



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES

**GENÉTICA DE POBLACIONES DE ASTROCARYUM MEXICANUM
LIEBM. EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

DOCTOR EN ECOLOGÍA

PRESENTA:

EGUIARTE, LUIS E.

ASESOR: PINERO DALMAW DANIEL

MÉXICO, D. F.

1990



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.

GENETICA DE POBLACIONES DE Astrocaryum
mexicanum Liebm. EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ.

LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS



CENTRO DE ECOLOGIA/UACPYP, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO 1990

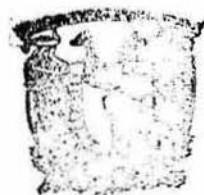
M. 126659

CCE-222



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

M126659



DOCTORADO
EN
ECOLOGIA
CE/UACPyP

INDICE

	pagina
CAPITULO UNO. Introducción.....	1
1.I. La teoria de la genética de poblaciones.....	2
1.I.a Principios basicos.....	2
1.I.b J.B.S. Haldane.....	3
1.I.c R.A. Fisher.....	4
1.I.d Sewall Wright.....	5
1.I.e M. Kimura.....	7
1.I.f Sistemas geneticos complejos.....	8
1.II. Genetica de poblaciones de plantas.....	9
1.II.a Estudios pioneros.....	9
1.II.b <u>Primula vulgaris</u>	10
1.II.c Plantas y metales pesados.....	11
1.II.d Cianogénesis.....	11
1.II.e La escuela de Davis.....	11
1.II.f Electroforesis.....	12
1.II.g Genetica de poblaciones de arboles de climas templados.....	13
1.II.h Genetica de plantas tropicales.....	13
1.II.i Objetivos y aplicaciones de la genetica de poblaciones.....	14
1.III. Objetivos de esta tesis.....	14
CAPITULO DOS: El sitio y la historia natural de <u>Astrocarium</u> <u>mexicanum</u>	16
2.I. El sitio de estudio: La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz.....	16
2.II. La especie de estudio: <u>Astrocarium mexicanum</u> Liebm.	17
2.III. Los sitios de trabajo.....	23
Tabla 2.1.....	24
CAPITULO TRES: Variación genética en <u>Astrocarium</u> <u>mexicanum</u>	25
Material y métodos.....	27
Resultados.....	27
Discusión.....	28
Tabla 3.1.....	30
Tabla 3.2.....	32
Tabla 3.3.....	33
Figura 3.1.a	34
Figura 3.1.b	36
CAPITULO CUATRO: Patrones de herencia de cinco enzimas polimórficas en <u>Astrocarium mexicanum</u>	37
Material y métodos.....	37
Resultados.....	38
Discusión.....	40
Tabla 4.1.....	40
CAPITULO CINCO: La estructura genética de <u>Astrocarium</u>	

<u>mexicanum</u> en Los Tuxtlas, Veracruz.....	45
Material y métodos.....	48
Resultados.....	49
Discusión.....	52
Tabla 5.1.....	61
Tabla 5.2.....	62
Tabla 5.3.....	62
Tabla 5.4.....	63
Tabla 5.5.....	63
Tabla 5.6.....	63
Tabla 5.7.....	64
Tabla 5.8.....	65
Tabla 5.9.....	65
Tabla 5.10.....	66
Tabla 5.11.....	67
CAPITULO SEIS: Tasas de polinización cruzada en <u>Astrocarium</u>	
<u>mexicanum</u>	76
Material y métodos.....	81
Resultados.....	81
Discusión.....	82
Tabla 6.1.....	86
Tabla 6.2.....	86
Tabla 6.3.....	87
Tabla 6.4.....	88
Tabla 6.5.....	89
Figura 6.1.....	92
Figura 6.2.....	93
Figura 6.3.....	94
Figura 6.4.....	95
Figura 6.5.....	96
CAPITULO SIETE: Movimientos de polen y semillas en	
<u>Astrocarium mexicanum</u> ; estimaciones del tamaño efectivo y	
del flujo génico.....	99
Métodos.....	102
a) Dispersión de semillas.....	102
b) Dispersión de polen.....	102
c) Vecindad.....	103
d) Estimación del tamaño efectivo.....	104
Resultados.....	104
a) Dispersión de semillas.....	104
b) Dispersión de polen.....	104
c) Vecindad.....	106
d) Estimación directa del tamaño efectivo.....	107
1) Método de Nei e Imaizumi (1966).....	107
2) Método de Crow y Kimura (1972).....	108
3) Método de Hill (1972, 1979).....	108
Discusión.....	109
Tabla 7.1.....	114
Tabla 7.2.....	115
Tabla 7.3.....	116
Tabla 7.4.....	117
Tabla 7.5.....	118

Tabla 7.6.....	121
Figura 7.1.....	122
Figura 7.2.....	123
CAPITULO OCHO: Heterosis en <u>Astrocaryum mexicanum</u>:	
relaciones entre la heterocigosis enzimática y el	
crecimiento y la fecundidad.....	124
Material y métodos.....	125
Resultados.....	126
Discusión.....	127
Tabla 8.1.....	132
Tabla 8.2.....	134
Tabla 8.3.....	134
CAPITULO NUEVE: Discusión general: Genética de árboles	
tropicales y algunas ideas sobre su conservación.	
Conclusiones.....	135
9.I. Genética de poblaciones de árboles tropicales.....	135
9.I.a Variación genética.....	135
9.I.b Diferenciación geográfica.....	136
9.I.c Exceso de heterocigos.....	137
9.I.d Tasas de polinización cruzada.....	138
9.I.e Tamaño efectivo.....	138
9.I.f El modelo de Ledig (1986).....	139
9.I.g. El proceso microevolutivo en los árboles	
tropicales.....	141
9.II. Genética y conservación de árboles	
tropicales.....	142
9.II.a La conservación de los árboles.....	142
9.II.b Número y tipo de reservas.....	142
9.II.c Sugerencias en relación a la conservación	
de los árboles tropicales.....	145
9.III Conclusiones generales.....	148
AGRADECIMIENTOS.....	150
APENDICE I: Metodos electroforéticos utilizados en el	
análisis de la variación genética en	
<u>Astrocaryum mexicanum</u>.....	152
Tinciones.....	153
Sistemas de buffers.....	154
APENDICE II: Efectos de la tasa de polinización cruzada y del	
movimiento de polen en la estructura genética de las	
poblaciones: Un programa de computadora.....	156
El programa.....	157
Simulaciones.....	158
Discusión.....	161
Tabla A.1.....	163
Figura A.1.....	164
Figura A.2.....	165
Figura A.3.....	166
Figura A.4.....	167
Figura A.5.....	168
LITERATURA CITADA.....	169
RESUMEN.....	189
SUMMARY.....	190

Capítulo uno: Introducción.

"With their immense variety of breeding systems, plants will be extremely important for comparative studies, and for sorting out the forces influencing allosyme variation"

Lewontin, 1974, pag.112.

"We shall see that with a little ingenuity we can do a great deal of genetic analysis of natural populations despite our inability to carry out controlled experiments"

Crow, 1986, pag. 1.

Hace 21 años se publicó el primer estudio de genética de poblaciones en plantas en el cual se empleaban técnicas electroforéticas (Scogin, 1969). ¿Que hemos aprendido en estos 21 años? En esta tesis trataré de contestar esta pregunta, usando como modelo a la palma tropical Astrocaryum mexicanum Liebm. La estructura de esta tesis doctoral es la siguiente. Este primer capítulo trata sobre la historia y objetivos de la genética de poblaciones, tanto en sus aspectos teóricos como en relación a algunos estudios empíricos con plantas en particular. También se presentan en este capítulo los objetivos de este trabajo. El segundo capítulo es una revisión de nuestros conocimientos previos de la especie, Astrocaryum mexicanum, y del sitio de estudio, la estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. El tercer capítulo trata sobre los niveles de variación genética encontrados en la especie de estudio. En el capítulo cuatro analizo los patrones de herencia de las enzimas con las que se realizó el resto del trabajo. El capítulo cinco es la parte central de este estudio, y en él describo las frecuencias alélicas de las enzimas usadas y su estructura genética, en términos de sus desviaciones con respecto al equilibrio de Hardy-Weinberg. El capítulo seis trata de la estimación de la tasa de polinización cruzada, usando como marcadores genéticos a las enzimas descritas anteriormente. En el siguiente capítulo, el siete, describo varias estimaciones del movimiento del polen y las semillas y las relaciono con datos demográficos para estimar la vecindad genética y el tamaño efectivo de la población. El capítulo ocho trata de la estimación de la importancia de la heterosis en esta especie. Por último, en el capítulo nueve presento una discusión general y las conclusiones del trabajo, proponiendo una serie de ideas en relación a la conservación genética de los árboles tropicales. Al final se incluyen dos apéndices, uno describiendo los métodos electroforéticos utilizados en la tesis y otro analizando una serie de simulaciones que realicé en colaboración con Ana Valdés para estudiar los efectos de los sistemas reproductivos, movimientos de polen y algunos tipos de selección en la estructura genética de las plantas.

1.I.La teoría de la genética de poblaciones:

1.I.a. Principios básicos

La genética de poblaciones es, junto con la ecología, una de las pocas disciplinas biológicas que cuentan tanto con un desarrollo teórico como con uno observacional (Lewontin, 1985b). Podemos considerar que la genética de poblaciones contempla básicamente dos objetivos: a) Describir los niveles de variación genética dentro y entre poblaciones, usando para esto tanto a las frecuencias de los genes, llamadas frecuencias alélicas, como a las frecuencias de los genotipos. b) Tratar de explicar esta variación en términos de las llamadas fuerzas evolutivas: selección natural, deriva génica, mutación, migración y sistemas reproductivos (Hedrick, 1983; Eguiarte, 1986; para una crítica del uso de la palabra "fuerzas" evolutivas ver Endler, 1986).

Una forma de introducirse a la genética de poblaciones es considerar en primer lugar a la llamada Ley del equilibrio de Hardy-Weinberg, que trata de predecir la relación entre las frecuencias alélicas y las genotípicas en ausencia de cualquier fuerza evolutiva; así para el caso de un locus con dos alelos tenemos que:

$$D = p^2 ; H = 2pq \text{ y } R = q^2$$

donde D es la frecuencia genotípica de los homocigos AA, H la de los heterocigos Aa y R la de los homocigos aa, p la frecuencia del alelo A y q la frecuencia del alelo a, además $D + H + R = 1$ y $p + q = 1$.

De esta manera el campo de estudio de la genética de poblaciones sería el análisis de los efectos de las distintas fuerzas evolutiva, sobre la ley del equilibrio de Hardy-Weinberg, para distintos tipos de herencia (Roughgarden, 1979).

La ley del equilibrio de Hardy-Weinberg simplemente relaciona a las leyes de Mendel con el concepto de población, y fue derivada de manera independiente por varios investigadores a principio de siglo: de manera implícita por William E. Castle en 1903 y Karl Pearson en 1904 y de manera explícita por G.H Hardy y por Wilhelm Weinberg, ambos en 1908 (Provine, 1971).

Inicialmente el objetivo de la genética de poblaciones era incorporar las ideas de selección natural de Darwin y Wallace a la genética mendeliana, en otras palabras trataba de analizar la genética del proceso de la adaptación (Provine, 1971).

El primer análisis de los efectos de alguna fuerza evolutiva sobre las frecuencias alélicas fue realizado por el matemático H.T.J. Norton como un apéndice a la obra de R.C. Punnet "Mimicry in Butterflies" de 1915 (Provine, 1971) donde analizaba los efectos de distintas intensidades de selección en dos sistemas de herencia mendeliana. Sin embargo este constituyó un trabajo aislado y los verdaderos padres de la genética de poblaciones fueron R. A. Fisher, J.B.S. Haldane y S. Wright (Provine, 1971).

1.I.b. J.B.S.Haldane

John Burdon Sanderson Haldane (1892-1964) hizo contribuciones relevantes tanto a la fisiología como a la bioquímica y a la genética. En un principio estudió matemáticas, filosofía y clásicos griegos y latinos en Oxford, y su padre, un conocido fisiólogo, le enseñó los fundamentos de la biología (Clark, 1984). Su primera investigación en genética, publicada en 1915, mostraba que existía ligamiento genético entre varios caracteres en los ratones. Sus siguientes contribuciones a la genética entre 1919 y 1920, trataron sobre otros problemas relacionados al ligamiento. Posteriormente se vio influido por el trabajo de Norton que comentamos en el párrafo anterior y en 1924 comenzó una serie de artículos sobre genética de poblaciones bajo el título colectivo de **"A mathematical theory of natural and artificial selection"**, en la cual publicaría 9 artículos. Uno de los primeros casos de selección que analizó fue el de Amphidasys (mejor conocida como Biston betularia (Haldane, 1924a)). Esta serie la condensó en un libro publicado en 1932 **"The causes of evolution"**.

En general los trabajos de Haldane se caracterizan por dar mucho énfasis a la selección en un solo locus (enfoque que luego sería muy favorecido, sobre todo por los ecólogos), aunque también analizó con mucho cuidado otros casos, y generalmente consideraba poblaciones muy grandes y cambios fundamentalmente determinísticos. Así, en su libro de 1932 señala, refiriéndose a las ideas de S. Wright (pag. 213): **"El sostiene que esta sobrevivencia aleatoria ha jugado un papel en la evolución mucho más importante del que le hemos asignado Fisher o yo"**. Sin embargo posteriormente (Haldane, 1939) analiza la importancia del azar en algunos procesos evolutivos. Una de sus ideas posteriores más importantes es la del "costo de la selección" (Haldane, 1957), la cual se refiere a que todo proceso de selección requiere de cierto número de "muertes genéticas" o sea de organismos que no dejan descendencia; en términos generales el costo del cambio para una población es el mismo independientemente del tiempo que toma. Esta idea del costo sería central para el desarrollo de la teoría neutral de la evolución de Kimura (1968, 1983). Una de sus últimas y más famosas contribuciones es su artículo de 1964: **"A defense of beanbag genetics"**, en la cual defiende a los modelos de genética de poblaciones, los cuales eran considerados por varios naturalistas, entre los cuales destacaba Ernst Mayr, como muy reduccionistas y poco realistas.

Se puede decir que si bien las ideas y métodos de Haldane no fueron tan originales como los de Fisher o Wright, fueron más diversos y biológicamente más relevantes (Kimura, 1983). Su influencia ha sido muy grande, al proponer los análisis de las fuerzas evolutivas que generalmente se encuentran en los textos, ya sean de genética o de ecología (Wilson y Bossert, 1971; Roughgarden, 1979; Hedrick, 1983). Por otra parte fue el primero en analizar varios ejemplos actualmente clásicos dentro de la biología evolutiva, como el de Biston betularia (1924a), o el

de la anemia falciforme (1949a). También fué el maestro de varios genetistas, entre los que destaca John Maynard-Smith, a su vez uno de los evolucionistas más influyentes de los últimos años (Greenwood et al, 1985).

1.I.c. R.A.Fisher

El enfoque a la genética de poblaciones de Roland Alymer Fisher (1890-1962) fue fundamentalmente matemático. Su educación inicial fue como matemático y astrónomo, y posteriormente también hizo importantes contribuciones a la estadística. Su primer trabajo referente a la genética de poblaciones fué su artículo sobre la compatibilidad entre la genética mendeliana y los datos cuantitativos de similitud entre parientes : **"The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance"** que apareció en el año de 1918. En su siguiente artículo **"On the dominance ratio"** (1922) discute las distintas fuerzas evolutivas, especialmente a la selección natural en relación al mantenimiento y eliminación de la variación genética. Entre 1922 y 1929 publicó varios artículos en los que extendió sus ideas, y entre ellos destaca uno escrito junto con el entomólogo E.B. Ford en 1926, en el que describen la abundancia y variabilidad de 35 especies de polillas británicas.

La contribución fundamental de R. Fisher a la teoría evolutiva es su libro de 1930 **"The genetical theory of natural selection"**, reeditado en 1958. Fisher consideraba que las poblaciones naturales eran muy grandes, por lo que los efectos de la deriva génica y la endogamia se minimizaban y el proceso adaptativo estaba fundamentalmente guiado por la selección natural. Por ejemplo, en una carta a S. Wright, Fisher señala lo siguiente (agosto 13, 1929, en Provine, 1986): **"Para los propósitos relevantes, considero que N [el tamaño efectivo de la población] generalmente debe de ser el total de la población en el planeta, enumerada a la madurez sexual, y al mínimo anual o de otra fluctuación periódica. Para las aves, el doble del número de nidos sería razonable"**. En poblaciones de este tamaño, aun coeficientes de selección muy pequeños dominarían el proceso evolutivo y la deriva génica sería generalmente despreciable (Eguarte, 1986). Fisher consideraba también que las mutaciones con mayor probabilidad de fijación serían aquellas que modificaran lo menos posible el fenotipo; entre mayores los efectos de una mutación, más probable que esta tuviera efectos deletéreos, enfatizando así el gradualismo del proceso evolutivo. Otra contribución de su libro es el **"Teorema fundamental de la selección natural"**: **"La tasa de incremento en la adecuación de un organismo en cualquier tiempo es igual a su varianza genética en la adecuación en ese momento"** (pag. 37, ed. 1958), o sea relacionaba la importancia de la variación en la tasa de cambio adaptativo: a más variación, mayor velocidad en el cambio adaptativo.

Las trabajos posteriores de Fisher dentro de la teoría de la evolución son fundamentalmente ampliaciones a sus ideas de 1930, como su artículo de 1947 junto con E.B. Ford sobre la genética de las poblaciones de la polilla Panaxia dominula en relación a un

gene que determina el color. Ellos estimaron que el tamaño mínimo de las poblaciones que estudiaron era de unos 1000 individuos y, dado que ésta es una especie relativamente poco abundante, concluyen que la deriva génica debe ser, en general, poco importante en la naturaleza. Posteriormente en 1950 publicaron otro artículo atacando explícitamente las concepciones de S. Wright en relación a la importancia de la subdivisión de las especies y la deriva génica.

Las enseñanzas de R. Fisher tuvieron al principio poco impacto en los genetistas de poblaciones fuera de Inglaterra, pero su importancia fue fundamental entre los ecólogos norteamericanos, especialmente con sus ideas sobre el "valor reproductivo" (Fisher, 1930, 1958) que serían centrales en el posterior desarrollo de la teoría de las historias de vida (Piñero, 1979). En Inglaterra tuvo un impacto muy grande al ser maestro de Ford y su grupo, los que a su vez trabajaron varios ejemplos clásicos en la genética de poblaciones pre-electroforesis (Ford, 1975), como el del caracol europeo Cepaea nemoralis (Fisher y Diver, 1934; Cain y Sheppard, 1950, 1954) y el de la polilla Biston betularia (Kettlewell 1958, 1973). Por otra parte su influencia también es notable entre los sociobiólogos, como W.D. Hamilton, R. Dawkins, R.L. Trivers, etc.

1.1.d. Sewall Wright

La vida y obra de Sewall Wright (1889-1988) podría parecer más modesta en comparación con las de Haldane y Fisher, pero esta apreciación sería completamente errónea, cuando menos en relación a la genética de poblaciones y a la teoría de la evolución. Wright dedicó su vida fundamentalmente al estudio de los patrones de coloración en los cobayos, y sus investigaciones en biología evolutiva fueron, cuando menos en un principio, un apéndice a estos trabajos. Aprendió matemáticas de forma autodidacta para resolver problemas empíricos de análisis de su datos de genética (Provine, 1986). Entre 1912 y 1931 publicó alrededor de 60 artículos, principalmente sobre la genética de los cobayos y sobre los efectos de la endogamia, y no es hasta 1931 cuando publica su primer artículo específico sobre genética de poblaciones (antes había publicado algunos resúmenes y revisiones de libros): "Evolution on mendelian populations", el cual tuvo poco impacto inicial debido a su extrema complejidad matemática y obscuridad conceptual; citando a Dobzhansky (Dobzhansky et al., 1977, pag. 18): "La mayor parte del trabajo estaba escrita, sin embargo, en fórmulas matemáticas que parecían complejas e ininteligibles a la gran mayoría de científicos evolucionistas. Aunque los genetistas que asistieron al VII Congreso Internacional de Genética en 1932 [donde presentó una versión de su trabajo de 1931] consideraron el trabajo de Wright con gran respeto y se dieron cuenta de su importancia, la mayoría comprendieron su contenido de la misma forma que hubieran entendido una presentación en ruso del trabajo de Chetverikov.".

Posteriormente Wright publicaría varios artículos discutiendo puntos de vista de Fisher, otros artículos puramente

teóricos y otros analizando datos en colaboración con T. Dobzhansky (de manera análoga a la colaboración entre Fisher y Ford, (Provine, 1986)). Una de sus contribuciones más importantes a la teoría evolutiva es su serie de trabajos sobre lo que él llamó el "aislamiento por distancia" (1938, 1940, 1943 a y b, 1946). Estos trabajos constituyen un intento por demostrar que la deriva génica puede ser importante aún en poblaciones aparentemente continuas a lo largo de áreas muy grandes, si la capacidad de dispersión de la progenie es limitada. Sin embargo su obra magna sería su tratado en cuatro tomos "Evolution and the genetics of populations" (1968, 1969, 1977, 1978) donde redondea sus ideas y métodos y presenta una extensa revisión de la literatura del campo.

Wright pensaba que la endogamia y la deriva génica jugaban un papel importante en el proceso adaptativo, al permitir que se formaran combinaciones que la selección natural no favorecería inicialmente, pero que podrían conducir a la obtención de nuevas adaptaciones. También consideraba que las especies estaban formadas por una gran cantidad de subpoblaciones entre las que habría un flujo génico moderado. Sus ideas las sintetiza en su modelo de los equilibrios cambiantes (shifting balance) (1932, 1978) en el que propone el concepto del paisaje adaptativo (adaptive landscape). En este modelo la selección, al aumentar la adecuación promedio de las poblaciones, las llevaría a los "picos adaptativos". La deriva y la endogamia harían que algunas de las poblaciones "vagaran" por la topografía adaptativa; eventualmente alguna población llegaría a los pies de un pico más alto; al escalarlo aumentaría de tamaño (ya que una buena medida de la adaptación puede ser el tamaño de la población), y por lo tanto la deriva génica y la endogamia serían cada vez menos importantes. La población que se encontrara en el pico adaptativo más alto comenzaría a mandar migrantes a las otras poblaciones, que eventualmente serían arrastradas al nuevo pico, dándose de esta forma un proceso adaptativo más rico en opciones que uno determinado exclusivamente por la selección natural. Así para Wright la deriva génica es muy importante y la selección natural no es todopoderosa. Este modelo ha tenido una importancia muy grande en el desarrollo de la biología evolutiva (Provine, 1986; Hartl y Clark; Slatkin, 1989), pero su relevancia ha sido cuestionada tanto por razones teóricas (ver una revisión en Provine, 1986, pags. 307 a 317), como en relación a los datos generados por la biología molecular (Nei, 1987, pags 419-422).

El impacto de Wright en la biología evolutiva fue mucho más grande que el de los otros dos investigadores, ya que por ejemplo, su influencia empujó a Dobzhansky a trabajar en problemas evolutivos con poblaciones naturales de Drosophila (Provine, 1986). A su vez, los libros de Dobzhansky (1937 y ediciones subsecuentes) fueron, junto con las ideas y obras de Wright, la fuente de inspiración de los principales artífices de la síntesis moderna (Mayr, Simpson, Stebbins, etc.).

I.I.e. M.Kimura

Después de la labor de estos tres investigadores quedaba poco por hacer sobre la teoría básica de la genética de poblaciones. Conviene destacar en la aparición del primer texto de genética de poblaciones por C.C. Li, en 1948, primero en chino y traducido al inglés en 1955; y la del libro de G. Malécot "**Les mathématiques de l'hérédité**", también en 1948. La edición de textos sobre genética de poblaciones en idiomas distintos al de la mayoría de las publicaciones originales muestra que para esas fechas la disciplina comenzaba a alcanzar madurez.

Tal vez el otro genetista que ha tenido más impacto en el desarrollo de la genética de poblaciones sea el japonés Motoo Kimura. Nacido en 1924, su educación profesional fue en citogenética vegetal. Su primera contribución a la genética de poblaciones fue una revisión, en japonés, de la teoría matemática de la genética de poblaciones, en 1950. Posteriormente, en 1951 y 1952 publicó en una revista japonesa varios análisis sobre la importancia relativa de las selección contra la deriva génica. En 1953 fue a estudiar a los Estados Unidos, aunque no fue aceptado por S. Wright, lo cual era su máxima ilusión ("**once he had been a half-god for me**", carta de Kimura a Crow, en Provine, 1986, pag. 466); trabaja en la Universidad de Iowa bajo la dirección del experto en mejoramiento genético de animales Jay Lush y del estadístico Oscar Kempthorne. Ese mismo año conoció en Madison a James F. Crow, con el que trabajó de 1954 a 1956. Por esos años Kimura publicó varios artículos y llegó a ser reconocido como el máximo experto mundial en el análisis matemático de la deriva génica (Provine, 1986). Crow lo presentó con H.J. Muller quien fue el principal representante de la llamada por Dobzhansky (1955) escuela clásica de la genética de poblaciones. Esta escuela consideraba que las poblaciones presentaban muy poca variación genética, que la principal fuente de variación era la mutación, y que la selección operaba eliminando a estos mutantes de las poblaciones naturales, actuando de esta forma como fuerza purificadora. Dobzhansky contrastaba esta escuela con la suya, que él llamaba balanceadora, en la cual se consideraba que las poblaciones eran muy ricas en variación genética y que esta variación era a su vez mantenida por selección del tipo de ventaja del heterocigo o selección balanceadora.

En 1960 Kimura editó un texto de genética de poblaciones en japonés. Trabajando sobre los datos de genética molecular que se comenzaron a publicar en esas fechas, junto con las ideas de Muller de la escuela clásica y las de selección purificadora y las de Haldane del costo de la selección, decidió que la selección balanceadora no podría explicar la gran cantidad de variación genética descrita por medios moleculares. Ello lo llevó a sugerir que la aparente tasa constante de sustitución molecular podría deberse a la interacción entre la deriva génica y la mutación. De esta forma la selección natural solo actuaría como selección purificadora. Estas ideas, conocidas como la "Teoría neutral de la evolución molecular" fueron presentadas en noviembre de 1967 en una reunión del Genetics Club en Fukuoka y publicadas en un artículo corto en Nature el año siguiente. Este

trabajo genero una violenta controversia sobre la relación entre la gran cantidad de variación genética encontrada y la adaptación. Esta lucha dominaría a la genética de poblaciones en la década de los años setenta; controversia de la cual aparentemente emergería Kimura victorioso (Lewontin, 1985a).

Además de gran cantidad de artículos sobre deriva génica, tamaño efectivo de la población y evolución molecular, destacan dentro de la obra de Kimura el libro escrito junto con J.F. Crow (Crow y Kimura, 1970), el cual es uno de los textos más importantes de genética de poblaciones teórica y un libro publicado en 1971 junto con Tomoko Ohta que trata de varios aspectos teóricos controvertidos que van desde la evolución molecular, hasta el tamaño efectivo de las poblaciones. Su obra magna la constituye sin lugar a duda su libro de 1983, "The neutral theory of molecular evolution", donde sintetiza sus ideas y las evidencias, tanto empíricas como teóricas, a favor y en contra de sus ideas en relación a la variación y evolución molecular.

Actualmente, las ideas iniciales de Kimura y la gran cantidad de datos empíricos generados a partir de la biología molecular, han determinado que la mayor parte de los trabajos de genética de poblaciones teórica se centren en el estudio, interpretación y análisis de la evolución molecular (Nei, 1987; Hartl y Clark, 1989).

1.1.f. Sistemas genéticos complejos.

