., A. D. Bradshaw and P. D. Putwain. 1977. Life history variation in Poa annua. Evolution 31: 233-246.
- Lee, T. D. and F. A. Bazzaz. 1982. Regulation of fruit maturation pattern in an annual legume (Cassia fasciculata). Ecology 63: 1374-1388.
- Levin, D. A. and B. L. Turner. 1977. Clutch size in the Compositae. In: B. Stonehouse and C. Perrins (eds.), Evolutionary Ecology. University Park Press. Baltimore.
- Levene, H. 1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. Amer. Natur. 87: 331-333.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Press. Princeton.

- Linhart, Y. B. 1974. Intra-population differentiation in annual plants I. Veronica peregrina L. raised under non-competitive conditions. Evolution 28: 232-243.
- MacArthur, R. W. and E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton N. J.
- Mather, K. and J. L. Jinks. 1971. Biometrical genetics. 2nd ed. Chapman and Hall. London.
- Milkman, R. 1982. Towards an unified selection theory. In: R. Milkman (Ed). Perspectives on evolution. Sinauer Assoc. Sunderland.
- Nei, M. 1975. Molecular population genetics and evolution. American Elsevier. New York.
- Nie, N. H., E. H. Hull, J. G. Jenkins, D. Steinbrenner and D. H. Bent. 1975. SPSS: Statistical Package for the Social Sciences. McGraw-Hill, New York.
- Oka, H. I. 1976. Mortality and adaptive mechanisms of Oriza perennis strains. Evolution 30: 380-392.
- Pianka, E. 1970. On r-and-K selection. Amer. Natur. 104: 592-597.
- Pijl, van der. L. 1969. Principles of dispersal in higher plants. Springer, Berlin.
- Primack, R. B. and J. Antonovics. 1981. Experimental ecological genetics in Plantago. V. Components of seed yield in the ribworth plantain, Plantago lanceolata L. Evolution 35: 1069-1079.
- Primack R. B. and J. Antonovics. 1982. Experimental ecological genetics in Plantago. VII. Reproductive effort in populations of Plantago lanceolata L. Evolution 36: 742-752.
- Rapoport, E. H. 1975. Areografía. Fondo de Cultura Economica. Mexico.
- Ridley, H. N. 1930. The dispersal of plants through the world. L. Reeves & Co. Ashford, Kent.
- Rzedowski, J. 1978. La vegetacion de México. Limusa. México.
- Salisbury, E. J. 1942. The reproductive capacity of plants. Studies in quantitative biology. G. Bell and Sons. London.



- Schaal, B. A. 1984. Life-history variation, natural selection, and maternal effects in plant populations. In: Dirzo, R. and J. Sarukhán (Eds.) Perspectives on plant population ecology. Sinauer Assoc., Sunderland.
- Schaffer, W. M. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *Amer. Natur.* 108: 783-790.
- Schmidt, K. P. 1982. The comparative demography of reciprocally sown populations of *Phlox drummondii* Hook. Ph. D. Dissertation. University of Texas, Austin.
- Snedecor, G. W. and W. G. Cochran. 1975. Métodos Estadísticos. CECSA. México.
- Sokal, R. R. and F. J. Rohlf. 1969. Biometry. W. H. Freeman, San Francisco.
- Solbrig, O. T. and B. B. Simpson. 1974. Components of regulation of a population of Dandelions in Michigan. *J. Ecol.* 62: 473-486.
- Solbrig, O. T. and B. B. Simpson. 1977. A garden experiment on competition between biotypes of the common dandelion (*Taraxacum officinale*). *J. Ecol.* 65: 427-430.
- Stearns, S. C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 51: 3-47.
- Stearns, S. C. 1980. A new view of life history evolution. *Oikos* 35: 266-281.
- Stephenson, R. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- Stebbins, G. L. 1974. Flowering plants: evolution above the species level. Belknap Press, Harvard Univ. Press. Cambridge, Mass.
- Suzuki, D. T., A. J. F. Griffiths and R. C. Lewontin. 1981. An introduction to genetic analysis. 2nd ed. W. H. Freeman. San Francisco.
- Tauber, C. A. and M. J. Tauber. 1982. Evolution of seasonal adaptations and life history traits in *Chrysopa*: response to diverse selective pressures. In: Dingle, H. and J. P. Hegmann. (Eds.) Evolution and genetics of life histories. Springer, New York.