Otra línea de investigación importante dentro de la teoría de la genética de poblaciones ha sido la del análisis de caracteres con herencia compleja en la que interactúan muchos genes y el ambiente, conocida como genética cuantitativa. La genética cuantitativa fue desarrollada a partir de las ideas descritas por Fisher en su artículo de 1918 y de algunas metodologías desarrolladas por "biometristas" ingleses de finales del siglo pasado y comienzos de este (Francis Galton, Karl Pearson, Walter Weldon). Uno de los primeros textos al respecto es el de Mather (1949). Para una revisión de la teoría y metodologías de la genética cuantitativa sugiero consultar el libro de Falconer (1981).

Dentro de la genética de poblaciones teórica se ha tratado de avanzar en el análisis conjunto de varios loci al mismo tiempo, con mayor o menor grado de ligamiento, problema que ha resultado extraordinariamente complejo. En este problema trabajaron, aunque brevemente, tanto Haldane (1949b; Haldane y Waddington, 1931), como Kimura (1956; Kimura y Ohta, 1971). Dentro de este línea han trabajado muchos otros investigadores, entre los que destaca Richard Lewontin (1974, 1985a y b, para una revisión reciente del tema ver Clegg, 1984). Lewontin en un principio fue alumno de T. Dobzansky y comenzó haciendo trabajo experimental en Drosophila. Además de sus investigaciones sobre sistemas genéticos complejos, en 1966 publicó dos artículos junto con J.L. Hubby (Hubby y Lewontin, 1966; Lewontin y Hubby, 1966) que revolucionaron el trabajo empírico de genética de

poblaciones, al mostrar el potencial de análisis electroforéticos de proteínas en geles.

Para los lectores interesados en aprender la teoría de genética de poblaciones, además de las obras clásicas citadas anteriormente, quisiera recomendar los textos de Roughgarden (1979), Hedrick (1983), Crow (1986), y Hartl y Clark (1989).

1.II.Genética de poblaciones de plantas:

"Durante muchos años la genética de poblaciones constituyó una teoría poderosa e inmensamente rica virtualmente sin datos satisfactorios sobre los cuales trabajar. Fue como una compleja y exquisita máquina para elaborar una materia prima que nadie había explotado con éxito. Ocasionalmente, algún explorador inusualmente listo y afortunado se encontró con algún afloramiento natural de mineral muy rico, y parte de la maquinaria se puso en marcha para demostrar a sus fiadores que realmente funcionaba. Pero la mayor parte de dicha maquinaria se dejó en manos de los ingenieros, siempre arreglándola, siempre mejorándola, anticipándose al día en que sería llamada a funcionar a pleno rendimiento". Así describe Lewontin (1974, pag. 176) a la situación de la genética de poblaciones previa a 1966, cuando se comenzaron a usar métodos moleculares para el análisis de las poblaciones naturales. Antes de esto se había estado elaborando la impresionante teoría matemática que discutimos en el inciso anterior, pero entre los primeros años de la década de los treinta cuando se publicaron las obras centrales de Haldane, Fisher y Wright y finales de los años sesentas casi no se obtuvieron datos empíricos de poblaciones naturales. En esta sección revisaremos brevemente la historia de los estudios con poblaciones silvestres de plantas.

1.II.a. Estudios pioneros.

Posiblemente podríamos considerar como el primer estudio de genética de poblaciones de plantas (o sea el primero en el que en una población silvestre se estimaron las frecuencias genotípicas y a partir de éstas las frecuencias alélicas y se intentó interpretar a ambas en términos de las distintas fuerzas evolutivas) al realizado por Sterling Emerson en 1939 con los alelos de autoincompatibilidad de Oenothera organensis. Esta especie se encuentra en las montañas Organo al sur de Nuevo México, y el número total de individuos de esta especie era cercano a 500 individuos distribuidos en varias subpoblaciones. Haciendo cruces y observando el crecimiento del tubo polínico, Emerson encontró 34 diferentes alelos de incompatibilidad en una muestra de sólo 134 plantas. En una población de este tipo cualquier nuevo mutante para los alelos de autoincompatibilidad podría aumentar de frecuencia en la población, al poder potencialmente fertilizar a todas las otras plantas. Sin embargo el pequeño tamaño de la población haría importante a la deriva génica, la cual causaría que se perdieran alelos. S. Wright (1939) re-analizó estos datos, concluyendo que la mejor forma de explicar estos altos niveles de variación sería considerando que las distintas subpoblaciones de esta especie presentaban poco

flujo génico entre ellas y que por lo tanto los datos apoyaban su modelo de los equilibrios cambiantes.

Sin embargo, generalmente se considera que el primer trabajo de genética de poblaciones en plantas (S. K. Jain, com. pers., Stebbins, 1979) fue el realizado por Carl Epling, Dobzhansky, Wright y otros colaboradores (Epling y Dobzhansky, 1942; Wright, 1943a y b, 1978; Epling, Lewis y Ball, 1960) con la planta anual del desierto Linanthus parryae (Polemoniaceae) que presenta un polimorfismo en el color de las flores, existiendo individuos con flores azules y otros con flores blancas. En la primavera de 1941 Epling viajaba por la carretera que cruza el desierto del Mojave y encontró que además de haber una gran floración, existía un polimorfismo en el color de las flores, y que las poblaciones de esta planta se extendían por más de 80 millas. Después de comentarlo con su colega Dobzhansky, muestreo junto con sus alumnos, las proporciones de flores a lo largo de las carreteras que cruzan el desierto del Mojave. Cada media milla si existían plantas de esta especie se hacían 4 conteos de 100 individuos cada uno, separados 250 pies entre sí y en ángulo recto a la carretera. Aunque no fue sino hasta 1962 que se conoció el mecanismo de herencia del color de las flores (Provine, 1986), ellos supusieron distintos posibles patrones de herencia y en los artículos de 1942 y 1943 llegaron a la conclusión de que la deriva génica, actuando según el modelo del "aislamiento por distancia" era la fuerza evolutiva que había generado las diferencias en las frecuencias alélicas de los genes que determinan los colores de las flores a lo largo del desierto, con cambios de colonias "puras" de un color a otro en menos de 150m .

1.II.b. Primula vulgaris

Otro trabajo inicial importante en relación a la genética de poblaciones fue el realizado por Crosby (1940, 1949, 1959, 1960) con la planta heterostilica Primula vulgaris (Primulaceae). Como en la mayoría de las plantas heterostilicas, en esta especie los individuos "thrum" (flores con estilo corto/anteras largas) se comportan como heterocigas Ss y las plantas "pin" (flores con estilo largo/anteras cortas) como homocigas ss y es imposible la autofertilización y la fertilización entre individuos de un mismo morfo. Sin embargo en esta especie existe un alelo que produce plantas homostilicas que se pueden autopolinizar. En las poblaciones donde no existe el alelo homostilico los otros dos morfos generalmente se encuentran en proporciones iguales. En algunas poblaciones sin embargo la proporción de individuos homostilicos llega a ser muy grande. En Somerset, Inglaterra, Crosby (1949) reporto 468 individuos homostilicos, 145 pins y 15 thrums. Considerando que el gene homostilico tendría ventaja al poder autopolinizarse y polinizar a los otros morfos, pero que la autopolinización podría generar depresión endogámica, Crosby realizo una serie de simulaciones en computadora (1960), realmente pioneras dentro de la genética de poblaciones, y llegó a frecuencias en el equilibrio similares a las encontradas en estas poblaciones silvestres.

1.II.c. Plantas y metales pesados

Un grupo de estudios relevantes son los realizados en plantas resistentes a los metales pesados por A.D. Bradshaw y su grupo de investigadores en la Universidad de Liverpool, Reino Unido desde principios de la década de los sesenta. En gran cantidad de plantas, principalmente gramíneas, se han encontrado genotipos resistentes a metales pesados. Estos metales generalmente son muy abundantes como desechos en los alrededores de las minas. Así se puede determinar en una población la proporción de individuos resistentes a los metales pesados con métodos experimentales, estimar los coeficientes de selección y los efectos de la migración y estudiar la genética de la resistencia. Una buena revisión de sus trabajos y métodos puede encontrarse en Bradshaw y McNeilly (1981). Dentro de las especies estudiadas en relación a este problema se encuentran los pastos Agrostis canina, A. stolonifera, A. tenuis, Antoxanthum odoratum, Festuca ovina, Deschampsia caespitosa, y plantas de otras familias como Plantago lanceolata, Rumex acetosa, Mimulus guttatus y Silene vulgaris (Bradshaw y McNeilly, 1981; Endler, 1986). Estos estudios constituyen un conjunto muy interesante de trabajos, de gran importancia teórica y práctica que demostraron que la selección natural podía ser muy intensa e importante en poblaciones naturales de plantas y que podía generar cambios en la estructura genética de la población tiempos muy cortos (Endler, 1986). El principal problema de este juego de datos es que, en general, la resistencia a los metales pesados presenta herencia cuantitativa, por lo que se complica la aplicación de la teoría de la genética de poblaciones.

1.II.d. Cianogénesis

Varios grupos de naturalistas han estudiado el polimorfismo en la cianogénesis de dos plantas: Lotus corniculatus (Jones, 1962; Crawford-Sidebotham, 1972; Ellis et al 1977; Compton, et al 1983) y Trifolium repens (Daday, 1954; Angseesing y Angseesing, 1973; Dirzo y Harper 1982). En ambas especies la producción de compuestos cianogénicos está determinada de manera mendeliana por dos loci. Se ha encontrado que, en términos generales, las formas cianogénicas son menos consumidas por herbívoros, especialmente moluscos terrestres. La producción de estos compuestos sin embargo implica costos ecológicos (Endler, 1986).

1.II.e. La escuela de Davis

Por último dentro de los grupos de genetistas de poblaciones de plantas formados antes del uso generalizado de la técnicas de electroforesis debemos destacar al de la Universidad de California en Davis, liderado por el Dr. Robert W. Allard. Este grupo, a diferencia de otros formados por naturalistas, estaba constituida por genetistas. El método de Allard consistió en analizar, en poblaciones silvestres de plantas cultivadas o emparentadas a ellas, una serie de caracteres con herencia mendeliana, determinados por un locus con pocos alelos, como el color o la morfología de ciertas estructuras. Una revisión que

muestra el tipo de trabajo que desarrollaban y su extraordinario manejo de la genética teórica es la de Allard, Jain y Workman (1968). Otro investigador muy importante de esta escuela es S. K. Jain, quien publicó varios trabajos con dos especies de gramíneas, Avena fatua y Avena barbata de los que analizaron más de 100 poblaciones para 4 loci (Jain y Marshall, 1967; Marshall y Jain 1969). Sin embargo este grupo cobró una importancia central en la genética de poblaciones a partir de 1970 cuando comenzaron a publicar trabajos de genética usando electroforesis de proteínas.

1.II.f. Electroforesis

El primer trabajo publicado de alozimas en plantas fue el realizado por el fitoquímico R. Scogin en 1969 en el que reportó la variación genética en 5 loci para tres especies del género de leguminosas Baptisia. Al año siguiente Marshall y Allard de la Universidad de California en Davis publicaron dos artículos sobre la variación genética de Avena fatua y A. barbata. En estos trabajos correlacionaban la variación electroforética con la descrita por los marcadores morfológicos, y la comparaban con la esperada según sus sistemas de apareamiento, sugiriendo que la selección natural ayudaba a mantener la variación. Rápidamente, otros alumnos de Allard comenzaron a publicar otros estudios, destacando el trabajo de algunos de ellos como el de M. Clegg sobre selección natural y sistemas de apareamiento, fundamentalmente en Avena barbata (Clegg, 1972; Allard et al., 1972; Allard et al., 1977; Clegg y Allard, 1972, 1973; Clegg, et al., 1978); el de A.L. Kahler en los sistemas reproductivos de la cebada (Kahler et al., 1975; Allard et al., 1977), los de A.H.D. Brown en relación a la estimación de la tasa de polinización cruzada en el maíz y otras especies (Brown y Allard, 1970; Brown et al., 1974; Brown et al., 1975); el de J.L. Hamrick entre la relación de los caracteres cuantitativos y las alozimas en Avena barbata (Hamrick y Allard, 1972, 1975); el desarrollo de algoritmos multiloci para la determinación de la tasa de polinización cruzada por D.V. Shaw (Shaw y Allard, 1981; Shaw et al., 1981); el estudio de las correlaciones entre las variables ambientales y los genotipos de Avena barbata y A. fatua (Piñero, 1982).

Asimismo, en Davis, Jain continuó produciendo gran cantidad de artículos, desde revisiones (1975) e investigaciones teóricas (Ritland y Jain, 1981), hasta trabajos empíricos usando marcadores morfológicos y electroforéticos (Jain y Rai, 1974; Jain, 1978). También en Davis, desde 1973 L.D. Gottlieb comenzó a publicar una serie de trabajos con énfasis en problemas de especiación y su relación a la genética de poblaciones con los géneros Stephanomeria y Clarkia (Gottlieb, 1974, 1975, 1981; Roose y Gottlieb, 1980).

Otro grupo que comenzó a trabajar desde principios de los años 70's es el asociado a D. Levin, distinguiéndose por el énfasis que le han dado a la demografía y a la polinización. Dentro de sus trabajos destacan los realizados con plantas del género Phlox (Levin y Kerster 1968; Levin, 1977, 1978), el

trabajo clásico de B. A. Schaal con la planta Liatris cylindracea que representa la primera aplicación de los estadísticos F de Wright a poblaciones de plantas (Schaal, 1974, 1975; Schaal y Levin, 1976) y varios trabajos con Oenothera (Levin 1975; Levin et al., 1979; Ellstrand y Levin, 1980).

1.II.g. Genética de poblaciones de árboles de climas templados.

Dos grupos de árboles de importancia comercial han sido relativamente bien estudiados en su genética de poblaciones. Por una parte tenemos el de las coníferas, que han sido principalmente estudiadas por el grupo de Colorado, del que forman parte J.B.Mitton (Grant y Mitton, 1977; Mitton et al., 1977, 1981; Mitton y Grant, 1980, 1984; Mitton, 1983; Farris y Mitton, 1984) y Y.B. Linhart (Linhart et al., 1981; Linhart y Mitton, 1985), y por el grupo de Berkeley, donde destaca F.T. Ledig (Guries y Ledig, 1981; Ledig y Conkle, 1983; Ledig et al., 1983; Ledig, 1986; Bush et al., 1987). El otro grupo de árboles relativamente bien conocido es el de los eucaliptos de climas templados (Brown et al., 1975, 1985; Phillips y Brown, 1977; Hooper y Moran, 1981; Fripp, 1982; Moran y Hooper, 1983; Yeh et al., 1983; Fripp et al., 1987; Adams, 1989).

Otros grupos de árboles de climas templados han sido mucho menos estudiados (Hamrick, 1983), y en la única palma en la que se ha publicado un estudio de genética de poblaciones es en la palma del desierto de Sonora Washingtonia filifera, en varias poblaciones de California en las que se encontraron muy bajos niveles de variación genética y muy poca diferenciación geográfica (McClenaghan y Beuchamp, 1986).

1.II.h. Genética de plantas tropicales

Las plantas que habitan las selvas tropicales han sido mucho menos estudiadas, a pesar del gran interés que existe en estudiar su biología y su conservación desde finales de los años sesenta. El primer trabajo es un reporte preliminar por Gan et al. (1977, 1981) de elevados niveles de variación genética en dos especies de dipterocarpaceas en Malasia. Posteriormente el grupo de B. Schaal publica estudios para especies de dos géneros de plantas, (Bulnesia por Hunziker y Schaal, 1983; y arbustos del género Lishianthus, Sytsma y Schaal, 1985) con un énfasis sistemático, reportando que ambos géneros presentan bajos niveles de variación genética. Hamrick y colaboradores han estudiado la variación y la estructura genética en varias especies de árboles tropicales. En términos generales encuentran altos niveles de variación genética y poca diferenciación geográfica (Hamrick y Loveless, 1986; Loveless y Hamrick, 1987; Hamrick, 1987). Bajos niveles de variación y diferenciación genética se han encontrado en tres especies arbustivas del género Piper (Heywood y Fleming, 1986). El grupo de K. Bawa ha trabajado con la estructura genética y sistemas reproductivos en dos especies de árboles, Phitecellobium pedicellare (O'Malley y Bawa, 1987) y Bertholletia excelsa (Buckley et al., 1988; O'Malley et al., 1988), para los que reportan altas tasas de polinización cruzada. Podemos mencionar también los trabajos con varias

especies de Acacia tropicales de Moran et al (1989a y b), las que presentan, en términos generales, elevada variación genética y altas tasas de polinización cruzada.

1.II.i. Objetivos y aplicaciones la genética de poblaciones

El objetivo central de la genética de poblaciones es entender cómo se lleva a cabo el proceso de la adaptación biológica o microevolución (Dobzhansky, 1937, 1975; Templeton, 1982; Equiarte, 1986; Hartl y Clark, 1989), además ayuda a entender al proceso de la especiación, (Dobzhansky et al. 1977; Hedrick, 1983; Hartl y Clark, 1989) y aporta la teoría y la evidencia para muchos análisis de reconstrucción filogenética (Gottlieb, 1974; Kimura, 1983; Richardson et al, 1986; Nei, 1987; Piñero y Equiarte, 1988).

La genética de poblaciones puede ser una importante herramienta dentro de la biología de la conservación, al proponer, entre otras cosas, métodos de colectas de germoplasma que maximicen la variación genética, el diseño de programas de cruza en zoológicos y jardines botánicos de tal forma que se minimice el impacto de la depresión endogámica, o la determinación del tamaño mínimo aconsejable de reservas y áreas protegidas y el manejo de éstas, por ejemplo en términos de aumentar o no el flujo génico entre distintas poblaciones (Franklin, 1980; Frankel y Soule, 1981; Brown y Clegg, 1983; Schonewald-Cox et al., 1983; Templeton y Read, 1983; Ledig, 1986; Lande y Barrowclough, 1987; Simberloff, 1988; Equiarte y Piñero, 1990).

1.III. Objetivos de esta tesis:

a) Estudiar la variación electroforética de A. mexicanum en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz y describirla con índices como la proporción de loci polimórficos y la heterocigosis esperada.

b) Describir la estructura genética de la población por medio de los estadísticos F de Wright (1951, 1965), e interpretarlos.

c) Comparar las evaluaciones de las fuerzas microevolutivas: endogamia, deriva génica, migración y selección natural; inferidas tanto a partir de los estadísticos F como con estimaciones obtenidas independientemente como son:

-Datos demográficos, que ayudan a obtener estimadores de la deriva génica y la selección natural.

-Genéticos (con datos de la tasa de polinización cruzada (t), y de genes raros que aportan datos sobre el flujo génico).

-Biología floral, que ayuda a entender el flujo génico, la endogamia y la deriva génica.

-Dispersión de polen y semillas, que aportan datos sobre las causas de la endogamia y la deriva génica.

d) Con todos los datos anteriores, comparar la posible intensidad de la deriva génica y determinar cuando un proceso evolutivo estaría determinado fundamentalmente por la selección natural o por la deriva génica, así como sugerir posibles estrategias para el manejo y conservación de la variación genética en esta y otras especies tropicales.

Capítulo dos: El sitio y la historia natural de Astrocaryum mexicanum.

2.1. El sitio de estudio: La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz:.

La estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, tiene un área de 700 ha y se encuentra en la sierra de Los Tuxtlas, Veracruz, México, entre los meridianos 95° 04' y 95° 09' longitud oeste y los paralelos 18° 34' y 18° 36' latitud norte. Su altitud sobre el nivel del mar va de los 150 a los 530 m (Lot-Helgueras, 1976).

La sierra de Los Tuxtlas interrumpe la planicie costera del Golfo de México en dirección SE a NW. Es de origen volcánico y data del Terciario al Plio-Pleistoceno. El punto más alto de la sierra es el volcán de San Martín, con una altitud de 1700 m, el cual presentó su última erupción en 1793 (Bongers et al., 1988).

El substrato consiste fundamentalmente de rocas ígneas (principalmente basalto y andesita) mezclados con ceniza volcánica. Los suelos derivados de estos materiales presentan perfiles poco desarrollados y gran cantidad de materia orgánica. En general los suelos de la región son litosoles en las partes de mayor pendiente y regosoles y andosoles tropicales en el resto (Chizón, 1984). Su pH varía entre neutro y ligeramente ácido, y son muy ricos en N, P y K (Bongers et al., 1988).

El clima en la región es cálido húmedo, con una media de temperatura de unos 25° C y una precipitación media anual de 4600 mm. Estos datos fueron obtenidos en la estación meteorológica de Coyame, situada a unos 15 km de la Estación Los Tuxtlas. Datos de varios años tomados en Los Tuxtlas sugieren que se pueden usar los datos de la estación de Coyame con cierta confianza (Bongers et al., 1988). El mes más caliente es mayo con una temperatura máxima promedio de 32.8° C y el mes más frío es enero, con una temperatura mínima promedio de 16.4° C. Existe una temporada relativamente seca de marzo a mayo y una temporada de lluvias entre junio y octubre, donde llueve alrededor del 60% del total de la precipitación anual. Los "nortes" afectan principalmente a la región entre diciembre y febrero, y presentan vientos que llegan hasta a los 100 km/hr y pueden reducir la temperatura hasta a 10° C por cortos períodos. También traen asociadas fuertes lluvias que pueden contribuir con hasta el 30% del total de la precipitación anual (Bongers et al., 1988).

La vegetación de la mayor parte de la estación es Selva Alta Perennifolia (sensu Miranda y Hernández-X., 1963). La altura promedio del dosel varía de entre 30 a 35 metros, con algunos árboles que alcanzan los 40 m. Se han reportado 210 especies distintas de árboles en la Estación (Ibarra, 1985). Por ejemplo en una hectárea estudiada por Bongers et al. (1988) encontraron 292 especies de plantas, incluyendo lianas, epifitas, herbáceas, arbustos y árboles, siendo las familias más abundantes

Leguminosae, Moraceae, Rubiaceae y Lauraceae. En total la cobertura vegetal, sin contar lianas y epifitas fué del 365%. La comunidad se caracteriza por la dominancia en el estrato bajo de la palma Astrocaryum mexicanum, de Pseudolmedia oxyphyllaria en el estrato intermedio y de Nectandra ambigenes en el alto. Otras especies características del estrato bajo son varias palmas, como Chamedorea tepejilote, y rubiáceas como Faramea occidentalis y algunas especies del género Psychotria. Entre los árboles del estrato medio y superior (que en realidad no forman estratos reales y/o bien diferenciados, ver Popma et al., 1988) destacan también Brosimum alicastrum, Poulsenia armata, Omphalea oleifera, Pterocarpus rohrii, Cordia megalantha, Spondias radikoferi, etc. Comparándola con otras selvas tropicales, la selva de Los Tuxtlas presenta baja diversidad y densidad de árboles (Bongers et al, 1988).

La tasa de renovación de la vegetación, definida como el tiempo promedio entre la formación de dos claros en un mismo sitio (turnover rate) ha sido estimado por Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, (1986), Piñero et al. (1986) y Martínez-Ramos et al. (1988a) de 47 ± 45 años en 5 hectáreas y por Bongers et al. (1988) de 138 años en 1 hectárea.

2.II. La especie de estudio: Astrocaryum mexicanum Liebm.

Astrocaryum mexicanum es una palma de la tribu Cocoeae, subfamilia Arecoideae (Dransfield y Uhl, 1986). A. mexicanum es diploide y su número cromosómico es $n = 15$, (Read, 1966) como otras palmas bartoideas espinosas, aunque la mayor parte de las especies de la tribu Cocoeae presentan una $n = 16$.

El género Astrocaryum aparentemente se originó en la cuenca del Amazonas, y aparece en el registro fósil de hace unos 35 millones de años (Smythe, 1989). En particular A. mexicanum se distribuye desde la parte este y norte de la Sierra de Zongolica, Veracruz, a la costa del Atlántico de Honduras (Vite, 1985). En centroamérica parece ser reemplazado por otras especies del mismo género, como A. confertum en Costa Rica (Vite, 1985) y por A. standleyanum y A. alatum en Panamá (Smythe (1989), aunque este autor sugiere que A. mexicanum y A. alatum podrían ser en realidad la misma especie).

Astrocaryum mexicanum vive básicamente en la Selva tropical perennifolia. Puede existir en suelos derivados de lutitas y areniscas en Oaxaca, en suelos calcáreos como en el norte de Chiapas, en margas profundas y arcillosas como en la selva Lacandona, en Chiapas, o en suelo derivado de rocas ígneas extrusivas, como en Los Tuxtlas (Piñero et al, 1977; Vite, 1985). Se le puede encontrar entre los 100 y 900 m.s.n.m, y con precipitaciones anuales de 2000 a 5000 mm, y entre los 18° a los 26° C de temperatura promedio anual, por lo que se puede decir que se encuentra en climas cálidos húmedos y semicálidos húmedos (Vite, 1985).

Astrocaryum mexicanum es una planta monóica, aunque presenta las flores femeninas y masculinas en la misma inflorescencia.

Sus troncos son solitarios y nunca se propaga vegetativamente. Los troncos están armados de espinas largas y aplanadas. Alcanza alturas máximas de unos 8 m pero los individuos reproductivos generalmente miden entre 2 y 6 m.

El tronco es aparente en plantas con más de 7 años de edad, y muestra las cicatrices de las hojas caídas, bordeadas de dos hileras de espinas agudas y aplanadas, negras, de 3 a 5 cm de largo. El diámetro de los troncos varía entre 4 y 7 cm a la altura del pecho.

El sistema radicular es más bien somero y está compuesto de una sola raíz que penetra unos 50 cm en el suelo y numerosas raíces adventicias, que corren más o menos paralelas a la superficie del suelo a profundidades entre 10 y 50 cm.

Las hojas cambian de forma según la edad del individuo. En las plántulas mide de 4 a 60 cm de largo y son bifidas. Gradualmente se comienza a producir hojas cada vez más grandes y de morfología intermedia entre bifida y pinnatífida. En los individuos reproductivos se presentan hojas simétricamente pinnatífidas que terminan en un par de pinnas más anchas y cortas. Los tamaños de estas hojas van desde 1.0 m de largo por 0.5 de ancho a 3.0 por 1.4 m. Los pecióslos de las hojas son robustos en la parte baja, envainan por completo al tronco. La parte dorsal del peciolo presenta muchas espinas agudas y redondeadas que se vuelven muy densas hacia la base del mismo (Piñero et al., 1977).

Se han considerado plántulas o infantiles a los individuos con 4 a 5 hojas bifidas, con una edad de menos de 7 años. Los individuos juveniles desde que comienzan a presentar hojas pinnatífidas hasta que comienzan a presentar tronco, con unos 14 a 18 años de edad. Los individuos adultos inmaduros los que presentan tronco pero todavía no se reproducen, y los adultos maduros los que se comienzan a reproducir, con una edad entre 25 a 30 años.

La producción de hojas y el crecimiento del tronco están íntimamente relacionados, dado que el tronco crece al ir aumentando el número de cicatrices foliares. Se ha estimado para las plántulas una producción 1.34 hojas al año (Piñero et al, 1977), en individuos juveniles de 1.64 ± 0.48 D.E. hojas al año, en adultos inmaduros de 2.08 ± 0.77 y en adultos maduros de 2.42 ± 0.55 (Piñero et al, 1986). Ya que la altura y el número de cicatrices foliares se correlacionan, conociendo una u otra se se puede estimar la edad de una palma (Sarukhán, 1978).

Las esperanzas de vida para hojas de distintas edades fueron estudiadas Piñero et al. (1986) quienes posteriormente estimaron sus fecundidades en términos de hojas nuevas por hojas existente por año para cada una de las edades. Las fecundidades las calcularon usando el contenido de nitrógeno como un indicador de su tasa fotosintética. La curva de sobrevivencia de las hojas es del tipo I de Deevey y las fecundidades y las esperanzas de vida decrecen con la edad de la hoja.

En la selva de Los Tuxtlas su fenología las yemas de las inflorescencias se forman desde junio y agosto, y las inflorescencias se desarrollan entre fines de febrero y marzo del próximo año (Piñero et al, 1977; Vite, 1985). La floración sucede entre finales de marzo y principios de mayo. Las hojas son producidas principalmente después de la temporada de lluvias (entre julio y diciembre; Piñero et al. 1977). Los frutos maduran y comienzan a caer al suelo a partir de agosto y septiembre. Los frutos tardan entre cinco meses y un poco más de un año en germinar (Vite, 1985).

La palma es monóica, y presenta las flores femeninas y masculinas en la misma inflorescencia. Un adulto reproductivo en un año dado presenta entre 0 y 5 inflorescencias. Estas inflorescencias son axilares, y están protegidas por una gruesa bráctea peduncular de unos 30 cm de largo, cubierta por finas espinas. Esta se abre abaxialmente por una sutura longitudinal. Las flores son color blanco cremoso y olor ligeramente dulce, son unisexuales, y en cada raquila se presentan sólo flores masculinas, con una flor femenina en la base de cada raquila. En promedio en una inflorescencia se encuentran 4885 ± 1452 DE ($n=21$) flores masculinas y 27.8 ± 11.0 flores femeninas ($n=21$) (Búrquez et al., 1987).

Las inflorescencias son protoginicas. Se abren a las 5 de la mañana y permanecen receptivas unas 15 horas, las anteras comienzan a abrir alrededor de las 20.00 hrs. El polen presenta su máxima viabilidad el día siguientes a las 05.00 hrs. Esta separación temporal entre las funciones masculinas y femeninas en una inflorescencia, y la baja probabilidad de que en una misma planta se encuentren dos inflorescencias en etapas complementarias al mismo tiempo reducen mucho las posibilidades de autopolinización (Búrquez et al., 1987).

Los polinizadores más importantes son escarabajos de varias especies y diversos tamaños. Otros animales también visitan las inflorescencias, pero se consideran ladrones de polen (abejas), herbívoros (grillos) o depredadores de otros visitantes (aves) (Búrquez et al., 1987).

Polinizaciones controladas muestran que nunca se producen frutos por apomixia o por autopolinización en ausencia de visitantes. Las autopolinizaciones manuales produjeron significativamente menos frutos (21.72%) que las polinizaciones cruzadas (87.29%) o las polinizaciones naturales (85.32%) (Búrquez et al, 1987). En general, en polinizaciones naturales, entre el 60 y el 85 % de las flores femeninas producen frutos (Sarukhán, 1980; Búrquez et al. 1987). La tasa de aborción de semillas es similar entre plantas de distintos tamaños (Piñero y Sarukhán, 1982), y se ha sugerido que la aborción se produce por falta de espacio en el eje de la inflorescencia, que a su vez impide, por razones puramente mecánicas, el desarrollo de todos los frutos (Sarukhán, 1980).

Los frutos solo tienen una semilla y miden entre 3 y 4 cm de

largo y unos 2.5 cm de diámetro, su peso seco es de unos 3 gramos y están densamente cubiertos de espinas. En Los Tuxtlas, una infrutescencia presenta en promedio 23.21 ± 8.84 frutos ($n=24$, Burquez et al, 1987), y en promedio se producen en una hectárea unos 13350 frutos por año.

Las semillas tienen una viabilidad en promedio del 94 % (Sarukhan, 1980). La dispersión de las semillas es primariamente por gravedad. Una gran proporción de las semillas son depredadas antes de la dispersión por ardillas del género Sciurus (S. aurogaster aurogaster y S. depeii depeii (Coates-Estrada y Estrada, 1986)). Al suelo sólo llegan el 49% de las semillas. De estas una gran proporción son removidas por varios animales, principalmente las ardillas antes citadas y otros roedores (cerca del 90% de las semillas, Sarukhán (1980)). El total de depredación de semillas es entonces del 95 %. Considerando también la viabilidad de las semillas, solo germinan 4.7 % del total producido (Sarukhán, 1980). Mucho se ha discutido la importancia de estos animales como dispersores secundarios (D. Piñero, R. Dirzo, V. Sanchez-Cordero coms. pers.). pero parece que solo una muy pequeña fracción de estas semillas sobrevive de la depredación, ya que en su mayoría los depredadores las pelan al encontrarlas, ocasionando que se sequen rápidamente y muera el embrión (S. Sinaca, D, Piñero, com. pers.).

En los sitios de alta densidad, los frutos en el suelo aparentemente tienen una mayor probabilidad de no ser removidos (32 %) que de los sitios con densidades mas bajas (1%) (Sarukhan, 1978).

Las plantas de A.mexicanum alcanzan la edad a la primera reproducción alrededor de los 22 años. A partir de esa edad pueden o no reproducirse cada año. La probabilidad promedio de que un individuo adulto se reproduzca en un año es de 0.31, pero existe variación entre sitios y entre años. Así, Piñero y Sarukhan (1982) encontraron que solo el 9.7 % del total de los individuos adultos se reprodujo cada año durante cinco años seguidos. La probabilidad de reproducción aumenta como función del tamaño (y por lo tanto de la edad) de la palma, aunque en las categorías mas grandes llega a estabilizarse (Sarukhan et al., 1984). Sin embargo, el tamaño solo explica alrededor del 18% de la varianza en la fecundidad, el resto se puede deber a diferencias de micrositio (luz, nutrientes, vecinos) o diferencias genéticas. Esto ocasiona que la mayor parte de los frutos en un sitio provenga de una porción de la población; por ejemplo en 5 años el 22.7 % de los individuos produjeron el 60% de los frutos (Piñero y Sarukhán, 1982).

Un individuo promedio adulto grande, de unos 120 años, tiene un peso seco total de alrededor de 50 kg (Sarukhán, 1980), y asigna al sistema radicular el 5.5% de su biomasa, 13.5% al tronco, y 46% a las hojas, dando un total de 65% de la biomasa asignada a las funciones vegetativas y dejando 35 % a la reproducción, repartidos en 30% a frutos y 5% a estructuras accesorias (Piñero et al, 1982). Conforme las plantas inician su reproducción, comienzan a asignar mas biomasa a las hojas.

Aparentemente los individuos más reproductivos presentan una mayor mortalidad, lo que nos habla del costo de la reproducción (Piñero et al., 1982), aunque esa interpretación ha sido cuestionada por Horwitz y Schemske (1988). También parece ser que los individuos reproductivos jóvenes que se reproducen mucho crecen menos que los que no se reproducen (Sarukhán et al., 1984).

Astrocaryum mexicanum es la planta más abundante de la estación Los Tuxtlas. Las densidades de A. mexicanum en Los Tuxtlas varía de entre 950 a 4350 individuos por ha incluyendo tanto plántulas como adultos. En la hectárea estudiada por Bongers et al. (1988), el 20.1% de los individuos de medio metro o más de alto pertenecían a esta especie. La distribución espacial de los individuos es muy agregada en semillas y plántulas, y pasa a ser casi aleatoria en los adultos (Sarukhán, 1980).

Los datos de distribución de tamaños y de tasas de crecimiento permiten construir curvas de sobrevivencia, que resultan del tipo III de Deevey, que sugieren que las mayores mortalidades se registran en los primeros estadios, y posteriormente la mortalidad es muy baja. Estos patrones han sido confirmados con observaciones directas de la sobrevivencia, que discutiremos más adelante. Para todos los estadios se ha demostrado que las palmas muertas tenían menos hojas que las vivas (Sarukhán et al., 1984). Sin embargo, en adultos la principal causa de mortalidad (de aproximadamente 1/3 de las muertes) es la caída de árboles. De esta manera la esperanza de vida para A. mexicanum es muy baja en los primeros años de vida, para aumentar a un máximo de unos 55 años cuando tienen 30 a 40 años de edad, a partir de ese punto la esperanza de vida decrece linealmente (Sarukhán, 1980).

Usando las probabilidades de sobrevivencia y reproducción obtenidas durante 7 años para seis sitios permanentes, Piñero et al. (1984), estimaron la tasa finita de incremento λ usando una matriz de transición de Lefkovitch. Obtuvieron una λ promedio de 1.0046, que un análisis posterior demostró no era significativamente distinta a 1 (Piñero et al., 1986): la población se mantiene constante, sin aumentar o disminuir en el número de individuos. Por otra parte, un análisis de sensibilidad que ellos mismos realizaron mostró que de ser modificadas las probabilidades de transición de la matriz correspondientes al paso de infantiles a juveniles, de frutos a juveniles y de adultos inmaduros a reproductivos, serían las que cambiarían más la tasa de incremento de la población.

Se ha sugerido que A. mexicanum presenta una regulación densodependiente en los primeros estadios de sus ciclo de vida (Martínez et al., 1988b). Si se producen pocos frutos, es más probable que germinen, posiblemente como consecuencia de la depredación diferencial ya comentada, que es mayor entre más frutos existen en un sitio.

Astrocaryum mexicanum ha sido clasificada como una planta tolerante a la sombra. Las plantas tolerantes presentan una larga

vida, regeneran bien en claros y nunca llegan al dosel. (Martínez-Ramos, 1985). Por otra parte Bongers y Popma (1988) la clasifican como una especie independiente de claros para su regeneración:

Sin embargo, a pesar de que puede tolerar la sombra, el factor limitante más importante para *A. mexicanum* es la luz. Sobre este aspecto se tienen varias líneas de evidencia. Una es el comportamiento de individuos en claros grandes (de más de 200 m²) comparados con individuos en el interior de la selva. Los individuos en claros presentan tasas de crecimiento mayor y los adultos se reproducen significativamente más que las que se encuentran en el interior de la selva (Sarukhán et al., 1984; Martínez-Ramos et al., 1988b). Sin embargo, en los claros sufren una mayor mortalidad, especialmente los individuos prerreproductivos (Martínez-Ramos et al., 1988b).

Otra línea de evidencia sobre la relevancia de la luz para esta palma es la aportada por los experimentos de remoción del área foliar: la defoliación total disminuye la tasa de producción de nuevas hojas y aumenta significativamente la tasa de mortalidad de individuos juveniles e inmaduros. Por otra parte la defoliación total en adultos hace que disminuyan su tasa de reproducción y que no produzcan frutos en los tres años siguientes (Mendoza et al., 1987).

Por último R. Pérez (1990) usando fotografías hemisféricas de individuos adultos evaluó la cantidad de luz que reciben. Estimó que los individuos que más se reproducen reciben más luz que los que se reproducen menos, pero sus resultados no son concluyentes, dado que comparó el comportamiento reproductivo en el pasado con la luz que reciben en éste momento.

Por otra parte, éstas tres líneas de evidencia sobre la luz y sus efectos en la reproducción y el hecho de que las palmas más grandes se reproduzcan más sugieren que la reproducción de la planta se ve limitada fundamentalmente por recursos y no por polinizadores (Bierzychudek, 1981).

Astrocaryum mexicanum es importante dentro de la comunidad tanto por su alta densidad y los elevados valores de importancia (Piñero et al., 1977) como porque aparentemente regula o afecta la diversidad de la selva. Los sitios con mayor cobertura de *A. mexicanum* presentan un menor número de especies (Sarukhán et al., 1984). En los sitios donde *A. mexicanum* es poco importante, otras especies, y principalmente *Faramea occidentalis* llenan el nicho dejado por *A. mexicanum* y alcanzan valores de importancia similares a los que esta tendría (Piñero et al., 1977; Sarukhán et al., 1984).

Las características de crecimiento de *A. mexicanum* han servido para usarlo como un fechador de la última perturbación por caídas de árboles o ramas. Cuando cae una rama o un árbol sobre un individuo de *A. mexicanum* es probable que lo mate, pero si este sobrevive, seguramente queda acostado pero aún enraizado, y posteriormente seguirá su crecimiento vertical, pero

mostrando un doblez entre la parte del tallo antigua, que permanece horizontal y apoyado en el suelo, y su parte nueva, producida después de la caída. Como ya señalamos previamente, las tasas de producción de hojas y de crecimiento son bastante constantes por lo que se puede inferir el tiempo de la caída a partir del número de cicatrices o del largo que presenta la parte nueva. Dada la gran densidad de individuos de A. mexicanum que se encuentran en la selva de Los Tuxtlas, se puede promediar la edad de la última perturbación para áreas relativamente pequeñas. Esto fue hecho por Martínez-Ramos et al., (1988a) en 5 ha, usando sitios de muestreo de 25 m cuadrados. De esta forma se estimó la tasa promedio de renovación de la vegetación.

Además de los estudios realizados en Los Tuxtlas, los únicos datos que se tienen para otras poblaciones de A. mexicanum provienen del estudio de Vite (1985). En ese trabajo se obtuvieron varios parámetros demográficos y de historia de vida en otras 4 localidades (Santa Martha, Veracruz; Uxpanapa, Oaxaca; Puyacatenango, Tabasco; Lacandona, Chiapas). Sus datos sugieren que la población de Los Tuxtlas, Veracruz, es la que presenta mayor asignación a raíces y reproducción y menor asignación a hojas de las poblaciones analizadas.

2.III. Los sitios de trabajo:

En este trabajo se usaron cuatro de los seis sitios de 20 x 30 m inicialmente descritos por Piñero et al (1977): el A, el B, el C y el CC. Las características más importantes de cada sitio se muestran en la Tabla 2.1 : el A y el B se pueden considerar de alta densidad y el C y el CC de baja. La distancia promedio entre sitios es de 365 m (rango 200-560 m). En cada sitio se usó una franja adicional de 10 m de largo en cada lado, lo que nos da sitios de 40 x 50 m, en los que se colectó una infrutescencia de cada individuo reproductivo en 1987. Para el sitio B se realizaron dos colectas adicionales, una en 1985 para el mismo sitio ampliado y una en 1988 para un sitio aún mayor, de 50 x 60 m.

Tabla 2.1. Descripción de los sitios de trabajo de *Astrocaryum mexicanum* en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz.

	SITIOS			
	A	B	C	CC
Densidad total en 1975 (Piñero et al., 1977).				
Infantiles (200m ²) ^a	87	50	18	18
Juveniles	65	60	25	18
Adultos	101	88	36	49
Juveniles+Adultos	166	148	61	67
Indice de agregación de los reproductivos (Piñero y Sarukhán, 1982).	1.35	1.22	1.08	1.14
Probabilidad de reproducción por individuo adulto por año (Piñero y Sarukhán, 1982).	0.38	0.46	0.40	0.40
Tasa finita de incremento de la población, lambda (Piñero et al., 1984).	1.0040	1.0194	1.0399	1.0228
Varianza en lambda (Piñero et al., 1986).	0.00178	0.00232	0.00326	0.00205
Diversidad (índice de Brillouin) (Piñero et al., 1977).	0.697	1.057	1.117	1.019
Numero de Individuos Colectados en este estudio				
1985 dentro ^b	----	20	----	----
1985 alrededor ^c	----	51	----	----
1987 dentro ^b	32	28	20	22
1987 alrededor ^c	40	53	22	23
1988 dentro ^b	----	21	----	----
1988 alrededor ^d	----	77	----	----

^a Los datos de juveniles son para parcelas más pequeñas, ocupando solo 200 metros cuadrados del sitio (un tercio del mismo).

^b Area original de 600 m cuadrados.

^c Franja de 1400 m cuadrados rodeando al sitio original.

^d Franja de 2,400 m cuadrados rodeando al sitio original.

Capítulo Tres: Variación genética en Astrocaryum mexicanum.

La primera etapa en todo estudio de genética de poblaciones debe ser la de demostrar que existe variación genética dentro de una población. A partir del trabajo de Lewontin y Hubby (1966) se ha encontrado que la mayor parte de las poblaciones naturales presentan niveles elevados de variación mendeliana en caracteres moleculares (Marshall y Allard, 1970a; Nevo, 1978; Brown, 1979; Hedrick, 1983; Ledig, 1986). Una notable excepción son algunos organismos que han sufrido recientemente "cuellos de botella" en sus números poblacionales (Eguarte y Piñero, 1990), como son los elefantes marinos (Bonell y Selander, 1974), guepardos o chitas (O'Brien et al., 1983), y algunas plantas (Waller et al., 1987; Escalante et al., manuscrito). La mayoría de las plantas presentan niveles de variación moderados o altos, y se han podido detectar algunos patrones en esta variación. Así por ejemplo las plantas de vida larga presentan más variación genética que las de vida corta; las plantas con distribuciones amplias y/o que son abundantes localmente también son las que presentan niveles más altos de variación genética; las plantas con polinización cruzada tienden a tener más variación que las especies que se autopolinizan; las coníferas son el grupo que presenta, en promedio, mayores niveles de variación (Nevo, 1978; Brown, 1979; Hamrick, 1983; Loveless y Hamrick, 1984; Ledig, 1986).

Para describir la variación genética dentro de una población se han propuesto varios índices (Lewontin, 1974; Brown y Weir, 1983; Hedrick, 1983; Nei, 1987; Hartl y Clark, 1989). Los índices más usados han sido los siguientes:

a) La proporción de loci polimórficos, P . Este índice toma valores entre 0 y 1. Si vale cero no existe variación genética. Entre más alto es mayor la variación, hasta llegar a 1, donde todos los genes analizados son polimórficos, es decir todos los genes tienen dos o más formas alternativas o alelos. Este índice presenta varios problemas. El primero es que es muy sensible al número y tipo de enzimas analizadas (Nevo, 1978). Por ejemplo si se usan pocas enzimas que tiendan a ser muy polimórficas se obtendrían estimaciones demasiado altas de la variación genética. El segundo problema es que existen varios criterios posibles para considerar a un locus polimórfico. Así una enzima se puede considerar polimórfica si el alelo más común no excede el 95% de la población, o en ocasiones se considera que es polimórfica si el alelo más común no excede el 99% de la población, o si simplemente se encuentra más de un alelo, independientemente de la frecuencia del alelo más común. Este punto genera confusión y subjetividades y dificulta la comparación de los datos (Hedrick, 1983; Ledig, 1987). Por último, otro problema es que no se conoce bien el comportamiento estadístico de P (Brown y Weir, 1983).

b) La heterocigosis promedio esperada, H , también conocida como heterocigosis promedio por individuo. Este índice se obtiene a partir de el promedio de la heterocigosis esperada en el equilibrio de Hardy-Weinberg para todos los genes estudiados en

la población. (Brown y Weir, 1983). Para un locus dado se puede definir como

$$H = 1 - \sum p_i^2$$

donde p_i es cada una de las frecuencias alélicas para ese locus.

Este índice también toma valores que van de 0, cuando no se registra variación en ninguno de los genes estudiados, a 1, cuando todas los loci son polimórficos, tienen un número infinito de alelos (o muy grande) y las frecuencias de estos alelos son iguales. Por ejemplo, si sólo se tienen dos alelos por locus, su valor máximo es de 0.5 si todos los genes son polimórficos y las frecuencias de los dos alelos son iguales ($p=q=0.5$). Este índice tiene la ventaja de ser más confiable que la P en el sentido de que es más robusto al uso de distintos números y tipos de enzimas y que se conoce mejor su comportamiento estadístico (Brown y Weir, 1983). Entre los problemas que presenta esta el de ser sensible a muestras pequeñas, cosa frecuente en estudios electroforéticos preliminares, y, al igual que la p es sensible al número y tipo de enzimas utilizadas. Adicionalmente, una dificultad para realizar estudios comparativos es que en algunos trabajos solo se reportan la H para enzimas polimórficas, mientras que en otros se reporta la H total para todas las enzimas ensayadas.

c) El promedio del número de alelos por locus, A , y el promedio del número de alelos efectivos, A_p . El número de alelos es simplemente el promedio de alelos por locus, mientras que el número de alelos efectivos en un locus dado está dado por la fórmula

$$A_p = \frac{1}{(\sum p_i^2)}$$

donde p_i es la frecuencia alélica del i ésimo alelo de ese locus. Este último índice toma en cuenta la abundancia de cada alelo, los muy raros tienen poco peso y los comunes mucho (Hedrick, 1983). El número de alelos efectivos es análogo al inverso del índice de diversidad de Simpson usado en la ecología de (Krebs, 1978).

Conocer los niveles de variación genética de una población es un importante paso para sugerir programas de manejo y conservación de especies (Frankel y Soulé, 1981). Esta información nos puede ayudar a responder a varias interrogantes, como: ¿Cuántos individuos se debe de coleccionar para tener una representación estadísticamente correcta de la variación genética para un banco de germoplasma?, ¿Cuántos individuos se debe de mantener en una población para que pueda seguir evolucionando como lo estaba haciendo? (Brown y Clegg, 1983; Hamrick y Loveless, 1986; Equiarte y Piñero, 1990).

En este capítulo describo los niveles de variación genética

encontrados para Astrocaryum mexicanum en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.

MATERIAL Y METODOS

El presente análisis se realizó con material colectado en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, en septiembre de 1987 en los cuatro sitios permanentes descritos en el Capítulo Dos. Las semillas fueron transportadas a C.U. en la ciudad de México, y fueron mantenidas en tierra y/o agrolita y regadas cada 10 días para mantenerlas húmedas y vivas.

Para estimar la variación genética se procedió de la siguiente manera (los métodos electroforéticos se detallan en el Apéndice I): Se molieron embriones extraídos de semillas frescas de A. mexicanum en buffer del gel del sistema a ensayar. Se analizaron embriones de 40 o más individuos en geles de almidón al 12.5% (peso/volumen) en tres sistemas distintos: Histidina (pH 7.0 en el gel y en el recipiente) (Piñero y Equiarte, 1988) Poulik (pH 8.1 en el gel, 8.6 en el recipiente) (Piñero y Equiarte, 1988) y de Tris Citrato (pH 8 en el gel y en el recipiente) (Selander et al, 1986), para cada una de las enzimas ensayadas. Para las tinciones específicas de las enzimas se siguieron los procedimientos señalados en el Apéndice I. Los geles fueron fijados en alcohol etílico al 50% durante 24 horas.

Se reportan los sistemas en los que la tinción fue mejor y el número de zonas de actividad que consideraremos loci distintos, para las cuales se presentan sus frecuencias alélicas. A partir de estos valores se obtienen los diversos estimadores de la variación genética.

RESULTADOS

Inicialmente se ensayaron 17 enzimas, pero se redujeron a 16 dado que la glutamato deshidrogenasa (GDH) presentó idéntica actividad a la alcohol deshidrogenasa (ADH) (Tabla 3.1). De estas 16 enzimas, 5 no presentaron actividad en el tejido ensayado (embriones). De las restantes 11 enzimas, 4 fueron monomórficas en todas las zonas de actividad y 7 fueron polimórficas en cuando menos una de estas zonas (Figs. 3.1a y b)

En tres enzimas el sistema donde se obtuvo una mejor resolución fue el de Poulik pH 8.1/8.6 (fosfatasa ácida, AcPH; xantino deshidrogenasa, XDH, y fosfoglucomutasa, PGM), para ninguna el de Tris-Citrato pH 8.0, en las 8 restantes (isocitrato deshidrogenasa, IDH; shikimato deshidrogenasa, SDH; alcohol deshidrogenasa, ADH; esterasa, EST; leucino aminopetidasa, LAP; malato deshidrogenasa, MDH; 6-fosfogluconato deshidrogenasa, 6-PGD, y fosfoglucoisomerasa, PGI) el mejor sistema fue el de Histidina pH 7.0.

En total se registraron 22 posibles loci, 7 de los cuales

fueron polimórficos usando el criterio señalado en la introducción del alelo más común de cuando más el 95% de la población. Para la mayor parte de los loci polimórficos solo se encontraron dos alelos, que generalmente presentan frecuencia similares (alrededor de 0.5), excepto para la LAP, la cual tuvo tres alelos, siendo uno de ellos relativamente poco común (frecuencias alélicas de 0.50, 0.44 y 0.06).

Entonces *A. mexicanum* tiene un polimorfismo al 95% (P) de 0.318, y una heterocigosis esperada (H) de 0.153. El promedio de alelos por loci (A) es de 1.36, y considerando sólo los loci polimórficos de 2.14. El número de alelos efectivos por loci (Ap) fué de 1.27 y exclusivamente considerando los loci polimórficos de 1.98.

DISCUSION

Un problema importante para el estudio de la genética de árboles en general, y de árboles tropicales en particular, es el referente a la colecta y mantenimiento de tejido adecuado para realizar la electroforesis (Loveless y Hamrick, 1987). Además de este problema, los árboles tropicales se caracterizan por presentar compuestos secundarios que dificultan el corrimiento y la tinción de las enzimas (Gan et al., 1981; Loveless y Hamrick, 1987; E. Alvarez-Buylla y A. Garay com. pers.). Otro problema con el uso de tejido de individuos adultos consiste en el posible cambio de expresión de enzimas por condiciones ambientales, edad, etc. que puede ser confundido con polimorfismo (Gan et al., 1981). El coleccionar semillas y germinarlas soluciona parte de estos problemas (O'Malley y Bawa 1987), aunque la germinación puede resultar complicada y costosa. Nosotros resolvimos estos problemas usando los embriones. En estos no existen problemas debidos al cambio de la expresión de las enzimas, ya que todos los individuos analizados se encuentran en la misma etapa, no presentan compuestos secundarios, por lo que no se necesitan soluciones de extracción y su tinción es directa y su colecta y transporte son muy sencillos. Esto se pudo hacer debido al gran tamaño de las semillas y los embriones de *A. mexicanum*. Para muchos árboles tropicales con semillas y embriones grandes éste parece ser el método ideal. Una posible desventaja de usar el embrión es que muchas enzimas se encuentran en cantidades muy pequeñas o posiblemente no estén aún presentes. Ello explicaría el que en este estudio presentaron actividad un número relativamente bajo de enzimas, solo el 65% del total ensayado.

Los estimadores de variación genética (H y P) para varias especies y grupos de plantas se muestran en las Tablas 3.2 y 3.3. Al comparar los datos encontrados en *A. mexicanum* con los reportados en otras plantas, notamos que los valores para *A. mexicanum* son similares a los detectados en otras especies de plantas. La proporción de loci polimórficos P en *A. mexicanum* no es muy elevada, pero resulta alta si se le compara los promedios de las especies de árboles y arbustos tropicales (Tabla 3.3). Sin embargo en *A. mexicanum* la H es alta debido a que las enzimas polimórficas presentan frecuencias muy similares en sus dos alelos más comunes, y es mayor que la media y la mediana de los

árboles y arbustos tropicales y de las hierbas en general (Tabla 3.3). Como se puede esperar, las dos medidas de variación genética están relacionadas (r árboles y arbustos tropicales = 0.48, r coníferas = 0.81, r hierbas = 0.89). Análisis no-paramétricos muestran que las coníferas presentan un polimorfismo P significativamente mayor que los árboles, arbustos tropicales y que las hierbas (Mann-Whitney Coníferas vs. Árboles y arbustos tropicales, $T = 262.5$, $P < 0.001$; Mann-Whitney Coníferas vs. Hierbas, $T = 2565.5$, $P = 0.0033$), mientras que los tres grupos presentan niveles semejantes de variación genética en términos de la heterocigosis esperada H (Kruskal-Wallis $T=2.77$, N.S.). Todo esto nos indica que la mayor parte de los árboles tropicales, incluyendo *A. mexicanum*, presentan niveles elevados de variación genética y similares a los que se han encontrado en otras plantas, aunque aparentemente menores que los que exhiben las coníferas.