- Templeton, A. R. 1982. Adaptation and the integration of evolutionary forces. In: R. Milkman (Ed). Perspectives in evolution. Sinauer Assoc. Sunderland.
- Turesson, G. 1925. The plant species in relation to habitat and climate. *Hereditas* 6: 147-236.
- Turesson, G. 1930. The selective effect of climate upon the plant species. *Hereditas* 14: 99-152.
- Venable, D. L. 1984. Using intraspecific variation to study the ecological significance and evolution of plant life histories. In: Dirzo, R. and J. Sarukhán (Eds.) Perspectives on plant population ecology. Sinauer Assoc., Sunderland.
- Venable, D. L. and D. A. Levin. 1984a. Evolutionary ecology of achene dimorphism in Heterotheca latifolia: I. Achene structure, germination, and dispersal. *J. Ecol.* (en prensa).
- Venable, D. L. and D. A. Levin. 1984b. Evolutionary ecology of achene dimorphism in Heterotheca latifolia: II. demographic variation within populations. *J. Ecol.* (en prensa).
- Venable D. L. and D. A. Levin. 1985c. Ecology of achene dimorphism in Heterotheca latifolia: III. The consequences of varied watering availability. *J. Ecol.* (en prensa)
- Wilbur, H. M. 1976. Life history evolution in seven milkweeds of the genus *Asclepias*. *J. Ecol.* 64: 223-240. Williams, G. C. 1966. Adaptation and natural selection. Princeton University Press. Princeton.
- Willson, M. F. 1983. Plant Reproductive Ecology. John Wiley & Sons. New York.
- Witcombe, J. R. and W. J. Whittington. 1972. The effects of selection for reduced dormancy in charlock (*Sinapsis arvensis*). *Heredity* 29: 37-49.
- Wright, S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proc. 6th. Intl. Congr. Genet.* 1: 356-366.
- Wright, S. 1969. Evolution and the genetics of populations. Univ. Chicago Press. Chicago.

## APENDICE I

### I) CALCULO DEL COEFICIENTE DE CORRELACION INTRACLASE

Para calcular el valor del coeficiente de correlación intraclass ( $t$ ), que es una medida de la Proporción de variación entre Grupos), se analizaron los datos ordenados en familias y Poblaciones mediante el Programa "oneway", del Paquete estadístico SPSS (Nie, et al., 1975) el cual realiza un análisis de variancia de una vía. La significancia de la Prueba fue dada por el valor del estadístico F para  $N-1$  Grupos (11-1 familias) y en general una estimada de entre 7 y 11 observaciones por grupo [ $\bar{n}$  = individuos Promedio por familia. Fue necesario estimar  $\bar{n}$  pues el número de ajenos en las cabezuelas originales no fue igual en cada caso y el número de plantas que sobrevivieron a la edad reproductiva tampoco lo fue. Así, se necesitó calcular el número de individuos Promedio (Ponderado) por familia]. Como un Paso Preliminar para el cálculo de la variancia añadida entre Grupos, Sokal y Rohlf (1969) recomiendan el uso del siguiente algoritmo:

$$\bar{n} = [\sum n_i - (\sum n_i^2 / \sum n_i)] / N - 1$$

cuando los tamaños de muestra en cada grupo son diferentes,  $\bar{n} = n_i$ ; y solo cuando el tamaño de cada grupo es el mismo  $\bar{n} = n$ . Conocido el número Promedio de individuos en familias de diferente tamaño, fue posible calcular  $t$  como:

$$t = s^2_e / s^2_e + s^2_d$$

donde:  $s^2_e$  = variancia entre familias  
y  $s^2_d$  = variancia dentro de familias

Las variancias de los listados de SPSS (ANOVA, modelo I), deben recalcularse mediante la siguiente transformación para obtener los elementos de la ecuación de  $t$ :

$$s^2_e = (MS_e - MS_d) / n$$

$$y s^2_d = MS_d$$

Siendo  $MS_e$  y  $MS_d$  los cuadrados medios entre y dentro de Grupos.