Desde el punto de vista genético y evolutivo los altos niveles de variación genética que presentan muchas plantas, incluyendo a la mayoría de los árboles tropicales, representan un posible problema para su conservación. Para preservar la variación genética de una especie, entre mayor polimorfismo/heterocigosis se encuentren en una población, se van a necesitar conservar o coleccionar mayores números de individuos, especialmente si se quiere tener representados a los alelos poco comunes (Frankel y Soule, 1981; Brown y Clegg, 1983).

Estos datos de variación genética sugieren indirectamente que la población de *A. mexicanum* en Los Tuxtlas es lo bastante grande para albergar gran cantidad de variación genética, o lo que es lo mismo, que la deriva génica ha sido poco importante, ya que esta fuerza evolutiva hace que se pierda variación en las poblaciones. En los capítulos siguientes exploraremos ésta idea.

Tabla 3.1.- Variación genética detectada en *A. mexicanum*. en Los Tuxtlas, Veracruz, en 1987.

Enzima	Clave	N.ind. ^a	N."Loci" ^b	Frec. ^c	Sistema alelica
Sin Actividad:					
Aconitasa	ACO				
Peroxidasa anódica	APX				
Peroxidasa catódica	CPX				
Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa	G6PD				
Rubisco	Rubisco				
Monomórficas:					
Fosfatasa acida	ACPH	40	1	1	P
			2	1	
Isocitrato deshidrogenasa	IDH	40	1	1	H
Shikimato deshidrogenasa	SDH	40	1	1	H
Xantino deshidrogenasa	XDH	40	1	1	P
			2	1	
Polimórficas:					
Alcohol deshidrogenasa ^d	ADH	963	1	.529, .471	H
Esterasa	EST	674	1	1	H
			2	1	
			3	.437, .563	
			4	1	
Leucino aminopetidasa	LAP	963	1	1	H
			2	.500, .441, .059	
Malato deshidrogenasa	MDH	963	1	.678, .322	H
			2	1	
			3	1	
6-fosfogluconato deshidrogenasa	6-PGD	963	1	.543, .457	H
Fosfoglucoisomerasa	PGI	963	1	.586, .414	H
			2	1	
			3	1	
Fosfoglucomutasa	PGM	40	1	1	P
			2	.500, .500	

Total de loci: 22

Loci Polimórficos: 7

Proporción de loci polimórficos al 95%: 0.318

Heterocigosis total (H): 0.153

Heterocigosis loci polimórficos (Hp): 0.481

Alelos por loci (A): 1.364

Alelos por loci polimórfico (Ap): 2.143

Alelos efectivos por loci: 1.268

cont. pag. sig.

cont. tabla 3.1

Alelos efectivos por loci polimórfico: 1.984

^a N. ind.: es el total con el que se obtuvieron los estimadores.

^b N."Loci": es el total de zonas de tinción.

^c Frec.alélica: son las frecuencias alélicas. Si son de 1 es que el locus es monomórfico, si existen varios números son las frecuencias para cada alelo, comenzando con el más lento y terminado con el más rápido.

^d La enzima Glutamato deshidrogenasa (GDH) presentó bandas idénticas a la Alcohol deshidrogenasa (ADH).

Tabla 3.2. Estimadores de la variación genética de loci electroforéticos para varias especies de plantas.

	# enzimas expresadas	#loci	P	A	Ap	Ha
<u>Astrocaryum mexicanum</u> ^b	11	22	0.32	1.36	2.14	0.15
<u>Psychotria fax lucens</u> ^c	11	23	0.43	1.60	2.37	0.23
<u>Bertholletia excelsa</u> ^d	13		0.54			0.19
<u>Shorea leprossula</u> ^e	9		0.17			

9 especies de <u>Acacia</u> ^f						0.13
9 especies de <u>Eucalyptus</u> ^f						0.18
5 especies de <u>Lisianthus</u> ^g			0.18			0.04
2 especies de <u>Populus</u> ^h			0.61			0.25
13 especies de arbustos o árboles bajos (Barro Colorado) ^h	16.1	26.3	0.32	1.51	2.59	0.13
(Errores estandar)	(.71)	(2.10)	(.04)	(.10)	(.14)	(.02)
16 especies de árboles del dosel (Barro Colorado) ^h	15.8	25.3	0.24	1.38	2.55	0.09
	(.41)	(1.15)	(.30)	(.06)	(.11)	(.01)

^a P= proporción de loci polimórficos.						
A= número de alelos promedio por loci.						
Ap= número de alelos promedio por loci polimórfico.						
H= heterocigosis esperada promedio.						
Referencias:						
^b : El presente trabajo.						
^c : Pérez et al., no publicado.						
^d : Buckley et al., 1988.						
^e : Gan et al., 1981.						
^f : Moran et al. 1989a.						
^g : Sytsma y Schaal, 1985.						
^h : Hamrick y Loveless, 1986.						

Tabla 3.3: Estimadores de variación genética en tres grupos de plantas.

Grupo	P Porporción de loci polimórficos				H Heterocigosis esperada promedio			
	\bar{X}	Mediana	E.E.	N	\bar{X}	Mediana	E.E.	N ^a
Arboles y arbustos tropicales ^b	0.25	0.25	0.03	39	0.13	0.12	0.01	38
Coníferas ^c	0.52	0.52	0.04	37	0.17	0.15	0.02	38
Hierbas ^d	0.35	0.26	0.03	75	0.14	0.14	0.01	66

^a E.E.: error estandar

N: numero de especies.

Referencias:

^b: Gan et al., 1981; Sytsma y Schaal, 1985; Hamrick y Loveless, 1986; Buckley et al., 1988; Moran et al. 1989a; Pérez et al., no publicado y el presente trabajo.

^c: Ledig, 1986.

^d: Hamrick et al., 1979.

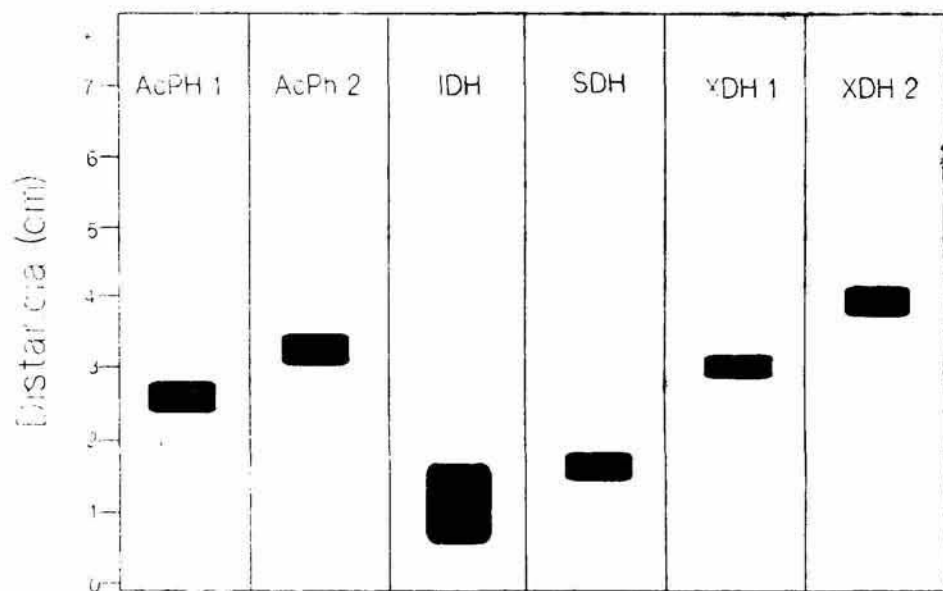


Figura 3.1a Esquema de los patrones de bandeos que presentaron las enzimas monómorfas.

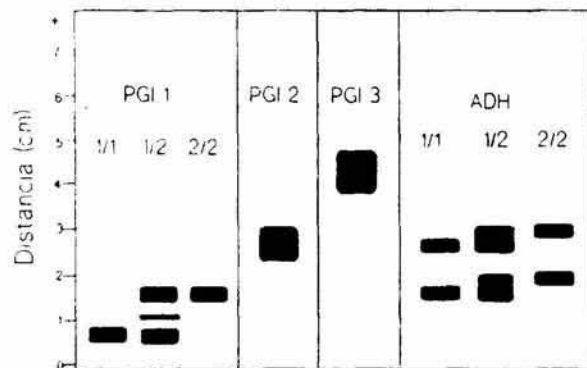
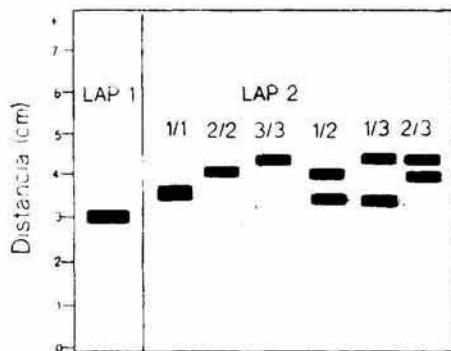
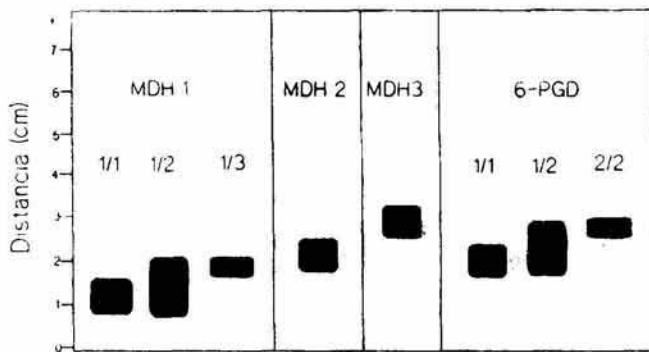


Fig 31b. Esquema de los patrones de bandeos que presentaron las enzimas polimórficas

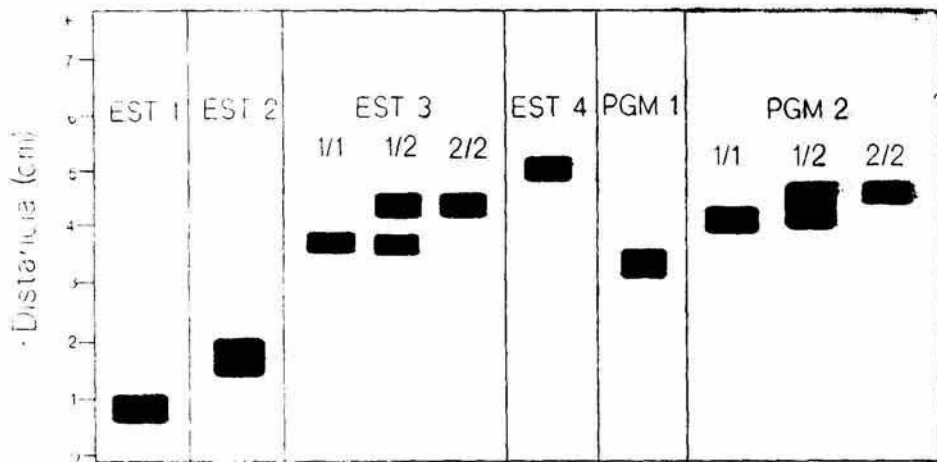


Fig.3.16. a) M. Esquema de los patrones de bandeo que presentaron las enzimas polimórficas.

Capítulo Cuatro: Patrones de herencia de cinco enzimas polimórficas en Astrocaryum mexicanum.

Una característica útil de las técnicas del estudio de la variación por métodos electroforéticos es que en la generalidad de los casos la herencia de estas enzimas es simple, del tipo mendeliano (Richardson et al., 1986). En la gran mayoría de los estudios de genética de poblaciones, solamente se supone que la segregación es mendeliana o se analiza la segregación en la progenie de algunas madres (Richardson et al., 1986). Sin embargo, siempre es mejor intentar hacer cruzas controladas entre progenitores conocidos para estar seguros de la herencia de los patrones enzimáticos, dado que es conocido que en algunos genes las proporciones de segregación se pueden distorsionar, ya sea por interacción con otros loci o con el ambiente (Grant, 1975; Gottlieb, 1981; Patty et al., 1988; Ellstrand y Devlin, 1989). Por ejemplo, en Raphanus sativus se encontró usando 12 loci electroforéticos que si se mantenía a los progenitores en condiciones óptimas de temperatura y luz, el 94.1% de las cruzas, se comportaban mendelianamente, pero en condiciones subóptimas solo el 82% de las cruzas se comportó mendelianamente (Ellstrand y Devlin, 1989).

En este capítulo se reportan los patrones de herencia en 5 enzimas polimórficas (MDH, 6-PDG, PGI, ADH y LAP) en Astrocaryum mexicanum en Los Tuxtlas, Veracruz.

MATERIAL Y METODOS

Para estudiar los patrones de segregación de las enzimas se necesitan realizar cruzas controladas de progenitores conocidos. El método empleado para efectuar las polinizaciones controladas es una modificación al descrito por Búrquez et al. (1987) para estudiar la autocompatibilidad de esta planta. El 26 de marzo de 1988 se embolsaron 90 inflorescencias de A. mexicanum maduras y aparentemente a punto de abrir. Se tuvo especial cuidado en cerrar las bolsas (Pollen-lector No. 1140-OT) con alambre y masking-tape, más una bolsa de tul fino. Ambas bolsas habían sido previamente impregnadas con insecticida "Casa y Jardín" Black Flag para minimizar las posibilidades de contaminación por polen que pudieran portar insectos que lograran penetrar las dos bolsas. Los dos siguientes días se revisaron las inflorescencias. El 29 de marzo abrieron cuatro inflorescencias, que fueron usadas como padres (donadoras de polen). El 28 de marzo abrieron 11 inflorescencias, cada una fue usada como madre y polinizada con el polen de un solo padre que abrió el día anterior. Los padres fueron los individuos #70 para 7 cruzas, el #87 para dos y los individuos #1 y #88 fueron cruzados con una sola madre. Después de ser polinizadas las inflorescencias se volvieron a fumigar y a embolsar y se etiquetaron cuidadosamente.

Posteriormente, el 30 de septiembre de 1988 se colectaron las semillas maduras producidas por cada inflorescencias, se colocaron en bolsas de plástico y se llevaron a la Ciudad de México, donde se conservaron las semillas en agrolita y se

regaron cada 10 días para mantenerlas vivas y húmedas. Se realizaron electorforesis en geles de almidón al 12.5 % en Buffer de Histidina (Piñero y Eguiarte, 1988; Apéndice I) con el embrión de todas las semillas producidas, usando los métodos descritos en el Capítulo Tres y en el Apéndice I. Se estudiaron las siguientes enzimas, que previamente sabíamos que eran polimórficas (ver Capítulo 3): Malato deshidrogenasa (MDH), 6-fosfofluconato deshidrogenasa (6-PGD), Fosfoglucoisomerasa (PGI), Alcohol deshidrogenasa (ADH) y Leucino aminopeptidasa (LAP), siguiendo los protocolos de detallados en el Apéndice I. Se analizaron un total de 208 semillas provenientes de 11 madres y 4 padres.

RESULTADOS

Para el análisis de las cruzas en primer lugar se dedujo el genotipo de cada madre y de los cuatro padres usados para realizar las polinizaciones por inspección de los genotipos de su progenie (Ellstrand, 1984), esto se facilitó gracias a que un solo individuo, el #70, se uso en 8 de las 11 cruzas (1 como madre y 7 como padre). Los resultados de las cruzas para cada enzima se muestran en la Tabla 4.1. Dados los pocos individuos que se producen en una cruz, entre 6 y 31, en las tablas se reportan la Chi-cuadrada con la corrección de Yates por continuidad para tamaños de muestra pequeños y la prueba de G, también con corrección por continuidad para tamaños de muestra pequeños (Sokal y Rohlf, 1969), juntando toda la progenie de un tipo de cruz. En estas pruebas estadísticas, la hipótesis nula es que la segregación es mendeliana. En el caso en que se produzcan dos genotipos posibles tenemos un grado de libertad y con un nivel de significancia de 0.05 la Chi-cuadrada o la G deben ser mayores de 3.84, mientras que si son tres los genotipos tenemos dos grados de libertad y la Chi-cuadrada o la G debe ser mayores de 5.99 (Sokal y Rohlf, 1969; Steel y Torrie, 1980).

Para la MDH 1 (el número se refiere a que es el locus que migra menos de los tres que para la MDH presenta A. mexicanum, ver Capítulo 3, figura 3.1b) vemos que tanto la cruz 11 x 12 como la cruz 12 x 12 produjeron un ligero exceso de homocigos del tipo 11, aunque las proporciones no son estadísticamente distintas de las mendelianas, mientras que la cruz 11 x 22 solo produjo heterocigos, como era de esperarse.

La enzima 6-PGD 1 también se comportó de manera mendeliana, aunque la cruz 12 x 12 produjo un ligero exceso de individuos homocigos 11.

La única desviación notable a las proporciones mendelianas fue para la PGI 1 en el caso de la cruz 12 x 12, donde se encontró un exceso de heterocigos (Chi-cuadrada = 7.47, G = 8.88), con un nivel de significancia de 0.05 (aunque no significativa a 0.01). También en la cruz 11 x 12 se encontró exceso de heterocigos, pero éste no fue estadísticamente significativo. Para esta enzima faltaron de hacerse las cruzas 11 x 11, 22 x 22, 11 x 22 y 12 x 22.

En el caso de la ADH 1 las proporciones fueron muy cercanas a las mendelianas, con un pequeño exceso de homocigos 11 producidos en la cruz 12 x 12 y un ligero exceso de heterocigos productos de la cruz 11 x 12.

Para la LAP los tamaños de muestra para cada cruz fueron menores, ya que al tener tres alelos existen 21 posibles tipos de cruz, de las que solo se realizaron cuatro (Tabla 4.1). Tanto la cruz 11 x 12 como la 12 x 12 produjeron un ligero exceso de heterocigos, las otras cruces presentaron proporciones muy cercanas a las mendelianas. En el caso 12 x 23 se tuvieron que juntar categorías para realizar las pruebas de estadísticas, debido a se tenían muy pocos individuos, de acuerdo con lo recomendado por Stansfield (1970).

DISCUSION

La biología floral de *Astrocaryum mexicanum* dificulta la realización de polinizaciones controladas. La palma florece durante más de un mes cada año, sin embargo no lo hacen todos los años todas las palmas (Piñero y Sarukhán, 1982), y cada planta solo presenta sus inflorescencias activas unos cuantos días (Búrquez et al., 1987). Predecir exactamente cuando va a abrir una inflorescencia dada es muy difícil. La manipulación de inflorescencias es complicada dada su altura promedio (más de 2 m) y sus espinas características. Las semillas que produce una inflorescencia son relativamente pocas, entre 6 y 31, por lo que los resultados de la cruz entre dos individuos no pueden ser analizados estadísticamente por separado, dado que las muestras son muy pequeñas (Stansfield, 1970); por estas razones condujeron a juntar a todos los individuos producto de un tipo de cruz para el análisis, practica común en este tipo de estudios (Arulsekhar et al., 1986; Lee y Ellstrand, 1987).

La enzima malato deshidrogenasa (MDH, E.C. 1.1.1.37) interviene en varios procesos, como el ciclo del ácido cítrico. Muchas veces se presenta en tres loci distintos en plantas: uno en mitocondrias, otro en microcuerpos y otro en el citoplasma (Gottlieb, 1981). Los patrones de segregación pueden presentar gran cantidad de bandas, dado que en algunos casos es "multimérica" (formada por varias cadenas de polipeptidos) (Arulsekhar et al, 1986). Sin embargo en la mayoría de los casos es dimérica (formada por dos cadenas de polipeptidos) y se comporta de manera mendeliana (Jarret y Litz, 1986). En *A. mexicanum* encontramos tres zonas de actividad (ver Capítulo 3), aunque solo una es polimórfica. La isoforma polimórfica se comporta mendelianamente, aunque las cruces exhiben un ligero exceso de homocigos.

La enzima 6-fosfogluconato deshidrogenasa (6-PGD, E.C.1.1.1.44) forma parte de la vía metabólica glicolítica, es dimérica y generalmente se presenta en dos loci en plantas, uno en el cloroplasto y otro citoplásmico (Gottlieb, 1981). En nuestro caso solo encontramos una, posiblemente la del citoplasma, ya que los cloroplastos se encuentran en bajas cantidades en los embriones. Esta resulta polimórfica y claramente se hereda de manera mendeliana.

También la enzima fosfoglucoisomerasa (PGI, E.C. 5.3.1.9) forma parte de la vía glicolítica. En la mayoría de las plantas se presentan dos isozimas, las más rápida es la del cloroplasto (Gottlieb, 1981). Es dimerica, como se observa claramente en el caso de A. mexicanum (Fig. 4.1) donde, en los heterocigos, se presentan las tres bandas características de los dimeros. En esta enzima en una de las cruza se encuentro un exceso de heterocigos. Esta aparente distorsión de las proporciones mendelianas podria deberse al azar o a ligamiento con otros genes que pueden sesgar la segregación (Torres et al, 1985), ya sea porque sean deletéreos, estén asociados a mecanismos de incompatibilidad o a otras causas (Ennos, 1986). Por ejemplo, Lee y Ellstrand (1987) encontraron un exceso de heterocigos para la PGI en dos tipos de cruza y en otros dos no, al estudiar la variación genética en cultivares de la chirimoya (Annona cherimola). También en Pinus taeda se reportan distorsiones en la segregación de esta enzima en algunos tipos de cruza (Adams y Joly, 1980).

La enzima alcohol deshidrogenasa (ADH, E.C. 1.1.1.1) cataliza la oxidación o reducción de varios substratos diferentes, como pueden ser alcoholes normales y alifáticos. Es una enzima dimerica, y se han detectado hasta tres loci distintos en plantas, y de los cuales cuando menos uno es citoplásmico (Gottlieb, 1981). Generalmente se expresa mejor en semillas, plantas jóvenes y raíces saturadas de agua (Gottlieb, 1981). En varias especies, como en el maiz y aparentemente en A. mexicanum se producen dos pares de bandas completamente correlacionadas (Roose y Gottlieb, 1980), por lo que se pueden considerar como un sólo locus. Se ha sugerido que este comportamiento se deben a que un juego de bandas es producido por monómeros y el otro por los dimeros (Schwartz y Endo, 1966). En las cruza su segregación fue muy cercana a la mendeliana.

La enzima leucino aminopeptidasa (LAP, E.C. 3.4.11.1) es una exopeptidasa que hidroliza enlaces peptídicos adyacentes a alfa aminoácidos, por lo que hidroliza una gran variedad de substratos. En el maiz se han reportado cuatro loci distintos, aunque en la mayoría de las plantas como es el caso de A. mexicanum, solo presentan dos (Gottlieb, 1981). En el caso de A. mexicanum la isozima polimórfica fue la más rápida, y presentó tres alelos. La presencia de 3 alelos complica el análisis de las cruza; por un lado disminuye el número de individuos obtenidos para un tipo de cruza, por lo que para el análisis estadístico en un caso se tuvieron que juntar categorías de hijos; por otro lado no se obtuvieron varias de las posibles cruza; las que se lograron son las mas probables dadas las frecuencias alélicas de la población (Capítulo 3 y 5). De cualquier forma tuvimos suerte de tener una madre con el alelo 3, el cual se encuentra en frecuencias muy bajas en la población (0.059). Así, los resultados sugieren un comportamiento mendeliano para los tres alelos de la enzima LAP.

Las cruza muestran que en general la herencia de las enzimas que utilizamos en este estudio se comportan de manera .

mendeliana y por lo tanto son útiles para ser usados como marcadores para estudiar la estructura genética y las tasas de polinización cruzada de Astrocaryum mexicanum (Ritland, 1983; Ellstrand y Devlin, 1989). De los 14 distintos tipos de cruza, solo uno resulto diferente de las proporciones mendelianas esperadas. Esto podría obtenerse aún cuando todos los loci se comportaran realmente de manera mendeliana por error del Tipo I, dado el número de comparaciones que se realizaron (Sokal y Rohlf, 1969; Ellstrand y Devlin, 1989). El problema es que para poder estar seguros de que se tienen desviaciones de las proporciones mendelianas y de su magnitud se requiere de tamaños de muestra enormes, de cientos o más individuos por cruza (Mulcahy y Kaplan, 1979).

Tabla 4.1. Patrones de segregación en enzimas polimórficas de *Astrocaryum mexicanum* en Los Tuxtlas, Ver.

MDH 1					
Padre	Madre	Hijos			
		11	12	22 ^a	
1(12)	x 70(12)	8	8	8	
70(12)	x 42(11)	11	9	0	
70(12)	x 65(11)	9	6	0	
70(12)	x 72(11)	8	4	0	
70(12)	x 74(11)	6	5	0	
70(12)	x 76(12)	7	9	4	
70(12)	x 81(11)	8	3	0	
70(12)	x 82(11)	4	4	0	
87(12)	x 83(11)	8	7	0	
87(12)	x 84(12)	2	4	1	
88(11)	x 86(22)	0	6	0	
Total					
12 x 12		17	21	13	Xi=1.74
(esperados)		(12.75)	(25.5)	(12.75)	G=0.68
11 x 12		54	38	0	Xi=2.45
(esperados)		(46)	(46)		G=2.46
11 x 22		0	6	0	
6-PGD 1					
Padre	Madre	Hijos			
		11	12	22 ^a	
1(12)	x 70(12)	7	5	4	
70(12)	x 42(12)	5	4	3	
70(12)	x 65(12)	1	7	2	
70(12)	x 72(11)	4	5	0	
70(12)	x 74(12)	0	9	2	
70(12)	x 76(12)	5	6	4	
70(12)	x 81(12)	4	2	3	
70(12)	x 82(12)	3	2	2	
87(12)	x 83(22)	0	7	4	
87(12)	x 84(12)	2	5	0	
88(12)	x 86(12)	2	4	1	
Total					
12 x 12		29	44	21	Xi=1.29
(esperados)		(23.5)	(47)	(23.5)	G=2.306
11 x 12		4	5	0	Xi=0
(esperados)		(4.5)	(4.5)		G=0
22 x 12		0	7	4	Xi=0.36
(esperados)			(5.5)	(5.5)	G=0.37

cont. pag. sig.

cont. Tabla 4.1

PGI 1

Padre	Madres	11	Hijos 12	22 ^a	
1(11)	x 70(12)	5	23	0	
70(12)	x 42(12)	7	17	1	
70(12)	x 65(12)	4	10	2	
70(12)	x 72(11)	13	7	0	
70(12)	x 74(12)	3	4	7	
70(12)	x 76(12)	2	18	2	
70(12)	x 81(12)	4	9	1	
70(12)	x 82(11)	6	4	0	
87(12)	x 83(12)	2	12	4	
87(12)	x 84(12)	6	6	2	
88(11)	x 86(12)	3	7	0	
Total					
12 x 12		28	76	19	Xi=7.47
(esperados)		(30.75)	(61.5)	(30.75)	G=8.88
11 x 12		27	41	0	Xi=2.49
(esperados)		(34)	(34)		G=2.50

ADH 1

Padre	Madre	11	Hijos 12	22 ^a	
1(12)	x 70(12)	9	14	8	
70(12)	x 42(11)	10	14	0	
70(12)	x 65(12)	4	6	4	
70(12)	x 72(12)	6	6	6	
70(12)	x 74(12)	4	5	2	
70(12)	x 76(12)	6	10	6	
70(12)	x 81(12)	5	8	2	
70(12)	x 82(12)	3	3	3	
87(12)	x 83(12)	2	12	5	
87(12)	x 84(12)	3	8	2	
88(12)	x 86(12)	1	4	1	
Total					
12 x 12		43	76	39	Xi=0.31
(esperados)		(39.5)	(79)	(39.5)	G=0.31
12 x 11		10	14	0	Xi=0.38
(esperados)		(12)	(12)		G=0.38

cont. pag. sig.

cont.Tabla 4.1

LAP 2

Padre	Madre	Hijos					
		11	12	22	13	23	33 ^a
1(11)	x 70(12)	10	13				
70(12)	x 42(22)		10	12			
70(12)	x 65(12)	2	11	2			
70(12)	x 72(11)	12	7				
70(12)	x 74(12)	4	8	1			
70(12)	x 76(11)	3	17				
70(12)	x 81(11)	7	8				
70(12)	x 82(11)	0	7				
87(12)	x 83(23)		6	1	9	3	
87(12)	x 84(11)	9	4				
88(11)	x 86(12)	4	6				
Total							
12 x 12		6	19	3			Xi=3.23
(esperados)		(7)	(14)	(7)			G=4.50
12 x 11		45	62				Xi=2.39
(esperados)		(53.5)	(53.5)				G=2.40
12 x 22			10	12			Xi=0.05
(esperados)			(11)	(11)			G=0.05
12 x 23			6	1	9	3 ^b	Xi=0.84
(esperados)			(9.5)		(9.5)		G=0.85

^a: 11 homocigos "lentos"; 22 homocigos "intermedios"; 33 homocigos "rapidos"; 12, 13, 23 heterocigos.

^b: Se juntaron las dos categorias que tenian menos individuos.

Capítulo Cinco: La estructura genética de Astrocaryum mexicanum en Los Tuxtlas, Veracruz.

La descripción de la variación genética dentro y entre poblaciones es una parte central de la genética de poblaciones (Hedrick, 1983); esta descripción consiste en analizar las proporciones correspondientes a los distintos genotipos y su distribución en el espacio y tiempo y nos vamos a referir a ella como a la estructura genética de una población (Loveless y Hamrick, 1984).

Los genotipos que encontramos dentro de una población pueden estar formados por uniones aleatorias de los gametos, o sea estar en las proporciones esperadas por la ley del equilibrio de Hardy-Weinberg, o podemos tener más o menos heterocigos de los esperados al azar; estos patrones se pueden estudiar de manera local o global. Para ayudar a este análisis, Sewall Wright (1921) propuso el índice de fijación, F , y su extensión para considerar la distribución geográfica de las poblaciones, los llamados estadísticos F de Wright (Wright 1951, 1965; Hedrick, 1983). El índice F se define como

$F = 1 - (\text{proporción de heterocigos observados} / \text{proporción de heterocigos esperados, } 2pq \text{ en el caso de que sólo existan dos alelos}).$

Este índice F tiene un valor de 0 si la población se encuentra en equilibrio de Hardy-Weinberg, dado que la heterocigosis observada es igual a la heterocigosis esperada, y puede tomar valores entre -1 a +1, llegando a -1 si existen exclusivamente individuos heterocigos en la población y a +1, si solo se presentan organismos homocigos (ver Apéndice II para una discusión sobre su comportamiento en el tiempo).

El índice de fijación F a su vez se puede partir a varios niveles geográficos (Wright, 1951, 1965), lo que genera los estadísticos F , dentro de los cuales los más usados son (aunque se pueden proponer los niveles que sean necesarios, Wright, 1969; Ennos, 1985):

a) F_{iS} (F individuo-supopoblación) que es la desviación a nivel local. Toma valores de -1 a +1. Se expresa como:

$$F_{iS} = (H_o - H_s) / H_s$$

donde H_o es la proporción de heterocigos observada promedio dentro de una subpoblación y H_s es la proporción de heterocigos esperada promedio a nivel supopoblación (Nei, 1977). Una fórmula alternativa para el caso de un locus con dos alelos (Hedrick, 1983) es la siguiente:

$$F_{is} = \frac{\overline{Q} - q}{\overline{q} - q}$$

$\overline{Q} = \sum w_i Q_i$, y Q_i es la frecuencia del genotipo aa en la iésima subpoblación y w_i es un factor de peso asociado a cada subpoblación (generalmente se les da igual peso a cada población, y entonces $w_i = 1/k$, donde k es el número total de subpoblaciones) o sea es la frecuencia pesada del genotipo aa en toda la población, $\overline{q^2} = \sum w_i q_i^2$, donde q_i es la frecuencia del alelo a en la iésima subpoblación y q es la frecuencia del alelo a para toda la población

Si es positivo, este índice habla de la diferenciación entre subpoblaciones debida a la endogamia local, mientras que si es negativo sugiere algún tipo de selección que favorece a los individuos heterocigos (ver Apéndice II).

b) F_{st} (F subpoblación-total) es la diferenciación entre poblaciones. Es importante señalar que es equivalente (e idéntica para todos los fines prácticos) al índice G_{st} (Linhart et al., 1981; Nei, 1987) propuesto inicialmente por Nei (1972), y que ha sido muy usada por algunos investigadores, como Hamrick (1983). El índice F_{st} toma valores entre 0 y 1 y se puede obtener de la siguiente fórmula:

$$F_{st} = (H_t - H_s)/H_t$$

donde H_s es la proporción de heterocigos esperada promedio a nivel subpoblación y H_t es la proporción de heterocigos esperada promedio a nivel global (Nei, 1977).

Alternativamente se puede obtener la F_{st} , en el caso de un locus dos alelos (Hedrick, 1983) como:

$$F_{st} = \frac{\overline{q^2} - \bar{q}^2}{\bar{q}(1-\bar{q})}$$

donde \bar{q} es la frecuencia del alelo a en la población total y

$\overline{q^2} = \sum w_i q_i^2$ donde w_i es un factor de peso asociado a cada subpoblación y q_i es la frecuencia alélica de la iésima subpoblación.

Su valor es de 0 si todas las subpoblaciones son idénticas entre ellas en términos de variación genética; mientras que vale 1 si son completamente diferentes entre si, o sea que no

comparten ningún alelo. Otra manera de interpretarlo es en términos del porcentaje de la variación genética que se encuentra dentro y entre poblaciones: si es de 0 quiere decir que el total de la variación se encuentra en cualquier subpoblación (100% dentro, 0% entre), mientras que si es de 1 quiere decir que para tener variación se requiere tener a todas las distintas subpoblaciones, ya que cada una esta fija para un alelo dado (0% de la variación se encuentra dentro de las subpoblaciones, 100% entre) (Buckley et al., 1988). Esta diferenciación está generada por deriva génica o por selección natural (Lewontin y Krakauer, 1973; Wright, 1978). Generalmente si la F_{st} es similar en los distintos loci se considera que se debe a la deriva génica, y entre más alto el valor de la F_{st} , quiere decir que ha habido mayor deriva génica y menor flujo génico, y por lo tanto mayor diferenciación y divergencia entre las distintas poblaciones (Wright, 1978; Slatkin, 1985b, 1989).

c) F_{it} (F individuo-total) mide la diferenciación total debida tanto por endogamia como por deriva génica. Se puede obtener de la fórmula (Nei, 1977):

$$F_{it} = (H_t - H_o) / H_t$$

O en el caso de un locus con dos alelos con la fórmula (Hedrick, 1983):

$$F_{it} = \frac{\bar{Q} - \bar{q}^2}{\bar{q}(1-\bar{q})}$$

donde $\bar{Q} = \sum w_i Q_i$, y Q_i es la frecuencia del genotipo aa en la iésima subpoblación y w_i es un factor de peso asociado a cada subpoblación, y q es la frecuencia del alelo a en la población total.

F_{it} puede tomar valores entre -1 y +1.

Los 3 estadísticos F se relacionan de la siguiente manera:

$$F_{it} = F_{is} + (1 - F_{is})F_{st}$$

donde se nota que F_{it} es el resultado de la suma de F_{is} más F_{st} ponderada por F_{is} (Wright, 1951).

Los estadísticos F funcionan por un lado como descriptores de la distribución de la variación genética y por otro lado sugieren cuáles serían las fuerzas evolutivas que han estado operando en una población dada. Por ejemplo, si F_{is} es positiva señala que existe en la población un exceso de individuos homocigotos en relación a los esperados si se cumplieran los supuestos de Hardy-Weinberg, y que posiblemente la endogamia ha sido importante. Si la F_{is} es negativa indica que existen menos

homocigos de los esperados, y sugiere que ha existido selección en favor los heterocigos (Linhart et al., 1981; Apéndice II). Si F_{st} es pequeña señala poca diferenciación genética entre poblaciones, que la mayor parte del total de la variación genética se puede encontrar dentro de una sola subpoblación y que se puede esperar que haya habido mucho flujo génico. Si F_{st} es grande para todos los loci indica que existe mucha diferenciación genética entre subpoblaciones, que la mayor parte de la variación genética se encuentra entre las subpoblaciones y que posiblemente esto haya sido generado por mucha deriva génica, mientras que si la F_{st} es elevada para solo algunos loci, señala diferenciación genética en estos, posiblemente generada por adaptación a condiciones locales por selección natural (Slatkin, 1985b).

Además de los estadísticos F de Wright, existen otros posibles descriptores de la estructura genética, como es el índice G_{st} de Nei (1972) que como ya mencionamos es equivalente a la F_{st} , o como es la Identidad genética I de Nei (1972):

$$I = J_{xy} / (J_x J_y)^{1/2}$$

donde J_{xy} es la probabilidad de escoger un par de alelos idénticos, uno de la población X y otro de la Y ($J_{xy} = \sum p_{i,x} p_{i,y}$), y J_x y J_y son las probabilidades de escoger un par idéntico dentro de cada población ($J_x = \sum p_{i,x}^2$ y $J_y = \sum p_{i,y}^2$). A partir de la identidad I se puede obtener la distancia genética D de Nei (1972):

$$D = -\ln(I).$$

Estas identidades y distancias se obtienen para pares de poblaciones. La identidad I toma valores que van de cero, si ambas no comparten alelos, a 1 si las dos poblaciones tienen frecuencias alélicas idénticas. La distancia D tiene un valor de 0 si las poblaciones tiene frecuencias alélicas idénticas, y de infinito si no comparten ningún alelo (Hedrick, 1983)

En este capítulo se analizaron las frecuencias alélicas y genotípicas de las cinco enzimas polimórficas que en el capítulo anterior demostramos se comportaban de manera mendeliana. A partir de esta información se estimaron los índices de fijación (F) tanto para semillas como para los adultos para 4 sitios en 1987 y para uno de estos sitios en 1985 y 1988. Para los 4 sitios con los datos de 1987 también se obtuvieron los valores de los estadísticos F de Wright, y las distancias e identidades de Nei entre sitios.

MATERIAL Y METODOS

Las colectas se realizaron en la Estación de Biología Los Tuxtlas, Veracruz, en los sitios descritos en el Capítulo 2, más una franja de 10 m de ancho a cada lado (o sea en parcelas de 40 x 50 m), excepto para 1988, donde se usó una franja de 15 m (o sea una parcela de 50 x 60 m). En cada ocasión y sitio se colectaron cuando menos 10 semillas de una sola infrutescencia de

cada uno de los individuos que se reprodujeron ese año; en algunos casos sólo se presentaba una infrutescencia con menos semillas, por lo que no siempre se tuvieron las 10 semillas. En 1985 se colectó el 12 de septiembre, y sólo del sitio B. En 1987 se colectó entre el 15 y el 18 de septiembre de los sitios A, B, C y CC. En 1988 se colectó el 30 de septiembre y otra vez sólo en el sitio B.

Las semillas fueron transportadas a la Ciudad de México, y fueron mantenidas en tierra y/o agrolita, y regadas cada 10 días con el fin de mantenerlas húmedas y vivas.

Se realizaron electroforesis para 5 enzimas polimórficas (MDH, 6-PGD, PGI, ADH y LAP), excepto en el año 1985 en el que solamente se analizaron dos enzimas (LAP y 6-PGD), con los métodos descritos en los dos Capítulos anteriores y en el Apéndice I. Los genotipos maternos fueron estimados a partir de los genotipos de los hijos usando el algoritmo de Ritland y Jain (1981) con un programa suministrado por el Dr. K. Ritland.

A partir de las fórmulas propuestas por Nei (1987) con un programa de computadora elaborado por A. Escalante y G. Coello se obtuvieron, tanto para los progenitores como para las semillas, los estimadores sin sesgo de las frecuencias alélicas, de los índices de fijación, de los estadísticos F , de las distancias genéticas de Nei D y de las identidades genéticas de Nei I, los últimos tres estimadores sólo se obtuvieron para 1987, los demás para todos los años. Las varianzas en las frecuencias alélicas fueron obtenidas con la fórmula de Brown y Weir (1983):

$$\text{Var}(p) = ((1+(k-1)(1+s)^2)/4) (p_i(1-p_i)/n(2-s))$$

donde s es la tasa de autopolinización (0 en nuestro caso, ver Capítulo Seis), k es el número de semillas utilizadas por madre, n es el número de madres y p_i es la frecuencia alélica del i ésimo alelo. Los intervalos de confianza al 95% fueron aproximados a la normal con la fórmula: Error estándar $\times 1.96$ (Richardson et al, 1986).

Para comparar las frecuencias alélicas entre sitios se utilizó la prueba de Chi-cuadrada para la heterogeneidad de varianzas (Workman y Niswander, 1970). Para evaluar la probabilidad de que F , F_{IS} o F_{IT} fueran distintas de 0 usamos una Chi-cuadrada = $F^2 N (k-1)$, para $k(k-1)/2$ grados de libertad, donde N es el tamaño de la muestra y k es el número de alelos (Li y Horvitz, 1953). Por otra parte la significancia de F_{ST} esta dada por Chi-cuadrada = $2N F_{ST}^2 (k-1)$ con $(k-1)(s-1)$ grados de libertad, donde N es el tamaño de la muestra, k el número de alelos y s el número de subpoblaciones (Workman y Niswander, 1970).

RESULTADOS

Las frecuencias para cada alelo de cada locus por sitio así como sus intervalos de confianza al 95% se muestran en las Tablas 5.1 y 5.2 para adultos y semillas, respectivamente. En general

las frecuencias alélicas por enzima parecen más similares entre sitios en las semillas que en los adultos. En particular para los adultos, sólo la enzima PGI parece tener frecuencias similares entre sitios. Estos patrones se confirman al revisar los resultados de las pruebas de Chi-cuadrada para el análisis de heterogeneidad de frecuencias alélicas por locus (Workman y Niswander, 1970) que se presentan en la Tabla 5.3. Así en los adultos el análisis señala diferencias significativas entre sitios en las frecuencias alélicas de todas las enzimas menos la PGI, mientras que en las semillas esta diferenciación se abate y la enzima más distinta entre sitios fue la MDH.

Para el sitio B, donde se tienen datos de tres años, la inspección de los intervalos de confianza (Richardson et al., 1986) sugiere que las frecuencias alélicas de la enzima 6-PGD en 1985 fueron distintas a las de los otros dos años en los adultos y ligeramente distintas en los hijos; esto posiblemente se deba a que en 1985 se analizaron relativamente pocos individuos para esta enzima (20 adultos y 97 semillas), mientras que en los otros años se analizaron bastantes más organismos (en 1987 81 y 343, en 1988 78 y 447, adultos y semillas, respectivamente). Por otra parte para la enzima LAP en 1985 no se encontró ningún individuo que presentara el tercer alelo, probablemente debido a las bajas frecuencias de este alelo en el sitio B (entre 0.014 y 0.006). Para los adultos las frecuencias de los alelos 1 y 2 en 1988 parecen ser distintas a las de 1987 y 1985 mientras que en los hijos éstas frecuencias aparentemente son diferentes entre los tres años. Estos resultados no deben de sorprendernos considerando que en los distintos años se reproducen diferentes individuos y que además en 1988 usamos un sitio 1000 m² mayor que en los otros dos años.

Las identidades (I) y distancias (D) genéticas de Nei (1972) se reportan en las Tablas 5.4 y 5.5 para adultos y semillas respectivamente. Para los adultos el promedio de la distancia genética entre sitios fue de 0.0240 ± 0.0116 D.E., y la identidad de 0.9763 ± 0.0114, mientras que para las semillas la distancia promedio fue de 0.0056 ± 0.0038 y la identidad promedio de 0.9944 ± 0.0038. Recordemos que la menor distancia posible es de 0 si las poblaciones son idénticas entre sí y la mayor identidad posible es de 1, también si son idénticas éstas. Así, como sugería la inspección y la heterogeneidad de las frecuencias alélicas, en los adultos los diferentes sitios se encuentran más diferenciados genéticamente entre sí que en las semillas.

La Tabla 5.6 muestra, sobre la diagonal, la distancia geográfica mínima entre los distintos sitios, y bajo la diagonal, una medida de la distancia ecológica entre los sitios, obtenida considerando que el número de individuos que se reproducen en un año dado puede ser una medida de esto; esta medida se estimó como el valor absoluto de la resta del número de individuos que se reprodujeron en 1987 en un sitio menos el del otro, y entre más cercana a cero sugiere que los sitios se parecen más.

Las correlaciones entre las distancias genéticas en adultos

y semillas, las distancias geográficas, y las distancias ecológicas (diferencia en el número de individuos reproductivos), se muestran en la Tabla 5.7; sobre la diagonal la correlación paramétrica de Pearson, bajo la diagonal la no-paramétrica de Spearman. Solo una correlación resulta significativa, la de la distancia genética en las semillas contra la distancia ecológica. Sin embargo, dado el bajo número de pares de sitios (6) los análisis estadísticos debe de tomarse con reservas (Steel y Torrie, 1980), y más bien deben de considerarse como sugerencias de patrones. Tanto para los adultos como para las semillas se observa cierta tendencia a aumentar la diferenciación genética como función de la distancia geográfica, pero un par de poblaciones escapan de estos patrones en cada caso, el par B CC en los adultos y par C CC en las semillas. Sin ellos las correlaciones aumentan, ligeramente en los adultos (r de Pearson 0.004 a 0.046) y bastante en las semillas (r de Pearson de -0.194 a 0.612), aunque sin llegar a ser significativas en ninguno de los casos. La diferenciación genética D como función de la distancia ecológica en general aumenta, o sea si en un año se reprodujeron números similares de individuos, la distancia genética es similar. Otra vez para los adultos se vuelve a salir del patrón el par B CC, pero en semillas tenemos un ajuste bastante bueno. Esto último sugiere que la diferenciación genética no sólo es función de la distancia geográfica, sino que también del tipo del sitio, dado que esta diferencia en el número de individuos reproductivos también reflejan los patrones sucesionales y de altitud de los sitios. Para los adultos los sitios menos densos se parecen entre sí y aparentemente también los polinizadores tienden a moverse entre sitios similares en densidades de individuos reproductivos, generando que se parezca entre sí su progenie.

Los índices de fijación F por enzima y sitio, tanto para los adultos como para las semillas, se muestran en la Tabla 5.8. Para los adultos en todos los casos (27) la F fue negativa, y lo fue significativamente en 19 casos. El índice de fijación F promedio en los adultos para 1985, 1987 y 1988 para el sitio B fue de -0.46, -0.57 y -0.49, respectivamente, y para 1987 en los cuatro sitios fue de -0.42. Para las semillas, los índices de fijación F en 24 de 27 ocasiones presentaron valores negativos, y en 16 veces fueron significativamente negativos. Sólo en tres ocasiones resultaron positivos, aunque exclusivamente para la enzima MDH en el sitio CC en 1987 resultó significativamente positivo. El índice de fijación para el sitio B en las semillas fue en promedio de +0.05, -0.20 y -0.13, en los años 1985, 1987 y 1988, respectivamente; mientras que en 1987, considerando los cuatro sitios y las cinco semillas, fue de -0.20 en promedio.

Es interesante notar que en las semillas el menor índice de fijación en 1987 y 1988 fue en todos los sitios la enzima PGI, menos en uno, CC, 1987, donde fue la LAP. Esto indica que para la PGI posiblemente tengamos cierto grado de distorsión en las proporciones de herencia, cuando menos en algunos tipos de cruza, como ya se había sugerido en el Capítulo Cuatro.

Podemos decir que en general el índice de fijación en Δ .

mexicanum es negativo, y es significativamente más negativo en los adultos que en las semillas (Prueba de Wilcoxon para muestras pareadas usando todos los datos $T=346$, $z=3.772$, $p=0.0002$; usando solo los de 1987 $T=186$, $z=3.024$, $p=0.0025$).

Los estadísticos F de Wright para los datos de 1987 se presentan en la Tabla 5.9, tanto para los adultos como para las semillas. Los patrones son similares a los encontrados para el índice de fijación F . La F_{is} y la F_{it} son siempre significativamente negativas, sólo no es significativamente distinta de 0 la F_{it} de la MDH en hijos. Tanto la F_{is} como la F_{it} son más negativas en los adultos que en las semillas. Las F_{is} son muy similares a los índices de fijación F promedios para 1987 tanto en adultos como en semillas (adultos $F_{is}=-0.45$, $F=-0.42$; semillas $F_{is}=-0.19$, $F=-0.20$) lo cual se debe esperar dado que son equivalentes y la única diferencia es la manera de pesar las diferencias en individuos para los diferentes sitios y las distintas enzimas en la F_{is} , cosa que no se hace al promediar los índices de fijación F (Nel, 1987). La F_{it} es menos negativa que la F_{is} debido a los efectos de la F_{st} , que siempre es positiva. La F_{st} se comporta de la manera que se esperaría a partir de lo indicado por el análisis de las frecuencias alélicas y lo señalado por las distancias genéticas; para los adultos la F_{st} siempre es mayor que para las semillas, en los adultos solo para la enzima PGI la F_{st} no es significativamente diferente de 0, pero en los hijos en todos los casos es significativamente distinta de 0 gracias al gran tamaño de muestra (963 individuos). Estos valores sugirieren que el flujo génico por movimiento de polen abate la diferenciación en las semillas, y que posteriormente otras fuerzas evolutivas aumentan la diferenciación en los adultos.

DISCUSION

En relación a las frecuencias alélicas podemos señalar que la inspección de sus intervalos de confianza sugiere que éstas cambian de los adultos a las semillas. Esto podría deberse a algún tipo de selección natural o a alteraciones en la segregación debidas a otras causas (Allard et al., 1977; Clegg, 1983; Hedrick, 1983; Ellstrand y Devlin, 1989). Demostrar alguno de estos procesos es muy difícil, dado que se necesitan tamaños de muestra muy grandes, diseños específicos y datos de varias generaciones (Clegg, 1983; Hedrick, 1983). Información de este tipo sólo ha podido ser obtenida para algunas plantas anuales como Lolium multiflorum, Avena barbata, Hordeum vulgare (Allard et al., 1977) o Raphanus sativus (Ellstrand y Devlin, 1989). En nuestro caso tenemos el problema adicional de que la estimación de los genotipos maternos es indirecta, dado que se infieren a partir de los genotipos de la progenie con el algoritmo de Ritland y Jain (1981), por lo cual la estimación es buena, aunque tiene entre de entre 5 al 10% de probabilidades de equivocarse en el genotipo materno con los tamaños de familia que utilizamos y la tasa de polinización cruzada que presenta la especie (Ritland y Jain, 1981; Ritland, 1983; Brown et al., 1985; Brown, 1989).

Para el sitio B, se realizaron observaciones en tres años.

Las frecuencias alélicas parecen ser distintas entre años, pero esto se puede explicar fácilmente considerando que en años distintos se reproducen diferentes individuos (ver Capítulo Dos). Esto, unido a los bajos números de individuos analizados en 1985 y a que en 1988 se muestró un área mayor, nos ayudan a entender estas aparentes diferencias en las frecuencias alélicas. La idea de ampliar el área en 1988 se debió a que se quería tener a todos o cuando menos a la mayoría de los padres (donadores de polen) de las semillas del área central de este sitio (estos datos los discutiremos en el Capítulo Siete).

Comparando las frecuencias alélicas entre sitios, vemos que mientras que en los adultos existe cierta diferenciación genética, esta se abate en la progenie. Estas observaciones se desprenden de los diferentes análisis en los que comparamos las frecuencias alélicas entre sitios, como son la inspección de los intervalos de confianza, las pruebas de Chi-cuadrada para heterogeneidad en las frecuencias alélicas, las distancias/identidades genéticas y los índices F_{st} .

Diferenciación genética en escalas espaciales relativamente pequeñas ha sido descritas en varios casos en plantas. Por ejemplo, en Liatris cylindraceae (Compositae), en una parcela de solo 18 x 33 m (594 m²), Schaal (1975) encontró que existía heterogeneidad en las frecuencias alélicas entre subsitios para los 15 loci que analizó. En otro trabajo, Linhart et al. (1981), encontraron para Pinus ponderosa heterogeneidad en las frecuencias alélicas de los adultos en 2 de 7 enzimas polimórficas, para 6 sitios en una área de unos 25,800 m² (distancia promedio entre sitios 77m, rango 45 a 110 m). En nuestro caso el área total del estudio fué de unos 170,000 m², y la distancia promedio entre sitios fue de 365 m (rango 200-560) y para los adultos encontramos heterogeneidad en las frecuencias alélicas en 4 de 5 loci analizados (la enzima PGI no resultó diferente entre sitios), mientras que en semillas sólo una de las 5 enzimas (la MDH) resultó diferente en sus frecuencias alélicas entre sitios.

La distancia genética D de Nei promedio en adultos fue de 0.024 (rango 0.0028 a 0.0373) y en las semillas fue de 0.0056 (rango 0.0003 a 0.0095). Estos niveles de diferenciación son bajos, pero comparables a los citados en la literatura. Por ejemplo, entre los seis sitios analizados para Pinus ponderosa por Linhart et al. (1981), la distancia genética promedio fue de 0.015 (rango 0.004 a 0.035), menor que la distancia que nosotros encontramos en promedio para los adultos. En un estudio geográficamente más amplio para otra especie de pino (Pinus rigida) a lo largo del todo el Este de los Estados Unidos, Guries y Ledig (1981) citan una distancia promedio de sólo 0.007, en el orden de magnitud que la que encontramos para la progenie en A. mexicanum. Estos bajos niveles de diferenciación pueden ser explicados, cuando menos en parte, por el movimiento de polen a grandes distancias generado por la polinización anemófila que presentan los pinos. Para Delphinium nelsonii (Ranunculaceae), una planta polinizada por colibríes y abejorros, Waser (1987), en una área de unos 26000 m², reporta una distancia genética promedio de 0.024 (rango 0-0.244) entre subsitios, similar a la

que encontramos para adultos en A. mexicanum. En un estudio del con Phaseolus coccineus, en el cual se incluyeron poblaciones cultivadas y silvestres del centro de México y de Chiapas, la distancia promedio fue de 0.116 (rango 0.012 a 0.275) (Coello y Escalante, 1989); éstas distancias son bastante más grandes que las que presenta A. mexicanum, pero las distancias promedio entre poblaciones contiguas es de sólo 0.043, un poco mayor que la distancia promedio entre sitios de adultos en A. mexicanum. Por último, para la única otra palma en la cual se han realizado estudios de genética de poblaciones, de las poblaciones californianas de Washingtonia filifera, que vive en el desierto de Sonora, la distancia genética promedio entre 16 poblaciones fue de 0.0011 (rango 0-0.0072) (McClenaghan y Beauchamp, 1986), menor que la que encontramos entre las semillas en A. mexicanum sin embargo es importante recalcar que en las poblaciones estudiadas de ésta palma son periféricas, con bajos tamaños de población y en las que se encontraron niveles muy bajos de variación genética ($H=0.009$, $P=0.098$, mientras que en A. mexicanum fueron de $H=0.153$, $P=0.318$, ver Capítulo 3), lo cual limita la diferenciación genética.

En A. mexicanum parece existir una débil correlación entre la diferenciación genética con la distancia geográfica, aunque tanto para los adultos como para las semillas existe un par de poblaciones que se salen de este patrón, el par B CC en los adultos y el par C CC en las semillas. De cualquier forma este comportamiento, de ser cierto, nos hablaría de que se tiene aislamiento por distancia (Wright 1943a y b, 1946, 1951; Levin y Kerster, 1974), o sea que entre más cercanos geográficamente los sitios es mayor la probabilidad de que exista flujo génico. En su estudio de Pinus rigida, Guries y Ledig (1982) encontraron que efectivamente existe una correlación positiva entre distancia genética y geográfica, pero es muy pobre y sólo explica alrededor del 6.8% de la varianza. Un patrón similar reporta Waser (1987) para Delphinium nelsonii donde la correlación entre distancia geográfica y genética fue positiva, pero muy pobre, explicando solo el 1.4% de la varianza.