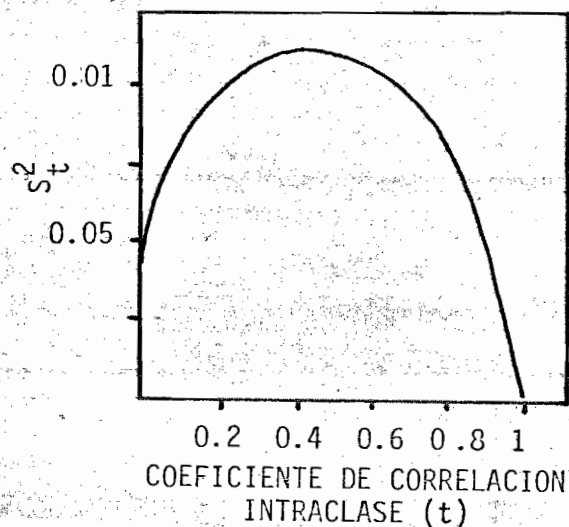
Esta transformación debe hacerse debido a que los cuadrados medios entre Grupos calculados en un ANOVA modelo I, no incluyen las componentes de variancia añadida, pues se buscan los efectos de tratamiento. En un ANOVA modelo II, no se consideran los efectos de tratamiento como fijos, sino

como aleatorios, Por lo que Pierde sentido la estimación de estos efectos en los Grupos. Sin embargo, se Puede estimar la variancia de esta medida, esto es, la componente de variancia añadida entre Grupos, Para así tener una estimación adecuada de la Proporción de la variación entre Grupos (Sokal y Rohlf, 1969; Snedecor y Cochran, 1971).

### II) CALCULO DE LA VARIANCIA DEL COEFICIENTE DE CORRELACION INTRACLASE

El cálculo de las variancias de  $t$  se realizó mediante el siguiente algoritmo (Falconer, 1960) :

$$s_t^2 = [2(1+(\hat{n}-1)t)^2(1-t)^2] / \hat{n}(\hat{n}-1)(N-1)$$



Como la relación de las variancias muestrales de  $t$  respecto a  $t$  Para un número dado de familias e individuos Por familia es una Parábola cuya intersección con el eje (Y) depende de los valores de  $\hat{n}$  y  $N$ , las variancias de las estimas seran máximas cuando  $t$  Presente valores cercanos a 0.5. La gráfica inserta, muestra el caso cuando  $N =$  número de familias = 11 y  $\hat{n} =$  número de individuos Por familia = 8. Se Puede demostrar que cuando el número total de individuos medidos se encuentra limitado, la variancia de muestreo es mínima cuando  $\hat{n} = 1/t$ ; Por lo tanto el tamaño óptimo de familia dependerá de la heredabilidad (que en el caso de autofertilización es igual a  $t$ ).

### III) CALCULO DE LA HEREDABILIDAD

Para descomponer la variación fenotípica en variación genética y ambiental, se hicieron 2 diferentes análisis: ii)

se estimó la heredabilidad mediante regresiones Padres-hijos, en este caso, la regresión se genera a partir del valor Promedio de los Progenitores (quienes en *H. Pinnatum* son un solo individuo que representa tanto al Padre como a la madre, ya que la Planta es autógama) y el valor Promedio de la Progenie. La Pendiente de la regresión (b) estima el cociente variancia genética aditiva ( $V_a$ ) sobre variancia fenotípica (VP), suponiendo la ausencia de epistásis o correlaciones ambientales (Falconer, 1960); ii) con las familias crecidas en el invernadero se realizaron análisis de variancia (ANOVA, modelo II) para estimar los componentes de variancia atribuibles a la variación dentro y entre grupos (Sokal y Rohlf, 1969), de tal forma que con estos datos fue posible estimar el coeficiente de correlación intraclase:

$$t = \text{variancia entre familias} / \text{variancia total}$$

La heredabilidad tanto en el caso de t como de b, estima el grado de parecido entre parientes, y puede deducirse para cualquier parentesco que:

$$h = b/r \quad \text{o} \quad h = t/r$$

donde r es el coeficiente de variancia aditiva en la covariancia o la correlación teórica (Falconer, 1981; P. 151).

El parentesco entre los individuos utilizados en este experimento es muy alto, pues los individuos de cada familia provienen de autofertilización. En este caso la coancestría (f) está dada por la siguiente ecuación:

$$f_{aa} = 1/2(1+F_A)$$

donde:  $f_{aa}$  = el grado de relación por descendencia entre dos padres  
y  $F_A$  = coeficiente de consanguinidad

En el caso de que los padres provengan de apareamientos aleatorios,  $F_A = 0$  y  $f_{aa} = 1/2$ . El valor de r en este caso es igual a  $2f_{aa}$ . En el caso de una línea pura, condición cercana al caso de *H. Pinnatum*:  $F_A = 1 = r = f_{aa}$ , pues la correlación teórica no puede rebasar el valor absoluto de la unidad (ver Falconer, 1981; Cap 5 y P. 142).

## APENDICE II

### I) CAMBIO EN LAS CARACTERISTICAS DE CABEZUELAS COMO FUNCION DEL TIEMPO.

Con propósitos de uniformizar las muestras, todas las mediciones de componentes genéticos de la varianza se hicieron tomando en cuenta solo la primera cabezuela producida por cada planta crecida en el invernadero, ignorando las cabezuelas producidas posteriormente. No se consideraron medidas de repetibilidad para así partir la varianza dentro y entre individuos, lo que permite separar del resto, la varianza debida a circunstancias temporales (Falconer, 1960). Sin embargo, se hicieron regresiones para evaluar los patrones de cambio plástico temporal de las siguientes características.

- 1) Número de aquenios centrales y su porcentaje.
- 2) Número de aquenios intermedios y su porcentaje.
- 3) Número de aquenios periféricos y su porcentaje.
- 4) Número de aquenios con aristas y su porcentaje.
- 5) Número total de aquenios.

Un análisis característica por característica en 5 familias con aproximadamente 10 individuos cada una (para los cuales se colectaron todas las cabezuelas producidas durante su vida), para la población Huichapan (Tabla 17), muestra que el número y porcentaje de aquenios periféricos, disminuye conforme la planta envejece. Los coeficientes de determinación explican entre un 25 y un 50% de la varianza y los coeficientes de regresión resultan significativos. Esto es, el cambio temporal en el número y porcentaje de aquenios "P" es perceptible. Las características número y porcentaje de aquenios intermedios y centrales, ya que están correlacionados entre sí y con los valores de número y porcentaje de aquenios "P", presentan un incremento con el tiempo en algunas familias y decrementos en otras. En todos los casos excepto 1, si se dan incrementos en las variables de número y proporción de aquenios "I", se dan decrementos en su contraparte en "C" y viceversa. La excepción a este patrón (fam 335), es la familia en que tanto la pendiente

como la ordenada al origen es la más pequeña en las regresiones de número y proporción de aquenios "P" contra el tiempo. Estos casos evidencian los fenómenos compensatorios que se dan a nivel de capítulo.