Parece haber una correlación entre la distancia genética y el tipo de sitio (que llamamos distancia ecológica), definido como las diferencias en los números de individuos reproductivos en un año dado. Correlaciones entre factores ambientales, edáficos en particular, y alelos han sido reportados por algunos autores, como Schaal (1975) para Liatris cylindracea. Sin embargo, dado que en A. mexicanum la correlación más fuerte fue para las semillas, estas similitudes podrían estar generadas por los patrones de movimiento de los polinizadores, que aparentemente prefieren moverse entre sitios similares, cuando menos en términos de la densidad de individuos en flor. En otras palabras, los sitios menos densos en individuos reproductivos se parecen más entre sí, especialmente en la progenie; y esto nos habla de dos cosas: que el flujo génico es muy grande, y que este no es solo función de la distancia, sino del tipo de sitio. Esto podría deberse a que sitios ecológicamente diferentes florecen a distintos tiempos ocasionando apareamientos sitio-dependientes (A. Búrquez y M. Martínez-Ramos, com.pers.). Otra posibilidad, que

no excluye a la anterior, es que los tipos de visitantes a las flores se especialicen en sitios de alta o de baja densidad de individuos reproductivos y que se mueven preferencialmente entre estos tipos de sitios.

Como ya señalamos, el índice de fijación promedio y la F_{is} son equivalentes, y sólo difieren en su manera de pesar los números de individuos por sitios y por enzima (Nei, 1987). Lo que primero salta a la vista es que entre los individuos de A. mexicanum, tanto adultos como semillas, existe un exceso de heterócigos en relación a los esperados según el azar, o sea en relación a las proporciones de Hardy-Weinberg. Este exceso se encuentra descrito tanto por los índices de fijación como por las F_{is} y las F_{it} , todos los cuales son en su mayoría negativos y en muchos casos son estadísticamente significativos, y esto se cumple para todos los sitios en 1987 y en el sitio B en los tres años estudiados.

Tanto los adultos como las semillas presentaron bastante dispersión en los índices de fijación y en las F_{is} . Los adultos parecen presentar una mayor dispersión en la distribución de los índices de fijación que las semillas (rango adultos -0.0769 a -0.8261, rango semillas +0.1967 a -0.3397, 32 estimaciones de F para ambos). Esto posiblemente se debe en parte a que en los adultos los genotipos se estimaron a partir de los genotipos de su progenie, lo cual, si bien es un método razonable, tiene un margen de error, como ya comentamos anteriormente (Ritland, 1983). Comúnmente se reportan en la literatura gran variación en las estimaciones de los índices de fijación y en los estadísticos F para diferentes enzimas. Por ejemplo, para un sitio de Pinus monticola El-Kassaby et al. (1987) reportan valores del índice de fijación F entre -0.363 y +0.315 (de entre solo 6 estimaciones de F), o en una población de Phaseolus coccineus Coello y Escalante (1989) encuentran valores del índice de fijación de entre 0.030 y 0.513 (entre 6 estimaciones de F).

Aunque las distribuciones de los índices de fijación para los adultos y las semillas mostraron modas similares, (entre -0.2 y -0.3), las medias son significativamente distintas (datos de 1987, prueba de Wilcoxon para datos pareados $P=0.0025$) y más negativa en los adultos. Así podemos asegurar que el exceso de heterócigos es mayor en los adultos que en las semillas. Esta disminución en la proporción de heterócigos en el paso de adultos a semillas puede esperarse si los apareamientos son al azar y no existe ningún tipo de selección entre la formación de los gametos y la electroforesis de la semillas (Hartl y Clark, 1989). Esta disminución se ha observado anteriormente, por ejemplo en Pinus monticola El-Kassaby et al. (1987) encontraron que mientras el índice de fijación F promedio en los progenitores era de -0.105, en la progenie fue de +0.011. En el árbol tropical Bertholletia excelsa, O'Malley et al. (1988) reportan una F promedio en los progenitores de -0.207, mientras que en la progenie esta fue de +0.022.

Dado que el índice de fijación y la F_{is} negativas se presentan de manera similar en todas las enzimas analizadas, es

probable que lo que tengamos no sean casos de ventaja de heterocigos particulares para ciertos genes, como en el caso de la anemia falciforme (Templeton, 1982; Allendorf y Leary, 1986), sino lo que parece suceder es que tenemos un caso de heterosis (Wright, 1977; Mitton y Grant, 1984; Ledig, 1986) dada por ventaja de los individuos que son heterocigos para un mayor número de genes (por lo cual posiblemente sean más robustos, crezcan más rápido, sean mejores competidores, etc.) o, alternativamente, porque exista en la población una gran carga de recesivos deletéreos, por lo que los individuos menos heterocigos en general es posible que sean homocigos para alguno(s) de estos genes deletéreos (Mitton y Grant, 1984; Allendorf y Leary, 1986). Para los adultos ésta explicación parece muy razonable, dado que se reproducen después de muchos años, en los cuales ha podido actuar una sobrevivencia diferencial (Sarukhán et al., 1984). También es importante recordar que los reproductivos no son una muestra al azar de todos los adultos, sino que existen individuos que se reproducen mucho y otros que nunca o casi nunca lo hacen (Sarukhán et al., 1984). Así, el índice de fijación negativa en adultos muestra los efectos de una sobrevivencia, vigor y/o fecundidad diferencial.

El índice de fijación negativo en la progenie no es simple ni directamente consecuencia del índice F negativo de los padres, como demuestran algunas similares a las presentadas en el Apéndice II (A. Valdés y L. Equiarte, no publicado), por lo que se necesita otra explicación. Una posibilidad es que actúe algún tipo de selección natural entre la fecundación y el muestreo de las semillas, dada porque crezcan más rápido los tubos polínicos de cierto polen, que se desarrollen más rápido las semillas heterocigas, que se aborten las semillas más homocigas, etc. Datos de abortión y polinizaciones controladas (Sarukhán, 1980; Búrquez et al. 1987, ver Capítulo 2) sugieren que podría estar operando algún tipo de selección en esta etapa. Otro posible mecanismo que puede generar índices de fijación negativos en la progenie es el apareamiento clasificado negativo (*negative assortative mating*, Hedrick, 1983): que se seleccionen como padres a los individuos o granos de polen más distintos posibles del genotipo materno; nuestras simulaciones sugieren que este mecanismo podría producir semillas con índices de fijación muy negativos (Apéndice II).

Sobre los estadísticos F , un problema grave es la definición del tamaño de los sitios que se van a considerar como subpoblaciones, dado que si se usan sitios demasiado grandes, la supuesta F_{is} puede incluir varias subpoblaciones genéticamente diferentes, efecto que en principio debe de ser descrito por la F_{st} . En la literatura se han definido las subpoblaciones de gran cantidad de formas, usando para este fin desde sitios contiguos dentro de un área dada, (Schall, 1975; Waser, 1987), sitios cercanos de forma y tamaño arbitrarios (Linhart et al., 1981), hasta sitios en lugares geográficamente muy alejados (Guries y Ledig, 1982; McClenaghan y Beauchamp, 1986). Esto obviamente complica las posibles comparaciones entre estadísticos F estimados en distintos estudios y dificulta su interpretación (M. Slatkin, com. pers.).

Nosotros seleccionamos nuestros sitios a partir de información no publicada generada durante el estudio de la biología floral de *A. mexicanum* por A. Búrquez (ver Búrquez et al., 1987), que señalaba que movimientos de polen o semillas de más de 70 m de radio eran muy poco comunes y que el área que utilizamos para las colectas sería ligeramente menor, en términos generales, a la vecindad genética, la cual es de alrededor de unos 2500m² en esta especie (Crawford, 1984a, ver Capítulo 7) por lo que consideramos que nuestros sitios podrían ser tomados con confianza como subpoblaciones.

En relación a la F_{st} podemos comentar que este índice indica lo mismo que ya habíamos comentado en relación a las frecuencias alélicas: que en las semillas se presenta un nivel muy bajo de diferenciación entre sitios, y que ésta es mayor en adultos. Esto sugiere que en la polinización, el flujo de polen es muy grande y viaja a grandes distancias; mientras que la diferenciación aumenta en los adultos, tal vez por selección o por sobrevivencia diferencial pero aleatoria, o sea deriva génica.

Los valores de la F_{st} por otra parte, señalan que en *A. mexicanum* del 100% del total de la variación genética (en términos de "diversidad alélica", Hamrick, 1983)), alrededor del 95% se encuentra en promedio en un sólo sitio, y que sólo el 5% representa variación entre sitios.

Podemos tratar de obtener un estimado del flujo génico usando la fórmula de Crow y Aoki (1984). Esta fórmula es una modificación a la fórmula de Wright (1951) ($F_{st} = 1/(4Nm+1)$), para tomar en cuenta un número relativamente pequeño de subpoblaciones. Según Crow y Aoki (1984) $F_{st} = 1/(4a*Nm + 1)$ donde N es una estimación de tamaño efectivo, m es la tasa de migración entre subpoblaciones y $a = (n/n-1)^2$ donde n a su vez es el número de subpoblaciones. Si n es muy grande las dos fórmulas convergen a un mismo valor de F_{st} . La fórmula de Crow y Aoki establece dos propiedades muy relevantes de la F_{st} : que es casi independiente de la tasa de mutación y del número de subpoblaciones usadas. Slatkin y Barton (1989) demuestran que es también poco afectada por distintos tipos de selección y consideran a éste como uno de los mejores métodos para estimar el flujo génico, superior a otros como el uso de método de alelos privados (o sea los que solo se encuentran en una población) de Slatkin (1985 a) porque la F_{st} usa todos los datos electroforéticos y por lo tanto es menos sensible a errores de lectura, mientras que el método de los alelos privados es muy sensible a errores de lectura al confundir los alelos raros con otros más comunes. Las distintas fórmulas para evaluar la F_{st} también pueden afectar la estimación de la Nm. El método de Nei (1987), que es el usado en ésta tesis, tiende sobrestimar la F_{st} y por lo tanto subestima la Nm, mientras que otros métodos, como el de Weir y Cockerham (1984) sobrestiman el Nm. En nuestro estudio no pudimos utilizar los métodos de alelos raros y alelos privados de Slatkin (1981, 1985a) debido a que las subpoblaciones están muy cercanas entre sí y presentan elevado

flujo génico, por lo que las frecuencias alélicas entre sitios son muy parecidas y no se encontraron alelos que no estuvieran en alguna de las poblaciones, indispensables para el uso de estos métodos.

Siempre N_m es mayor de 1 en nuestro estudio (Tabla 5.10), para adultos en promedio es 4.43, en semillas promedio es de 24.16. Estas estimaciones de N_m se deben de tomar con cuidado debido al bajo número de subpoblaciones que usamos y a que estas estimaciones se deben de conciderar como correctas simplemente en su orden de magnitud, como demuestran Slatkin y Barton (1989). Wright (1931) señala que se debe de esperar muy poca diferenciación genética entre sitios si N_m es mayor de 1, mientras que Kimura (1983, pag 220) demuestra que en algunas condiciones se puede encontrar diferenciación genética entre sitios aún si N_m toma valores de alrededor de 5.

Para plantas primariamente autopolinizadas, Govindaraju (1989) reporta una N_m promedio de 0.820 ± 1.8651 D.E. ($n=34$) y para plantas que primariamente presentan polinización cruzada, reporta una N_m promedio de 2.110 ± 2.391 D.E. ($n=20$). Estos datos sugieren que en *A. mexicanum* el flujo génico y/o el tamaño efectivo de la población son relativamente grandes en comparación con otras plantas. Es importante señalar que el estimador de N_m se considera que es proporcional a la vecindad genética de una población (Slatkin, 1989; Slatkin y Barton, 1989).

Comparando los estadísticos F estimados en éste estudio con otros reportados en la literatura (Tabla 5.11), podemos observar que en todos los casos las distribuciones para hierbas son estadísticamente distintas a las mismas para árboles y arbustos (Prueba de Mann-Whitney para dos muestras independientes F_{is} , $T=1312$, $z=4.416$, $p<0.0001$; F_{st} , $T=640$, $z=3.298$, $p=0.0010$; F_{it} , $T=334.5$, $z=3.503$, $p=0.0005$), lo que indica las hierbas presentan tanto F_{is} como F_{st} significativamente mayores que los árboles y los arbustos (y en consecuencia F_{it} también mayores). Esto quiere decir que en las hierbas se detectan mayores niveles de diferenciación genética debidos tanto a una elevada importancia de la endogamia (F_{is}) como a una mayor intensidad de la deriva génica (F_{st}). Asimismo se encontró una correlación positiva entre las F_{is} y la F_{st} en hierbas ($r=0.493$, rho de Spearman=0.485, $p<0.01$), aunque en los árboles y arbustos no resultó significativa ($r=0.136$, rho de Spearman=0.301, N.S.); esto muestra que, cuando menos en las hierbas, en las especies con fuerte endogamia la deriva génica también es importante.

Los casos con F_{is} negativas son en su mayoría árboles (Tabla 5.11), como las coníferas *Pinus ponderosa* (Mitton et al., 1977, Linhart, et al., 1981), *Pinus monticola* (El-Kassaby et al., 1987), *Pinus engelmannii* (Shea, 1987), *Abies lasiocarpa* (Shea, 1987), el árbol tropical *Bertholletia excelsa* (O'Malley et al., 1988) y la palma *Washingtonia filifera* (McClenaghan y Beuchamp, 1986); aunque también se han reportado F_{is} negativas en los arbustos tropicales *Lisianthus habuensis* y *Laurantiacus* (Sytsma y Schaal 1985), en algunas hierbas, como en *Oenothera biennis* (Levin, 1975), y *Sarracenia purpurea* (Schwaegerle y Schaal,

Schaal, 1979), en el helecho Polystichium munitum (Soltis y Soltis, 1987) y en Lycopodium lucidulum (Levin y Crepet, 1973).

Que la gran mayoría de las especies de árboles, ya sean coníferas, dicotiledóneas o monocotiledóneas (como las palmas), se encuentren cerca del equilibrio de Hardy-Weinberg (media F_{is} árboles = 0.0134, D.E. = 0.166, mediana = 0.021) sugiere que no está relacionado con la filogenia, sino determinado por factores ecológicos, como por un elevado flujo génico, generado porque en su mayoría son polinizados por viento y/o presentan sistemas reproductivos que impiden o moderan la autopolinización (Ledig, 1986; Loveless y Hamrick, 1984) o determinado por factores genéticos, como es el hecho de que en muchas especies de árboles se ha detectado heterosis (ventaja de los individuos más heterocigos) (Mitton y Grant, 1984, Farris y Mitton, 1984; Ledig, 1986).

A la palma Washingtonia filifera conviene comentarla con más cuidado. Como ya habíamos señalado, presenta muy poca variación genética, y las 16 poblaciones estudiadas presentan muy bajos tamaños totales de población (media 27.9, rango 1 a 82), sin embargo su F_{is} en promedio es muy cercana a 0 y negativa (-0.0070), lo cual señala que la endogamia no ha sido importante, o sí lo ha sido, ha sido contrarrestada por otras fuerzas evolutivas (McClenaghan y Beuchamp, 1986).

La F_{st} de las semillas de A. mexicanum es muy pequeña, comparable a la encontrada en algunas plantas polinizadas por viento como el pasto Cynosurus cristatus (Ennos, 1985) o coníferas como Pseudotsuga menziesii (Yeh, 1981) y también es similar a la reportada en algunas plantas autoincompatibles polinizadas por animales, como el árbol Psychotria nervosa (Dewey y Heywood, 1988), mientras que la F_{st} de los adultos es baja pero comparable a la reportada para gran cantidad de plantas, principalmente árboles como coníferas y árboles tropicales (Yeh, 1981; Loveless y Hamrick, 1987; Buckley et al., 1988; Cuquen et al, 1988).

En una revisión de 122 estudios para 91 especies de plantas, Hamrick (1983) reporta valores de G_{st} similares a los encontrados para A. mexicanum en los grupos de plantas con menores niveles de diferenciación genética, que son el de plantas con fecundación cruzada y polinizadas por viento (G_{st} media de 35 estudios = 0.056), el de dispersadas por viento (G_{st} media de 12 estudios = 0.073) y el de las que se encuentran en las fases tardías de la sucesión (G_{st} media de 28 estudios = 0.071).

Los datos de estructura genética en términos del índice de fijación y los estadísticos F sugieren tres hipótesis:

a) El índice de fijación promedio, lo mismo que la F_{is} resultaron negativos para todos los loci ensayados, por lo que posiblemente se tenga cierto grado de heterosis (ventaja de los organismos heterocigos).

b) Los estadísticos F sugieren que la vecindad genética, el

tamaño efectivo de la población, y el movimiento de polen y/o semillas pueden ser relativamente grandes.

c) Puede haber poca endogamia, por lo que posiblemente la tasa de autopolinización sea muy pequeña.

En los siguientes capítulos exploraremos cada una de estas hipótesis en particular.

Tabla 5.1. Frecuencias alélicas en los adultos de *Astrocaryum mexicanum* en Los Tuxtlas, Veracruz, para 5 enzimas y 4 sitios distintos; entre paréntesis se presenta el valor de un intervalo de confianza al 95% (Richardson et al., 1986). El tamaño de muestra por sitio fue: A 71, B 81, C 42, D 45 para 1987, para el B, 1985 fueron 20 para 6-PGD, 72 para LAP y para B, 1988 fue de 78.

sitio	alelo	MDH	ENZIMAS			
			6-PGD	PGI	ADH	LAP
1985 B	1		.275(.138)			.625(.079)
	2		.725(.138)			.375(.079)
	3					0
1987 A	1	.854(.057)	.694(.075)	.847(.059)	.743(.071)	.556(.081)
	2	.146(.057)	.306(.075)	.153(.059)	.257(.071)	.430(.081)
	3					.014(.019)
1987 B	1	.771(.064)	.617(.074)	.815(.060)	.506(.077)	.444(.076)
	2	.228(.064)	.383(.074)	.185(.060)	.494(.077)	.543(.076)
	3					.012(.017)
1987 C	1	.929(.055)	.452(.106)	.786(.078)	.654(.101)	.298(.097)
	2	.071(.055)	.548(.106)	.214(.087)	.345(.101)	.642(.102)
	3					.054(.051)
1987 D	1	.833(.077)	.722(.092)	.767(.087)	.500(.103)	.333(.097)
	2	.167(.077)	.278(.092)	.233(.087)	.500(.103)	.611(.100)
	3					.055(.047)
1988 B	1	.788(.069)	.551(.078)	.833(.058)	.462(.078)	.730(.069)
	2	.211(.069)	.449(.078)	.167(.058)	.538(.078)	.263(.069)
	3					.006(.012)

Tabla 5.2: Frecuencias alélicas en las semillas de Astrocarum mexicanum en Los Tuxtlas, Veracruz, para 5 enzimas y 4 sitios distintos; entre paréntesis se muestra el valor de un intervalo de confianza/al 95% (Richardson et al., 1986). El tamaño de muestra por sitio fue: A, 294; B, 343; C, 120; D, 206 para 1987; para el B, en 1985 fueron 415 para la LAP, 97 para la 6-PGD, en 1988 fueron 447.

sitio	alelo	ENZIMA				
		MDH	6-PGD	PGI	ADH	LAP
1985 B	1		.407(.097)			.603(.049)
	2		.592(.097)			.396(.049)
	3					0
1987 A	1	.644(.051)	.515(.054)	.617(.039)	.537(.054)	.529(.054)
	2	.355(.051)	.485(.054)	.383(.039)	.463(.054)	.410(.052)
	3					.061(.025)
1987 B	1	.619(.049)	.574(.050)	.583(.050)	.545(.050)	.494(.050)
	2	.389(.049)	.426(.050)	.417(.050)	.454(.050)	.464(.050)
	3					.042(.020)
1987 C	1	.782(.063)	.508(.077)	.563(.076)	.550(.076)	.462(.077)
	2	.218(.063)	.492(.077)	.437(.076)	.450(.076)	.458(.076)
	3					.080(.042)
1987 D	1	.762(.057)	.549(.066)	.558(.066)	.476(.066)	.490(.066)
	2	.238(.057)	.451(.066)	.442(.066)	.524(.066)	.439(.066)
	3					.070(.034)
1988 B	1	.636(.046)	.545(.048)	.580(.048)	.511(.048)	.547(.048)
	2	.416(.048)	.454(.048)	.419(.048)	.488(.048)	.416(.048)
	3					.035(.018)

Tabla 5.3: Prueba de Chi-cuadrada para heterogenidad de frecuencias alélicas para los datos de 1987 (Workman y Niswander, 1970). La hipótesis nula es que las frecuencias alélicas son iguales entre sitios.

	ADULTOS			SEMILLAS		
	Xi	g.l.	P<	Xi	g.l.	P<
MDH	10.46	3	0.02	37.51	3	0.005
6-PGD	17.33	3	0.005	5.68	3	0.25
PGI	2.74	3	0.50	4.23	3	0.30
ADH	23.05	3	0.005	6.12	3	0.25
LAP	23.91	6	0.005	9.99	6	0.25

Tabla 5.4: Distancias D (sobre la diagonal) e identidades I (bajo la diagonal) genéticas sin sesgo de Nei (1972, 1987) para pares de sitios, para los adultos, datos de 1987.

	A	B	C	CC
A		.0220	.0373	.0295
B	.9783		.0245	.0028
C	.9633	.9758		.0283
CC	.9710	.9972	.9721	

Tabla 5.5: Distancias D (sobre la diagonal) e identidades I (bajo la diagonal) genéticas sin sesgo de Nei (1972, 1987) para pares de sitios, para las semillas, datos de 1987.

	A	B	C	CC
A		.0015	.0067	.0072
B	.9985		.0095	.0086
C	.9933	.9905		.0003
CC	.9929	.9914	.9997	

Tabla 5.6: Distancias geográficas en metros (sobre la diagonal) y distancias ecológicas, que son las diferencias en el número de individuos que produjeron flores por metro cuadrado en el año de 1987, medida como el valor absoluto de la resta del número de individuos reproductivos en un sitio menos en el número en el otro sitio (bajo la diagonal).

	A	B	C	CC
A		250	360	200
B	.0085		450	370
C	.0273	.0358		560
CC	.0215	.0300	.0058	

Tabla 5.7: Matriz de correlaciones entre las distancias genéticas de Nei para pares de sitios, tanto en los adultos como en las semillas, con la distancia geográfica entre sitios y la distancia ecológica (diferencia en individuos con flor en 1987 por metro cuadrado). Sobre la diagonal se presentan las correlaciones paramétricas de Pearson, bajo la diagonal las no paramétricas de Spearman.

	Distancia genética adultos	Distancia genética semillas	Distancia geográfica (m)	Distancia ecológica
D.genética adultos		-0.2374	0.0040	-0.1949
D.genética semillas	-0.2571		-0.1940	0.9765*
Distancia geográfica	-0.2000	-0.2856		-0.0424
Distancia ecológica	-0.2060	0.9429*	0.0857	

 *P<0.01

Tabla 5.8: Indices de fijación F en *A. mexicanum*, para tanto para adultos como para las semillas, para 5 enzimas y 4 sitios; los tamaños de las muestras son (adultos/semillas): B 1985: 20/97; A 1987 72/294; B 1987 81/343; C 1987 42/120; D 1987 45/206; B 1988 78/427.

AÑO SITIO	ENZIMAS					
	MDH	6-PGD	PGI	ADH	LAP	MEDIA
1985 B adul.		-.3793			-.5407*	-.4600*
semi.		+.0391			+.0584	+.0487
1987 A adul.	-.1707	-.4400*	-.1803	-.3458*	-.5652*	-.3812*
semi.	-.2694*	-.0963	-.3031*	-.2998*	-.2092*	-.2337*
B adul.	-.2960*	-.6200*	-.2273*	-.8274*	-.6064*	-.5563*
semi.	-.0849	-.0165	-.3212*	-.2251*	-.3267*	-.1982*
C adul.	-.0769	-.8261*	-.2727	-.4219*	-.2515	-.4324*
semi.	-.0827	-.1600	-.2979*	-.1716	-.0757	-.1596
D adul.	-.2000	-.3845*	-.3043*	-.7330*	-.4747*	-.4532*
semi.	+.1967*	-.1369*	-.3189*	-.2262*	-.3397*	-.1897*
1987 medias						
adul.	-.1970*	-.5126*	-.2339*	-.5392*	-.4607*	-.4214*
semi.	-.0718*	-.0816*	-.3095*	-.2337*	-.2855*	-.2000*
1988 B adul.	-.2683*	-.7103*	-.2000*	-.7027*	-.4936*	-.4936*
semi.	-.0650	-.0163	-.2963	-.1037*	-.1983*	-.1309*

*: Chi-cuadrada, hipótesis nula $F=0$, $P < 0.05$, con 1 g.l., menos LAP, con 2 g.l.

Tabla 5.9: Estadísticos F de Wright (Wright, 1951; Nei, 1987) para cinco enzimas y cuatro sitios de *A. mexicanum* en Los Tuxtlas, Ver. Datos de 240 adultos, 963 semillas, adultos/semillas por sitio : A 72/294, B 81/343, C 42/120, D 45/206.

	ENZIMA					
	MDH	6-PGD	PGI	ADH	LAP	MEDIA
F_{is} adultos	-.2014*	-.5756*	-.2432*	-.5957*	-.4687*	-.4522
semillas	-.0713*	-.1004*	-.3081*	-.2284*	-.2341*	-.1933
F_{st} adultos	.0318*	.0563*	.0141	.0537*	.0422*	.0425
semillas	.0258*	.0048*	.0046*	.0058*	.0044*	.0085
F_{it} adultos	-.1632*	-.4869*	-.2257*	-.5100*	-.4067*	-.3905
semillas	-.0436	-.0951*	-.3021*	-.2212*	-.2287*	-.1832

* Chi-cuadrada, hipótesis nula $F.. = 0$, $P < 0.05$.

Tabla 5.10: Estimación del flujo génico como Nm , donde N es el tamaño efectivo de la población y m es la tasa de migración, a partir de los valores obtenidos de F_{st} con la fórmula de Crow y Aoki (1984), ver texto.

ENZIMA	ADULTOS		SEMILLAS	
	F_{st}	Nm	F_{st}	Nm
MDH	0.0318	4.28	0.0258	5.31
6-PGD	0.0563	2.36	0.0048	29.15
PGI	0.0141	9.83	0.0046	30.43
ADH	0.0537	2.48	0.0058	24.10
LAP	0.0422	3.19	0.0044	31.79
Nm promedio		4.43		24.16

Tabla 1. Valores de los estadísticos F de Wright reportados en la literatura para plantas.

Especie	F_{is}	F_{st}/G_{st}	F_{it}	N. loci	N. sitios y tipo*	Referencia
Herbáceas anuales y bianuales:						
<u>Avena barbata</u>	0.854	----	----	3	1	Clegg y Allard(1973)
<u>Avena fatua</u>	0.783	----	----	3	3A	Jain y Marshall(1967)
<u>Avena fatua</u>	0.88	----	----	6	3	Clegg (1972)
<u>Bromus mollis</u>	0.75	----	----	5	1	Brown et al(1974)
<u>Cardus nutans</u> adultos	-0.222	----	----	2	2G	Smyth y Hamrick(1984)
<u>Cardus nutans</u> semillas	-0.030	----	----	2	2G	Smyth y Hamrick(1984)
<u>Clarkia biloba</u>	0.18	----	----	5	3	Gottlieb (1974)
<u>Clarkia lingulata</u>	0.50	----	----	5	2	Gottlieb (1974)
<u>Clarkia rubicunda</u>	0.36	----	----	6	4	Gottlieb (1974)
<u>Gilia achilleifolia</u> poblaciones del norte	0.151	0.39	0.48	8	3G	Schoen (1982)
<u>Gilia achilleifolia</u> poblaciones del sur	0.064	0.17	0.22	8	4G	Schoen (1982)
<u>Hordeum spontaneum</u>	0.976	----	----	18-21	26	Brown et al(1978)
<u>Hordeum vulgare</u>	0.987	----	----			Clegg et al(1978)

cont.pag.sig.

Cont. Tabla 5.11

Especie	Fis	Fst/Gst	Fit	N. loci	N. sitios y tipo*	Referencia
<u>Hymenopapus artemisiefolius</u>	0.06	----	----	5	12	Babbel y Selander(1974)
<u>Hymenopapus scabiosaeus</u>	0.06	----	----	5	14	Babbel y Selander(1974)
<u>Impatiens capensis</u> adultos	0.57	0.458	0.769	8	11G	Knight y Waller(1987)
<u>Impatiens capensis</u> semillas cleistógamas	0.858	0.482	0.927	8	11G	Knight y Waller(1987)
<u>Impatiens capensis</u> semillas castrógamas	0.342	0.427	0.622	8	11G	Knight y Waller(1987)
<u>Ipomoeae purpurea</u>	0.218	----	----	2	17G	Epperson y Clegg(1986)
<u>Lolium multiflorum</u> adultos	0.01	----	----	4	1	Brown (1979)
<u>Lolium multiflorum</u> plántulas	0.08	----	----	4	1	Brown (1979)
<u>Lupinus subcarnosus</u>	0.32	----	----	8	5	Babbel y Selander (1974)
<u>Lupinus texensis</u>	0.14	----	----	5	10	Babbel y Selander (1974)
<u>Mimulus guttatus</u>	0.153	0.073	0.198	12	12G+T	Ritland y Ganders (1987)
<u>Oenothera biennis</u>	-0.41	----	----	5	16	Levin (1975)
<u>Oenothera grandis</u>	0.04	0.08	0.12	6	26G	Ellstrand y Levin(1980)

cont. pag. sig.

Cont. Tabla 5.11

Espece	F _{is}	F _{st} /G _{st}	F _{it}	N. loci	N. sitios y tipo*	Referencia
<u>Oenothera lacinata</u>	0.13	0.24	0.34	5	26G	Ellstrand y Levin(1980)
<u>Oenothera organensis</u> padres	0.073	0.14	0.20	1	9G	Levin et al (1979)
<u>Oenothera organensis</u> hijos	-0.132	0.09	0.03	1	9G	Levin et al (1979)
<u>Phlox cuspidata</u>	0.68	0.41	0.80	5	43	Levin (1978)
<u>Phlox drummondii drummondii</u>	0.42	0.22	0.54	7	15G	Levin (1977)
<u>Phlox drummondii goldsmithii</u>	0.38	0.15	0.47	7	20G	Levin (1977)
<u>Phlox drummondii tharpaii</u>	0.30	0.08	0.36	6	10G	Levin (1977)
<u>Phlox drummondii glabriflora</u>	0.36	0.17	0.47	5	11G	Levin (1977)
<u>Phlox drummondii littoralis</u>	0.39	0.12	0.46	5	6G	Levin (1977)
<u>Phlox drummondii mcallisteri</u>	0.30	0.07	0.35	6	11G	Levin (1977)
<u>Phlox drummondii</u>	0.12	0.05	0.17	5	9G	Schwagerle et al. (1986)
<u>Phlox roemariana</u>	0.42	0.21	0.54	4	15	Levin (1978)
<u>Polygonum pennsylvanicum</u>	0.67	0.12	0.71	3		Kubetin y Schaal(1979)
<u>Electritis brachystemon</u>	0.954	0.639	0.983	8	10G	Layton y Ganders (1984)
<u>Electritis congesta</u>	0.188	0.150	0.310	8	15G	Layton y Ganders (1984)

cont.pag.sig.

Cont. Tabla 5.11

Espece	F_{is}	F_{st}/G_{st}	F_{it}	N. loci	N. sitios y tipo*	Referencia
<u>Stephanomeria exigua carotifera</u>	0.08	----	----	8	11	Gottlieb (1975)
<u>Stephanomeria exigua coronaria</u>	0.15	----	----	7	1	Gottlieb (1975)
<u>Zea mays</u>	0.01	----	----	8	2	Brown y Allard(1970)
Herbaceas perennes:						
<u>Astragalus linifolius</u>	0.25	0.06	0.29	2	3G	Karron et al (1988)
<u>Astragalus osterhouti</u>	0.06	0.14	0.19	1	3G	Karron et al (1988)
<u>Astragalus pectinatus</u>	0.20	0.04	0.23	2	3G	Karron et al (1988)
<u>Astragalus pattersoni</u>	0.00	0.01	0.01	1	3G	Karron et al (1988)
<u>Cynosurus cristatus</u>	0.013	0.011	0.009	4	3R	Ennos (1985)
<u>Delphinium nelsonii</u>	-0.096	0.069	-0.020	5	26T	Waser (1986)
<u>Desmodium nudiflorum</u>	0.055	0.015	0.049	5	8	Schaal y Smith(1980)
<u>Hansteinia blepharorachis</u>	0.22	----	----	3	1	Linhart et al(1987)
<u>Hordeum jubatum</u>	0.96	----	----	5	3	Babbel y Wain(1977)
<u>Liatris cylindracea</u>	0.407	0.069	0.426	15	66R	Schaal (1975)
<u>Lycopersicon pimpinellifolium</u>	0.46	----	----	8	20	Rick et al(1977)

cont.pag.sig.

Cont. Tabla 5.11

Especie	F _{is}	F _{st} /G _{st}	F _{it}	N. loci	N. sitios y tipo*	Referencia
<u>Lolium perenne</u>	0.04	----	----	3	9	Hayward y Mc Adams (1977)
<u>Phaseolus coccineus</u>	0.247	0.203	0.400	5-6	7G	Coello y Escalante (1989)
<u>Plantago coronopus</u>	0.07	0.11	0.17			Van Delden (1988)
<u>Plantago lanceolata</u>	0.004	0.039	0.035	8	8G	Bos et al (1986)
<u>Plantago lanceolata</u>	0.12	0.04	0.16			Van Delden (1988)
<u>Plantago major</u>	0.79	0.14	0.83			Van Delden (1988)
<u>Razisea spicata</u>	-0.08	----	---	2	1	Linhart et al (1987)
<u>Rudbeckia missouriensis</u>	----	0.118	----	3	9G	King y Schaal (1989)
<u>Sarracenia purpurea</u>	-0.10	0.23	0.15	4-5	11G	Schwaegerle y Schaal (1979)
<u>Silene maritima</u>	0.10	----	---	2	1	Baker et al(1975)

Herbáceas anuales, bianuales y perennes:

	F _{is}	F _{st} /G _{st}	F _{it}
MEDIAS	0.28	0.15	0.36
DESVIACION ESTANDAR	0.32	0.14	0.26
MEDIANA	0.19	0.12	0.31
N.DE DATOS	59	34	33

cont.pag.gig

cont. Tabla 5.11

Espece	F _{is}	F _{st} /G _{st}	F _{it}	N. loci	N. sitios y tipo*	Referencia
Arbustos:						
<u>Acalypha diversifolia</u>	----	0.094	----		3A	Loveless y Hamrick (1987)
<u>Hybanthus prunifolius</u>	----	0.041	----		3A	Loveless y Hamrick (1987)
<u>Lisianthus aurantiacus</u>	-0.207	----	----	5	1	Sytsma y Schaal (1985)
<u>Lisianthus habuensis</u>	-0.111	----	----	1	1	Sytsma y Schaal (1985)
<u>Lisianthus jefensis</u>	0.507	----	----	2	1	Sytsma y Schaal (1985)
<u>Lisianthus pedicularis</u>	0.058	----	----	4	1	Sytsma y Schaal (1985)
<u>Piper amalago</u>	0.124	0.057	0.168	2	8	Heywood y Fleming (1986)
<u>Piper jacquemontianum</u>	0.041	-0.021	0.020	1	2	Heywood y Fleming (1986)
<u>Psychotria horizontalis</u>	----	0.039	----		3A	Loveless y Hamrick (1987)
<u>Rinorea sylvatica</u>	----	0.083	----		3A	Loveless y Hamrick (1987)
<u>Sorocea affinis</u>	----	0.047	----		3A	Loveless y Hamrick (1987)
Arboles:						
<u>Alseis blackiana</u>	----	0.043	----		3A	Loveless y Hamrick (1987)
<u>Astrocarum mexicanum</u> adultos	-0.452	0.043	-0.390	5	4G	este estudio
<u>Astrocarum mexicanum</u> semillas	-0.193	0.009	-0.183	5	4G	este estudio

cont.pag.sig

cont. Tabla 5.11

Espece	F _{is}	F _{st} /G _{st}	F _{it}	N. loci	N. sitios y tipo*	Referencia
<u>Acacia auriculiforme</u>	0.071	0.182	0.240	18	4G	Moran et al(1989b)
<u>Acacia crassicarpa</u>	0.067	0.093	0.153	12-13	4G	Moran et al(1989b)
<u>Acacia mangium</u>	----	0.311	----	18	11G	Moran et al(1989a)
<u>Bertholletia excelsa</u> adultos	-0.207	----	----	2	1	O'Malley et al(1988)
<u>Bertholletia excelsa</u> semillas	0.021	----	----	2	1	O'Malley et al(1988)
<u>Eucalyptus caesia</u>	----	0.315	----			Hamrick (1987)
<u>Eucalyptus obliqua</u> adultos	0.00	----	----	3	4G	Brown et al (1975)
<u>Eucalyptus obliqua</u> semillas	0.123	----	----	3	4G	Brown et al (1975)
<u>Eucalyptus pauciflora</u> adultos	0.01	----	----	7	3	Phillips y Brown(1977)
<u>Eucalyptus pauciflora</u> semillas	0.14	----	----	7	3	Phillips y Brown(1977)
<u>Fagus sylvatica</u>	0.12	0.06	0.18	3	200G	Cuguen et al(1988)
<u>Ficus carica</u>	0.28	----	----	2	4	Valizadeh(1977)
<u>Pithecellobium pedicellare</u> padres	0.040	----	----	4	1	O'Malley y Bawa(1987)
<u>Pithecellobium pedicellare</u> hijos	0.020	----	----	4	1	O'Malley yBawa(1987)

cont.pag.sig -

cont. Tabla 5.11

Especie	F_{is}	F_{st}/G_{st}	F_{it}	N. loci	N. sitios y tipo*	Referencia
<u>Psychotria nervosa</u>	----	0.0058	----	2	3	Dewey y Heywood (1988)
<u>Quararibea asterolepis</u>	----	0.021	----		3A	Loveless y Hamrick (1987)
<u>Swartzia simplex ochracea</u>	----	0.055	----			Hamrick (1987)
<u>Washingtonia filifera</u>	-0.007	0.038	0.017	8	16G	McClenaghan y Beauchamp (1986)
Coníferas:						
<u>Abies balsamea</u>	0.001	0.012	0.013		7	Guries y Ledig (1981)
<u>Abies lasiocarpa</u>	0.06	----	----	3	1	Grant y Mitton (1977)
<u>Abies lasiocarpa adultos</u>	-0.102	----	----	7	2G	Shea (1987)
<u>Abies lasiocarpa semillas</u>	0.073	----	----	7	2G	Shea (1987)
<u>Picea engelmannii</u>	0.07	----	----	3	1	Grant y Mitton (1977)
<u>Picea engelmannii adultos</u>	-0.034	----	----	3-5	2G	Shea (1987)
<u>Picea engelmannii semillas</u>	0.081	----	----	3-5	2G	Shea (1987)
<u>Pinus banksiana</u>	0.10	0.02	0.12		21	Dancik y Yeh (1983)
<u>Pinus contorta</u>	0.02	0.02	0.04		21	Dancik y Yeh (1983)
<u>Pinus contorta</u>	----	0.016	----			Hamrick (1987)

cont. pag. sig

cont. Tabla 5.11

Especie	F _{is}	F _{st} /G _{st}	F _{it}	N. loci	N.sitios y tipo*	Referencia
<u>Pinus monticola</u>	-0.105	----	----	6	1	El-Kassaby et al(1987)
<u>Pinus ponderosa</u>	-0.107	0.041	-0.061	7	6A	Linhart et al(1981)
<u>Pinus ponderosa</u>	0.022	----	----	6	1	Farris y Mitton (1984)
<u>Pinus rigida</u>	0.009	0.034	0.024	21	11G	Guries y Ledig (1982)
<u>Pinus sylvestris</u>	0.11	----	----	3	3	Rudin et al(1974)
<u>Pseudotsuga menziesii</u>	----	0.068	----			Hamrick (1987)

Arbustos, árboles y coníferas:

	F _{is}	F _{st} /G _{st}	F _{it}
MEDIAS	0.01	0.07	0.04
DESVIACION ESTANDAR	0.17	0.08	0.16
MEDIANA	0.02	0.04	0.03
N.DE DATOS	28	25	12

Especie	F _{is}	F _{st} /G _{st}	F _{it}	N. loci	N.sitios y tipo*	Referencia
---------	-----------------	----------------------------------	-----------------	---------	------------------	------------

Helechos y licopodios:

<u>Lycopodium ludicolum</u>	-0.66	-----	-----	5	16	Levin y Crepet (1973)
<u>Polystichum munitum</u>	0.047	0.024	0.074	10	4G+A	Soltis y Soltis (1987)

* Tipo de sitios: T=transecto; A=delimitados arbitrariamente; G=delimitados geograficamente (ver texto).

Capítulo Seis: Tasas de polinización cruzada en Astrocaryum mexicanum.

Dentro de los principales factores que determinan la distribución de los genes y genotipos en un lugar en un momento dado (la estructura genética de una población) están los relacionados al movimiento de los genes y a los tipos de apareamiento (Levin y Kerster, 1974; Apéndice II). Los genes de las plantas se mueven como polen y como semillas. A su vez el polen puede tener dos comportamientos: o fertiliza a la misma planta que lo produjo, fenómeno conocido como autopolinización (geitonogamia si es entre distintas flores de una misma planta), o puede moverse a otras plantas (xenogamia). La probabilidad de que una semilla sea producto de una polinización cruzada o de una autopolinización esta dada por los parámetros t y s , respectivamente, y se considera que $s+t = 1$. Al parámetro t lo llamaremos "tasa de polinización cruzada" (también conocido como "tasa de entrecruzamiento": outcrossing rate) y al parámetro s lo llamaremos tasa de autopolinización (selfing rate).

La importancia de la tasa de polinización cruzada t en la determinación de la estructura genética de las poblaciones es muy grande (Clegg, 1980; Apéndice II). Así se conoce que la t afecta fuertemente a la F en equilibrio: si se tiene una t pequeña, se llega rápidamente a una F alta, aunque no se pierde totalmente la variación y se mantiene indefinidamente una F en el equilibrio (Turner et al., 1982; Apéndice II). Este es un resultado bien conocido de la genética de poblaciones para los llamados "sistemas mixtos" con autopolinización parcial y por lo tanto con fecundación cruzada parcial (Hedrick, 1983), en el equilibrio:

$$t_{eq} = (1-F)/(1+F), \text{ o } F_{eq} = (1-t)/(1+t) \text{ (Haldane, 1924b)}$$

Sin embargo, si el polen o las semillas se mueven poco se generan cruza entre parientes y la F puede ser más alta que la predicha exclusivamente por la t (Hedrick y Cockerham, 1986; Apéndice II).

Usando estas fórmulas en el equilibrio, a partir del índice de fijación F se puede hacer una primera aproximación a la t (Layton y Ganders, 1984), pero esta estimación puede estar fuertemente sesgada si en la población están actuando otras fuerzas evolutivas además de la endogamia por autopolinización. Por ejemplo si se presentan otros tipos de endogamia, la F sugeriría una t muy baja. Si por el contrario esta operando otra fuerza, como selección a favor de algún tipo de heterócigo, la F predeciría una t demasiado alta.

Para resolver estos posibles problemas se han ideado una serie de metodos alternativos, generalmente agrupados bajo el nombre de modelo mixto (Brown et al., 1985; Hedrick, manuscrito). Las suposiciones del modelo mixto son las siguientes :

1.- Dentro de cada madre las clases genóticas de la progenie son independientes, idénticamente distribuidas, y se comportan

como variables aleatorias multinomiales.

- 2.- Los valores de las probabilidades de polinización cruzadas t y las frecuencias alélicas p están uniformemente distribuidos entre las madres.
- 3.- La segregación de alelos en madres heterocigas es estrictamente mendeliana.
- 4.- No hay selección gamética ni selección entre la fertilización y el análisis de las muestras.
- 5.- No se toman en cuenta apareamientos entre parientes ni apareamientos clasificados fenotípicos.

Una de las primeras versiones del modelo mixto consiste en analizar el número de hijos heterocigos de madres homocigas, dado que en ese caso todos los hijos heterocigos tuvieron que ser resultado de una polinización cruzada (Fyfe y Bailey, 1951). De esta manera t = proporción de hijos heterocigos de madres aa/p en el polen, donde p es la frecuencia del alelo que no presenta la madre estudiada (Fyfe y Bailey, 1951; Hedrick, 1983). La Tabla 6.1 muestra como se puede derivar la fórmula anterior. Debido a su sencillez, este método ha sido muy utilizado (Brown y Clegg, 1984), sin embargo presenta la desventaja de que usa muy ineficientemente la información, al considerar solamente datos de madres homocigas y abandonar los datos que podrían aportar las progenes de madres heterocigas (Ritland, 1983).

Para aprovechar esta información se han propuesto algoritmos como el siguiente, que es básicamente una modificación de las ideas presentadas por Brown y Allard (1970). En primer lugar tenemos que definir las matrices S y T , que se muestran, junto con su derivación, en la Tabla 6.2; la matriz S está dada por las probabilidades de que parte de la progenie sea resultado de una autopolinización, y la matriz T por las probabilidades de que parte de la progenie sea resultado de una fecundación cruzada (Tabla 2). Así las probabilidades de la tabla 6.2 se relacionan entre sí de la siguiente manera (Ritland y Jain, 1981,; Ritland, 1983):

$$P_{i,j}(t,p) = (1-t)S_{i,j} + tT_{i,j}(p)$$

Donde $P_{i,j}$ es la matriz que relaciona los efectos tanto de la autofertilización como de la fecundación cruzada en los genotipos de la progenie, dados los genotipos de las madres.

Los algoritmos más primitivos juntan a la progenie de todas las madres con un genotipo, y usando métodos de máxima verosimilitud obtienen que la t de una población será aquella en la que

$$t_{k+1} = \frac{\sum_i \sum_j e_{i,j}(t_k T_{i,j}(p))}{P_{i,j}(t_k, p)}$$

donde $e_{i,j}$ es una matriz de 3×3 donde se presenta a la frecuencia de los hijos con un genotipo (i) producidos por un-

genotipo de madre dado (j) y t_k es el valor de t en la k'ésima iteración.

Si se tienen locus con más de dos alelos, se pueden juntar los alelos más raros o se pueden usar otros algoritmos como los desarrollados por Brown et al (1975) o por Clegg et al. (1978). Los métodos anteriores tienen la desventaja de que suponen que conocemos las frecuencias alélicas del polen y generalmente asumen que estas son iguales a las que presentan las madres, lo cual no es necesariamente cierto (Fripp et al., 1987). Para resolver este problema, Brown y Allard (1970) propusieron un algoritmo que calcula conjuntamente las frecuencias alélicas del polen p y la t. Para esto se dan una t y un p iniciales, aproximadas por otro método, (la p puede ser la de las madres) y entonces se obtiene

$$P_{k+1} = \frac{\sum_i \sum_j e_{i,j} (P_k U_{i,j})}{P_{i,j} (t_k, P_k)}$$

donde U es la matriz

$$U = \begin{matrix} & 1 & 0.5 & 0 \\ = & 0 & 0.5 & 1 \\ & 0 & 0 & 0 \end{matrix}$$

esta p se usa para estimar la t con la fórmula anterior, y este proceso se repite hasta que se alcanzan valores estables (Ritland, 1983).

Un método también muy utilizado consiste en tratar de estimar los genotipos de las madres al mismo tiempo que los parámetros p y t (Brown et al, 1975; Allard et al., 1977). Esto se debe a dos razones:

- Simplifica mucho el trabajo de campo, ya que es muy fácil coleccionar semillas, mientras que coleccionar tejido materno implica equipo que no siempre se tiene y cierta cantidad de trabajo adicional tanto de campo como de laboratorio (Hamrick y Loveless, 1986).
- La expresión de muchas enzimas cambia durante el desarrollo de la planta, por lo que muchos genes no se expresan en las madres o en los hijos, y por lo tanto no se pueden comparar (Gan et al, 1981).

Para estimar los genotipos maternos, el algoritmo de Brown y Allard (1970) requiere que primero se tengan estimaciones preliminares de la t y p. Para estimar la probabilidad de cierto genotipo materno se puede utilizar la siguiente expresión:

$$L(i,j) = f_{j,k} \prod_i P_{i,j}(t_k, P_k)^{N_{i,1}}$$

donde $f_{j,k}$ es la j-ésima frecuencia genotípica materna en la iteración k y $N_{i,1}$ es el conjunto de hijos de genotipo i de la familia 1 (Ritland, 1983). El procedimiento más eficiente

consiste en tomar como el genotipo de la madre de la familia l a la j que maximiza $L(i, j)$ y usarlo para iterar en las dos fórmulas anteriores juntando a las familias con igual genotipo (Ritland y Jain, 1981).

Los modelos anteriores son para datos de un solo locus, y por lo tanto no hacen un uso eficiente de toda la información que se puede tener disponible, ya que con varios loci, si uno no detecta un evento de polinización cruzada, probablemente otros lo hagan (Shaw y Allard, 1981; Shaw et al, 1981). Estos modelos por lo general presentan menor varianza que la media de estimadores de un solo locus (Ritland, 1983). Se han propuesto varios algoritmos multiloci; uno de los más utilizados es el de Ritland y Jain (1981) que se deriva directamente del de Brown y Allard (1970), ampliado para n loci. Simplemente usa el llamado producto de Kronecker (cada valor por toda la matriz anterior, ver Coello y Escalante, 1989) de las matrices S y T para cada loci, que por lo tanto generan unas nuevas matrices S_m y T_m que tendrán dimensiones 3^n donde n es el número de loci. Posteriormente se pueden usar versiones para estos casos de las fórmulas mencionadas anteriormente.

Estos métodos multiloci son mucho menos afectados por violaciones a los supuestos del modelo mixto que los métodos de un solo locus. Ritland y Jain (1981) nos muestran que su algoritmo multilocus es bastante resistente a violaciones de los supuestos en relación a la selección y a los apareamientos al azar. Si existe selección a favor de heterocigos o apareamiento clasificado negativo (entre individuos de genotipo distinto), las estimaciones tenderán a dar valores de t más altos de lo real; si se aparean preferencialmente entre individuos genéticamente parecidos (apareamiento clasificado positivo) la t estimada va a ser menor a la real. Sin embargo los efectos son minimizados al usar unos 5 o más loci distintos.

Para probar si se cumplen estos supuestos se pueden tratar de estimar los hijos predichos según el modelo y comparar con los observados con una Chi-cuadrada (Ritland, 1983), o utilizar una prueba generada a partir de la distribución de Poisson como la propuesta por Smyth y Hamrick (1984), en la que se obtiene la media y la varianza del número de hijos heterocigos de madres homocigas; si resulta que la varianza es significativamente mayor que la media, se considera que los apareamientos no son al azar.

También se han propuesto modelos alternos al mixto, como el de apareamientos correlacionados de Schoen y Clegg (1984, 1986) en el que todas o la mayoría las semillas producidas por una madre provienen del polen de una sola planta, pero en realidad la mayor parte de las plantas se encuentran en un punto intermedio entre la panmixia y la polinización por un solo padre.

Otros puntos importantes en relación a la t son los siguientes:

1) Número de individuos a ensayar. Para tener una certidumbre del 95% en la estimación del genotipo materno Brown y Allard

(1970) demuestran que se requiere analizar, para tasas bajas de polinización cruzada de alrededor de 0.1, de solo 2 a 3 hijos por madre, mientras que entre más alta sea la tasa de polinización cruzada se requieren cada vez más individuos. Recomiendan usar en general entre 200 y 300 individuos en total, y unas 30 familias en promedio. Aconsejan que nunca se deben de usar menos de 5 familias.

2) Número de loci a ensayar. Este debe de depender de la t . Shaw y Brown (1982) demostraron que con 1 locus sería suficiente si la t es menor de 0.6, aunque es conveniente ensayar más dado que en un solo gene se podrían tener errores si se viola algún supuesto del modelo mixto. Generalmente se considera 4 loci son más que suficientes para todos los casos, siempre y cuando los alelos en cada uno de ellos tengan frecuencias intermedias (Ritland, 1983).

3) Estimación de la t en plantas autoincompatibles. A pesar de que se sepa por métodos ecológicos que la planta es autoincompatible (por ejemplo a partir de datos generados por polinizaciones controladas), tiene sentido estimar la tasa de polinización cruzada, dado que esta tasa es un estimador de la endogamia efectiva, (recordemos que $s = 1 - t$) ya sea por autopolinización o por otras fuentes (Ritland, 1983; Pérez de la Vega y Allard, 1984). Si la planta es incompatible pero obtenemos una t menor de 1 quiere decir que existe cierto grado de endogamia, generada porque se están cruzando entre parientes. La magnitud de ésta endogamia puede ser explorada con los métodos propuestos por Hedrick y Cockerham (1986) y por Ritland (1989a).

4) Estimadores de la tasa de polinización cruzada t mayores de uno. Claramente estos no tienen sentido biológico, por lo que muchos algoritmos los redondean automáticamente a 1, pero se pueden llegar a estimar por varias razones (Brown et al, 1985): a) Por azar, si la t real es muy alta. b) Por abundancia de apareamientos clasificados negativos, como es el caso de las plantas heterostilicas. c) Por selección a favor de los heterocigos.

5) Estimadores heterogéneos para distintos loci. A pesar de que es algo común que suceda, es difícil de interpretar. Pude deberse a errores de muestreo, a selección natural para uno de los loci, o a patrones de herencia no mendelianos para algunos loci (Brown et al., 1985; O'Malley y Bawa, 1987).

6) Heterogenidad en la t entre sitios o entre años. Es difícil de demostrar estadísticamente que la t varía en el espacio o en el tiempo, porque las varianzas asociadas a la estimación de t son generalmente altas. Sin embargo este fenómeno se ha descrito en varias especies (Schemske y Lande, 1985; Escalante y Coello, 1989), especialmente en las que presentan sistemas mixtos con t intermedias y son polinizadas por animales que dependen de las condiciones del tiempo local.

En éste capítulo reporto la tasa de polinización cruzada t de *Astrocyum mexicanum* en Los Tuxtlas, Veracruz, para tres años en un sitio (B, ver Capítulo 2) y en un año en otros tres sitios,

usando para ello cinco enzimas polimórficas.