En las regresiones del número de aquenios "I", 3 de las 5 curvas no son significativas, por lo que, el cambio temporal en estos casos es nulo y el número presente en la primera cabezuela no es diferenciable del de la última cabezuela. Las curvas de proporción de aquenios "I" contra el tiempo, por otro lado, son altamente significativas. Dos de las curvas del número de aquenios "C" no son significativas y las 3 restantes están en el límite de significancia, las transformaciones porcentuales resultan altamente significativas.

De este análisis es notable la aparente constancia de los valores numéricos de intervalo y la variabilidad de las mediciones de proporción. Estos cambios se deben a la mutabilidad de los valores de número y proporción de aquenios "P", los cuales se mostró, declinan con el tiempo. Así, los valores absolutos de número de aquenios "I" o "C" no cambian sensiblemente, pero si sus proporciones, las cuales se incrementan en uno u otro caso. El cambio temporal en el número y proporción de aquenios con aristas, resulta altamente variable en cualquiera de los casos, en algunas familias no resultan significativas las regresiones, mientras que en otras, son altamente significativas. Son notables las diferencias entre familias en las tasas de variación temporal en los casos en los que las regresiones son significativas, y en las ordenadas cuando no son significativas. Del análisis del cambio temporal de las características, se desprende el hecho de que la componente de los capítulos que es más afectada por el ambiente especial es el número y porcentaje de aquenios periféricos.

Tabla 16.

Estadísticos que muestran el cambio temporal de las características de las cabezuelas en 5 familias de la población Huichapan. a = ordenada al origen, b = pendiente, r = correlación, n = número de casos, P = probabilidad.

FAMILIA	a	b	r	n	P	a	b	r	n	P
NUMERO DE AQUENIOS PERIFERICOS						PORCENTAJE DE AQUENIOS PERIFERICOS				
301	9.65-0.0629		-0.617	147	****	77.36-0.1121		-0.184	147	0.01
307	11.43-0.0857		-0.743	56	****	77.71-0.3491		-0.580	56	****
318	12.11-0.0884		-0.755	59	****	75.43-0.3122		-0.602	59	****
329	7.50-0.0518		-0.730	47	****	59.16-0.1653		-0.477	47	****
335	6.67-0.0422		-0.600	64	****	64.97-0.2734		-0.551	64	****
NUMERO DE AQUENIOS INTERMEDIOS						PORCENTAJE DE AQUENIOS INTERMEDIOS				
301	2.05-0.0217		-0.300	146	***	14.52-0.0819		-0.157	147	0.03
307	2.19-0.0076		0.117	56	NS	7.50+0.2820		0.463	56	****
318	2.21+0.0033		0.076	59	NS	10.53+0.1718		0.394	59	***
329	2.59-0.0072		-0.236	47	NS	19.78+0.0734		0.288	47	0.04
335	1.79+0.0073		0.248	64	0.02	17.27+0.1447		0.435	64	***
NUMERO DE AQUENIOS CENTRALES						PORCENTAJE DE AQUENIOS CENTRALES				
301	1.17+0.0102		0.162	147	0.03	7.71+0.2058		0.428	147	***
307	2.56-0.0085		-0.2082	56	NS	14.79+0.0672		0.220	56	0.05
318	2.71-0.0014		-0.044	59	NS	14.04+0.1404		0.482	59	****
329	2.81-0.0081		-0.256	47	0.04	21.05+0.0919		0.291	47	***
335	1.85+0.0056		0.209	64	0.05	17.77+0.1287		0.404	64	***
NUMERO DE AQUENIOS CON ARISTAS						PORCENTAJE DE AQUENIOS CON ARISTAS				
301	2.02-0.0051		-0.1183	138	NS	15.10+0.0902		0.216	138	**
307	12.66-0.0644		-0.2945	53	0.02	68.87-0.1697		-0.099	53	NS
318	12.43-0.0631		-0.6115	59	****	72.93+0.0075		0.013	59	NS
329	10.20-0.0558		-0.5935	45	****	77.75+0.0800		0.034	45	NS
335	3.71+0.0134		0.1608	64	NS	35.26+0.2895		0.302	64	**