MATERIAL Y METODOS

Las colectas de semillas de *Astrocaryum mexicanum* se realizaron en la Estación de biología tropical Los Tuxtlas, en los sitios descritos en el Capítulo 2, más una franja de 10 m de ancho a cada lado (o sea en parcelas de 40 x 50 m), excepto para 1988, donde se usó una franja de 15 m (o sea una parcela de 50 x 60 m). En 1985 y 1988 sólo se colectó en el sitio B, el 12 y el 30 de septiembre, respectivamente, mientras que en 1987 se colectó de los sitios A, B, C y CC, entre el 15 y 18 de septiembre. Se colectaron cuando menos 10 semillas viables de una sola inflorescencia, por individuo que se hubiera reproducido ese año.

Posteriormente en la ciudad de México se realizaron electroforesis en almidón con los métodos y para las enzimas descritas en los capítulos anteriores y en el Apéndice I. En 1985 se analizaron sólo dos loci (LAP y 6-PGD), mientras que en los otros dos años se analizaron 5 loci (MDH, 6-PGD, ADH, LAP y PGI).

El análisis de los resultados de las electroforesis se hizo con el algoritmo de Ritland y Jain (1981), tanto para estimar las tasas de polinización cruzada t por locus como para su estimación multiloci, usando para esto un programa para computadora suministrado por K. Ritland. Para estimar los errores estándar se utilizó un método de bootstrap que incluye el mismo programa de Ritland, usando 100 iteraciones. Las violaciones al modelo mixto se estudiaron con el método de Ritland (1983) comparando con una Chi-cuadrada las proporciones de genotipos en la progenie observadas por locus con las esperadas según el modelo, donde se tiene 1 grado de libertad para 2 alelos y aproximadamente 9 grados de libertad para 3 alelos (El-Kassaby y Ritland, 1986). Este análisis se realizó también con el programa facilitado por K. Ritland.

RESULTADOS

En total se analizaron 379 familias diferentes (semillas producidas por una madre) y 2125 semillas. Las tasas de polinización cruzada t por locus, sitio y año, sus errores estándar (basado en un método de bootstrap usando 100 iteraciones) y los tamaños de muestra utilizados para estimarlas (madres/semillas) se muestran en la Tabla 6.3. El valor por locus varía entre 0.539 (Sitio C, 1987, 6-PGD) a 1.388 (Sitio B, 1988, PGI). La media por locus para las 5 enzimas y los cuatro sitios en 1987 fue 1.030 y usando los 3 años fue de 1.040. La distribución de los estimadores por locus en 1987 y en los tres años se muestran en las Figs. 6.1 y 6.2, respectivamente.

Se estimó la tasa de polinización cruzada multiloci con el método de Ritland y Jain (1981), y estas estimaciones para cada sitio/año las mostramos en la Tabla 6.3. Estas tasas de polinización cruzada multiloci van desde 0.933 (Sitio B, 1985) a

1.050 (Sitio B, 1987), con una media de 1.011 para 1987 y de 0.997 usando los tres años. En ningún caso parece ser distinta la tasa de fecundación cruzada a 1, según una aproximación normal al intervalo de confianza al 95%, $= E.E. \times 1.96$, (Richardson et al., 1986; O'Malley et al., 1988).

La variación en los estimadores multiloci de la tasa de polinización cruzada por sitio como función de la densidad de individuos reproductivos por metro cuadrado que hubo en ese sitio en ese año, se muestra en la figura 6.3. El intervalo de confianza al 95% sugiere que ninguna t multiloci es significativamente distinta a 1.

Para estudiar las violaciones a los supuestos del modelo mixto, usamos el método de Ritland (1983), que presentamos en la Tabla 6.4 para cada año/sitio. En 13 de las 27 estimaciones por locus, el valor de Chi-cuadrada es grande ($P < 0.01$) lo que sugiere violaciones al modelo mixto. Dentro de estas violaciones podrían estar el que los donadores de polen no fueran una muestra aleatoria del total de los adultos, que los padres de una familia dada fueran una muestra pequeña del total de individuos reproductivos en una población, distorsiones en la segregación de algunos genes, selección natural entre el paso de óvulos fecundados a semillas o apareamiento clasificado negativo.

DISCUSION

A partir de datos sobre la biología reproductiva de *A. mexicanum*, Búrquez et al. (1987; ver también el Capítulo Dos de esta tesis) predicen que la tasa de polinización cruzada de esta palma debe de ser alta. Esta predicción se basa en 3 características de la especie: 1) la separación espacial de los sexos dentro de una inflorescencia, 2) la separación temporal de los sexos dentro de una inflorescencia, el primer día abren sincrónicamente todas las flores femeninas, y hasta el segundo día, cuando la mayor parte de las flores femeninas ya está polinizadas y presentan una baja receptividad, todas las flores masculinas simultáneamente liberan el polen, 3) la menor fecundidad que mostraron autopolinizaciones controladas, que produjeron en promedio sólo un 23.5% de frutos si consideramos como el 100% que los que produjeron las polinizaciones cruzadas. Usando este último dato como una aproximación a la t , tal como han hecho algunos autores (ver por ejemplo Cuguen et al., 1989), se esperaría una t para *A. mexicanum* de alrededor de 0.77 o mayor.

Datos en relación al movimiento de análogos de polen (Búrquez no publicado) sugieren que el polen se mueve mucho entre individuos. Si el polen viaja grandes distancias se reducen las probabilidades de endogamia por cruza entre parientes (O'Malley y Bawa, 1987). Estas consideraciones apoyan la idea de estimadores de la tasa de polinización cruzada cercanos a 1 en *A. mexicanum*, debido a que, como ya mencionamos, la endogamia puede producir estimadores bajos de la tasa de polinización cruzada (Ritland, 1989a).

A partir de la fórmula de la t en equilibrio ($t_{eq} = 1 - F/(1+F)$), podemos obtener un estimador de t . Los índices de fijación F estimados para *A. mexicanum* (Capítulo 5) fueron en promedio negativos tanto para padres como hijos, sugiriendo valores de t iguales o mayores de 1 (usando el promedio de F en la fórmula de equilibrio obtenemos una t esperada de 1.30). La figura 6.4 muestra para cada enzima por sitio por año el índice de fijación F como función de la tasa de polización cruzada. La línea continua representa la relación en el equilibrio. En la mayor parte de los casos se encuentran las enzimas por abajo de ésta relación, lo que indica que existen en la población más heterocigos de los esperados por el sistema reproductivo.

La estimación de la tasa de fecundación cruzada t para *A. mexicanum* usando el "modelo mixto" confirma las predicciones de la biología floral y de la estructura genética observada en la población. La t no parece ser estadísticamente distinta de 1, lo que indica poca o nula autopolinización y poca endogamia.

En las estimaciones de t para un sólo loci encontramos una gran variación entre enzimas y entre sitios (rango 0.539 a 1.388, media 1.040). Esta gran variación se ha reportado en la mayor parte de los estudios en los que se ha estimado la t para varias enzimas y sitios, y es uno de los problemas que se tratan de resolver al utilizar algoritmos multiloci (Shaw y Allard, 1981; Shaw et al., 1981; Smyth y Hamrick, 1984; Brown et al, 1985; O'Malley y Bawa, 1987). Para *Astrocaryum mexicanum* podemos decir que los estimadores multiloci son robustos y consistentes entre sitios y años, y que la inspección de los intervalos de confianza sugiere que nunca son estadísticamente distintos de 1. Las diferencias entre enzimas, sitios y/o años parecen deberse más bien a que son valores distribuidos aleatoriamente alrededor de una media. Esta idea se refuerza al no observarse patrones en relación a la densidad de individuos total o adultos por sitio. Con respecto a los datos de 1987, parece que existe un patrón de menores tasas de polinización cruzada en densidades de individuos reproductivos intermedias, pero solo es una sugerencia ya que no es significativamente distinta de 1 ninguna estimación de la tasa de polinización cruzada.

Las pruebas de Chi-cuadrada para las desviaciones con respecto a lo esperado según el modelo multiloci de Ritland y Jain (1981) sugieren que se está violando alguno o varios de los supuestos de el modelo mixto. Estas violaciones han sido reportadas en la mayor parte de los estudios de tasas de polinización cruzada en las que específicamente se han buscado (Smyth y Hamrick, 1984; O'Malley y Bawa, 1987; O'Malley et al, 1988), lo cual es lógico dado lo restrictivo del modelo (Brown et al, 1985). Por ejemplo, para el árbol tropical *Phitecellobium pedicellare* de 4 enzimas estudiadas, en 2 se encontraron violaciones (O'Malley y Bawa, 1987). Para *Bartholletia excelsa*, de dos enzimas utilizadas se encontraron fuertes violaciones al modelo mixto en una (O'Malley et al, 1988). En *A. mexicanum* el patrón que se encontró es similar; en 13 de 27 estimaciones se encontraron aparentes violaciones al modelo mixto. Conviene comentar que un problema de ésta prueba estadística es que los

grados de libertad son sólo aproximados (El-Kassaby y Ritland, 1986). En Astrocaryum mexicanum las posibles violaciones al modelo mixto pueden deberse a varias causas.

- 1) La frecuencia alélica p en el polen puede estar sesgada, dado que los padres no son una muestra aleatoria del total de los adultos, y seguramente existen algunos árboles que dejan más hijos que otros, como sucede en Eucalyptus regnans (Fripp et al, 1987).
- 2) Posiblemente existen cierto grado de apareamiento correlacionados, esto es, que los padres (donadores de polen) de una inflorescencia dada son solo una muestra relativamente pequeña del total de individuos reproductivos en una población (Schoen y Clegg, 1984, 1986).
- 3) Posibles distorsiones en la segregación de ciertos genes, que el análisis de las cruces no pudo detectar (ver Capítulo Tres), pero que tal vez se podrían demostrar con muestras más grandes (Ellstrand y Devlin, 1989).
- 4) La existencia de F negativas en las semillas podría indicar otra violación, la existencia de selección en el paso de óvulos fecundados a semillas.
- 5) Es posible que exista cierto grado de apareamiento clasificado negativo, o sea que las plantas "prefieran" como donadoras de polen a las plantas (o al polen) con los genotipos más distintos a ellas (Hartl y Clark, 1989; Apéndice II).

Generalmente no se considera muy grave que no se cumpla estrictamente el modelo (Brown et al, 1985), dado que el modelo de Ritland y Jain (1981) es realmente muy robusto, especialmente si se usan 4 o más enzimas distintas como ya lo discutimos en relación a la Figura 6.1. Para el caso de A. mexicanum la violación para los apareamientos correlacionados no afecta fuertemente, pues si se usa el modelo mixto para familias de uno o pocos padres, la t obtenida subestima la t real (Schoen y Clegg, 1984). Por otra parte el exceso de heterocigos que presenta A. mexicanum hace que se sobreestime ligeramente la t (Ritland y Jain, 1981).

Una revisión de la literatura de los valores para la tasa de polinización cruzada estimados con métodos genéticos se presentan en la Tabla 6.5 y en las Figuras 6.5a y b. Solo use datos de estudios en los que se consideraran datos de 5 o más progenitores. Para la Figura 6.5 utilicé la mitad entre el valor máximo y el mínimo si existían varios datos para una especie. Se encontraron un total de 104 estimaciones para 90 especies. Los datos se dividieron en dos categorías: hierbas por un lado, y árboles y arbustos por el otro. Para árboles y arbustos las tasas de entrecruzamiento son significativamente más altas que en las hierbas (t media árboles y arbustos = 0.88, t media hierbas = 0.42, Mann-Whitney $T=242$, $z=5.50$, $P<0.001$, Tabla 6.5, Fig. 6.5). Por ejemplo, en Eucalyptus spp. se ha reportado un rango de entre 0.69 a 0.86 (Brown et al., 1985) y en coníferas de entre 0.89 a

0.98 (Schemske y Lande, 1985; ver también la Tabla 6.5). Mientras que en hierbas (Fig. 6.5 a) tenemos todo el rango de valores de t , aunque la moda más importante se registra entre valores de 0.0 y 0.1, pues gran cantidad de hierbas se autofertilización de manera casi exclusiva.

Para los árboles tropicales se ha especulado mucho sobre los valores promedio de las tasas de polinización cruzada. Tenemos desde las hipótesis especulativas de Federov (1966) que trataba de explicar el elevado número de especies de árboles tropicales como producto de gran cantidad de fenómenos de especiación, generados a su vez por flujo genico restringido debido a la autopolinización; hasta las sugerencia de muy alta polinización cruzada y movimiento de polen de Ashton (1969).

El primer estudio publicado sobre la tasa de polinización cruzada en un árbol tropical fue el realizado por O'Malley y Bawa (1987) en Pithecellobium pedicellare en el que obtuvieron una t multilocus de 0.951, posiblemente menor que 1, usando 4 loci electroforéticos y 38 padres. En el árbol tropical de la nuez del Brasil, Bertholletia excelsa, O'Malley et al. (1988) reportan una t multilocus de 0.85 para dos locus, con datos de 29 padres. Datos preliminares para Psychotria faxlucens en Los Tuxtlas, Ver. sugieren una t de entre 0.8 a 1 (Pérez et al., no publicado). Apparently los árboles tropicales se comportan de manera muy parecida al resto de los árboles, como sugiere la comparación de estos datos con la Figura 6.5b. Sólo existen estimaciones para un arbusto tropical, Piper amalago, en Santa Rosa, Costa Rica, en el que usando una enzima (PGI), Heywood y Fleming (1986) estimaron una t promedio de 0.578 para 5 sitios (rango 0.421 a 0.742).

Se ha sugerido que posiblemente en los árboles la mutación sea muy importante, debido a que sus grandes longevidades y arquitecturas permiten que se acumulen en gran número de mutaciones en los meristemas, que eventualmente pueden llegar a reproducirse (Ledig, 1986). Así la polinización cruzada (t cercanas a 1) parecen ser un mecanismo para reducir esta "carga mutacional" en la progenie, dado que al evitar la autopolinización, se minimiza la probabilidad de que se expresen estos mutantes que la mayoría de las veces son deletéreos y recesivos (Ledig, 1986). En hierbas no se acumularían tanto las mutaciones somáticas, dado que sus grandes fecundidades les darían el mecanismo para eliminar cada año a buena parte de los mutantes deletéreos y recesivos, debido a que durante la reproducción se forman individuos homocigos para estos genes y a que buena parte de dichos individuos van a ser eliminados por selección natural (selección "purificadora", Kimura, 1983). Así las tasas de fecundación cruzada tan altas que presentan los árboles ayudan a explicar, cuando menos en parte, la gran cantidad de variación que se encuentra en las poblaciones y los bajos niveles de diferenciación entre poblaciones (Ledig 1986; Loveless y Hamrick, 1987; Buckley et al, 1988).

Tabla 6.1. Proporciones de genotipos en los hijos obtenidos de madres homocigas A_1A_1 .

Frecuencia de apareamiento	Genotipos de la progenie	
	A_1A_1	A_1A_j
s (auto)	s	----
t (cruzada)	tp_i	tp_j
1.0	$s+tp_i$	tp_j

por lo tanto $A_1A_j = tp_j$

y despejando $t = A_1A_j / P_j$

Tabla 6.2. Probabilidades condicionales de que una madre dada tenga cierto tipo de descendencia, dadas cierta frecuencia alélica p y cierta tasa de fecundación cruzada t .

	Genotipo Madre		
	AA	Aa	aa
Probabilidades, dado un genotipo materno, de genotipo de un hijo	AA $s + tp$	Aa $s/4 + tp/2$	aa 0
	Aa tq	$s/2 + t/2$	tp
	aa 0	$s/4 + tq/2$	$s + tq$

Esta matriz se puede separar en dos matrices, una para las probabilidades de eventos de autopolinización S , que incluye todos los elementos multiplicados por s y otra matriz para los eventos de polinización cruzada T , que está formada por los elementos multiplicados por t .

$$S = \begin{bmatrix} 1 & 1/4 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \\ 0 & 1/4 & 1 \end{bmatrix}$$

$$T = \begin{bmatrix} p & p/2 & 0 \\ q & 1/2 & p \\ 0 & q/2 & q \end{bmatrix}$$

Tabla 6.3. Tasas de polinización cruzada, errores estandar y tamaños de muestras para 3 años y 4 poblaciones de *A. mexicanum*, en Los Tuxtlas, Ver. \bar{X} es la media de los estimadores por locus, \bar{X} mult es la estimación multiloci.

AÑO	SITIO	ENZIMAS						
		MDH	6-PGD	PGI	ADH	LAP	\bar{X}	\bar{X} MULT
1985	B		0.942			1.086	0.956	0.933
	Error estandar		(.113)			(.076)	(.090)	(.089)
	N madres,N hijos		19,136			60,382	19,136	19,136
1987	A	1.105	0.806	1.181	1.091	1.179	1.077	1.050
	Error estandar	(.099)	(.190)	(.130)	(.101)	(.084)	(.033)	(.034)
	N madres,N hijos	81,413	81,376	81,419	81,420	81,431	81,445	81,445
1987	B	1.040	1.212	1.363	0.910	1.160	1.078	0.992
	Error estandar	(.141)	(.058)	(.107)	(.163)	(.085)	(.020)	(.020)
	N madres,N hijos	72,377	72,328	72,379	72,350	72,371	72,395	72,395
1987	C	0.833	0.539	0.811	1.196	1.036	1.070	1.018
	Error estandar	(.241)	(.398)	(.284)	(.098)	(.074)	(.033)	(.032)
	N madres,N hijos	42,229	42,154	42,210	42,233	42,235	42,246	42,246
1987	CC	0.558	1.311	1.263	0.893	1.110	1.068	0.985
	Error estandar	(.134)	(.105)	(.119)	(.172)	(.080)	(.034)	(.033)
	N madres,N hijos	45,257	45,245	45,261	45,258	45,261	45,275	45,275
1988	B	1.145	0.92	1.388	0.971	1.043	1.045	1.007
	Error estandar	(.101)	(.104)	(.149)	(.087)	(.077)	(.027)	(.027)
	N madres,N hijos	79,382	79,382	79,382	79,382	79,382	79,382	79,382

Tabla 6.4. Valores de Chi-cuadrada para las desviaciones de los datos con respecto a lo esperado según el modelo para la estimación multiloci de la tasa de polinización cruzada de Ritland y Jain (1981), a partir del método de Ritland (1983) para *Astrocarium mexicanum* en Los Tuxtlas, Ver. Grados de libertad estimados según El-Kassaby y Ritland (1986).

AÑO	SITIO	ENZIMA	Xi cuadrada	G.L.
1985	B	6-PGD	1.26	1
1985	B	LAP	3.90	1
1987	A	MDH	4.23	1
1987	A	6-PGD	3.60	1
1987	A	PGI	8.23*	1
1987	A	ADH	6.24	1
1987	A	LAP	31.48*	9
1987	B	MDH	7.07*	1
1987	B	6-PGD	4.05	1
1987	B	PGI	3.19	1
1987	B	ADH	18.39*	1
1987	B	LAP	45.72*	9
1987	C	MDH	6.98*	1
1987	C	6-PGD	8.58*	1
1987	C	PGI	2.31	1
1987	C	ADH	5.84	1
1987	C	LAP	17.69	9
1987	CC	MDH	17.53*	1
1987	CC	6-PGD	4.66	1
1987	CC	PGI	7.41*	1
1987	CC	ADH	13.15*	1
1987	CC	LAP	45.13*	9
1988	B	MDH	5.54	1
1988	B	6-PGD	4.09	1
1988	B	PGI	4.30	1
1988	B	ADH	14.87*	1
1988	B	LAP	36.96*	9

* $P < 0.01$

Tabla 6.5. Especies en las que se ha estimado la tasa de polinización cruzada *t* y forma de vida (ver texto).

Especie	<i>t</i>	Referencia
Hierbas:		
<u>Avena barbata</u>	0.045	Marshall y Allard 1970a.
<u>Avena barbata</u>	0.013	Hamrick y Allard 1972.
<u>Avena barbata</u>	0.020	Allard et al. 1972.
<u>Avena fatua</u>	0.04	Imam y Allard 1965.
<u>Avena fatua</u>	0.01	Clegg 1972.
<u>Avena sterilis</u>	0.04	Jain 1975.
<u>Bidens amplexans</u>	0.664	Sun y Ganders 1988.
<u>Bidens forbesii</u>	0.612	Sun y Ganders 1988.
<u>Bidens cervicata</u>	0.608	Sun y Ganders 1988.
<u>Bidens hawaiiensis</u>	0.634	Sun y Ganders 1988.
<u>Bidens menziesii</u>	0.619	Sun y Ganders 1988.
<u>Bidens pilosa</u>	0.068	Sun 1989.
<u>Bidens s. confusa</u>	0.881	Sun y Sanders 1988.
<u>Bidens s. sandivensis</u>	0.627	Sun y Ganders 1988.
<u>Bidens torta</u>	0.615	Sun y Ganders 1988.
<u>Borrichia frutescens</u>	1.13	Antlfinger 1982.
<u>Bromus mollis</u>	0.096	Brown et al. 1974.
<u>Carduus nutans</u>	1.11	Smyth y Hamrick 1984.
<u>Clarkia exilis</u>	0.52	Schemske y Lande 1985.
<u>Clarkia temblorensis</u>	0.55	Schemske y Lande 1985.
<u>Clarkia unguiculata</u>	0.96	Schemske y Lande 1985.
<u>Collinsia heterophylla</u>	0.93	Schemske y Lande 1985.
<u>Collinsia sparsiflora</u>	0.42	Schemske y Lande 1985.
<u>Cynosurus cristatus</u>	0.98	Ennos 1985.
<u>Eichornia paniculata</u>		
morfo pin	0.90	Brown et al. 1985.
morfo intermedio	0.93	Brown et al. 1985.
morfo thrum	0.84	Brown et al. 1985.
promedio 9 poblaciones	0.66	Glover y Barrett 1986.
<u>Elymus canadensis</u>	0.07	Sanders y Hamrick 1980.
<u>Festuca mycrostachys</u>	0.0001	Schemske y Lande 1985.
<u>Festuca mycrostachys</u>	0.005	Adams y Allard 1982.
<u>Gilia achilleifolia</u>	0.57	Schoen 1982.
<u>Hordeum jubatum</u>	0.013	Brown 1979.
<u>Hordeum spontaneum</u>	0.015	Brown et al. 1978.
<u>Hordeum vulgare</u>	0.009	Khaler et al. 1975.
<u>Helianthus annuus</u>	0.75	Ellstrand et al. 1978.
<u>Impatiens capensis</u>		
(flores casmógamas)	0.496	Waller y Knight 1989.
<u>Ipomoeae hederacea</u>	0.07	Ennos 1981.
<u>Ipomoea purpurea</u>	0.70	Ennos 1981.
<u>Ipomoea purpurea</u>	0.654	Brown y Clegg 1984.
<u>Ipomoea purpurea</u>	0.707	Schoen y Clegg 1985.
<u>Limnanthes alba</u>	0.78	Jain 1978.
<u>Limnanthes alba</u>	0.80	Ritland y Jain 1981.

cont. pag. sig

cont.Tabla 6.5

Espece	t	Referencia
<u>Lolium multiflorum</u>	0.82	Schemske y Lande 1985.
<u>Lupinus affinis</u>	0.35	Harding et al. 1974.
<u>Lupinus bicolor</u>	0.04	Harding et al. 1974.
<u>Lupinus nanus</u>	0.45	Harding et al. 1974.
<u>Lupinus pachylobus</u>	0.00	Harding et al. 1974.
<u>Lupinus pilosus</u>	0.30	Schemske y Lande 1985.
<u>Lupinus succulentus</u>	0.46	Schemske y Lande 1985.
<u>Lycopersicon</u>		
<u>pimpinellifolium</u>	0.14	Rick et al. 1977.
<u>Medicago polymorpha</u>	0.082	Jain 1975.
<u>Oenothera organensis</u>	1.00	Levin et al. 1979.
<u>Papaver dubium</u>	0.25	Schemske y Lande 1985.
<u>Phaseolus coccineus</u>	0.65	Coello y Escalante 1989.
<u>Phaseolus vulgaris</u>	0.24	Coello y Escalante 1989.
<u>Phlox cuspidata</u>	0.22	Levin 1978.
<u>Mimulus guttatus</u>	0.52	Ritland y Ganders 1987.
<u>Plectritis brachystemon</u>	0.01	Ganders et al. 1977.
<u>Plectritis congesta</u>	0.66	Ganders et al. 1977.
<u>Senecio vulgaris</u>	0.03	Marshall y Abbot 1982.
<u>Spergularia marina</u>	0.015	Schemske y Lande 1985.
<u>Spergularia media</u>	0.12	Schemske y Lande 1985.
<u>Stylosanthes scabra</u>	0.018	Schemske y Lande 1985.
<u>Trifolium subterraneum</u>	0.0015	Schemske y Lande 1985.
<u>Triticum hirtum</u>	0.045	Jain 1975.
<u>Triticum speltoides</u>	0.85	Schemske y Lande 1985.
<u>Turnera ulmifolia</u>	0.19	Barrett y Shore 1987.
<u>Zea mays</u>	0.99	Brown y Allard 1970.

Hierbas:

MEDIA	0.42
DESVIACION ESTADAR	0.35
MEDIANA	0.45
N	59

Espece	t	Referencia
--------	---	------------

Arboles y arbustos:

<u>Abies lasiocarpa</u>	0.89	Shea 1987.
<u>Acacia crassicarpa</u>	0.96	Moran et al. 1989.
<u>Acacia auriculiformis</u>	0.93	Moran et al. 1989.
<u>Astrocaryum mexicanum</u>	0.998	Este trabajo.
<u>Banksia attenuata</u>	1.11	Scott 1980.
<u>Banksia menziesii</u>	1.04	Scott 1980.
<u>Bertholletia excelsa</u>	0.849	O'Malley et al. 1988.
<u>Eucalyptus citriodora</u>	0.86	Yeh et al. 1983.

cont.pag.sig.

cont.Tabla 6.5

Espece	t	Referencia
<u>Eucalyptus delegatensis</u>	0.79	Moran y Brown 1980.
<u>Eucalyptus grandis</u>	0.84	Brown et al. 1985.
<u>Eucalyptus kitsonia</u>	0.77	Fripp 1982.
<u>Eucalyptus obliqua</u>	0.76	Brown et al. 1975.
<u>Eucalyptus pauciflora</u>	0.70	Phillips y Brown 1977.
<u>Eucalyptus regnans</u>	0.69	Brown et al. 1985.
<u>Eucalyptus regnans</u>	0.55	Fripp et al. 1988.
<u>Eucalyptus saligna</u>	0.77	Brown et al. 1985.
<u>Eucalyptus stellulata</u>	0.77	Brown et al. 1985.
<u>Eucalyptus stoatei</u>	0.82	Hopper y Moran 1981.
<u>Psychotria faxlucens</u>		
morfo pin	0.994	Pérez no publicado.
morfo thrum	0.952	Pérez no publicado.
<u>Picea abies</u>	0.89	Lundquist 1979.
<u>Picea engelmanni</u>	0.87	Shea 1987.
<u>Pinus elliotii</u>	0.94	Schemske y Lande 1985.
<u>Pinus mariana</u>	0.95	Yeh et al. 1989.
<u>Pinus monticola</u>	0.977	El-Kassaby et al. 1987.
<u>Pinus ponderosa</u>	0.958	Mitton et al. 1977.
<u>Pinus ponderosa</u>	0.905	Farris y Mitton 1984.
<u>Pinus radiata</u>	0.98	Schemske y Lande 1985.
<u>Pinus rigida</u>	0.95	Guries y Ledig 1982.
<u>Pinus sylvestris</u>	0.93	Brown 1979.
<u>Piper amalago</u>	0.578	Heywood y Fleming 1986.
<u>Pithecellobium pedicellare</u>	0.951	O'Malley y Bawa 1987.
<u>Pseudotsuga menziesii</u>	0.93	Shaw y Allard 1981.

Arboles y arbustos:		
MEDIA	0.88	
DESVIACION ESTADAR	0.12	
MEDIANA	0.91	
N	30	

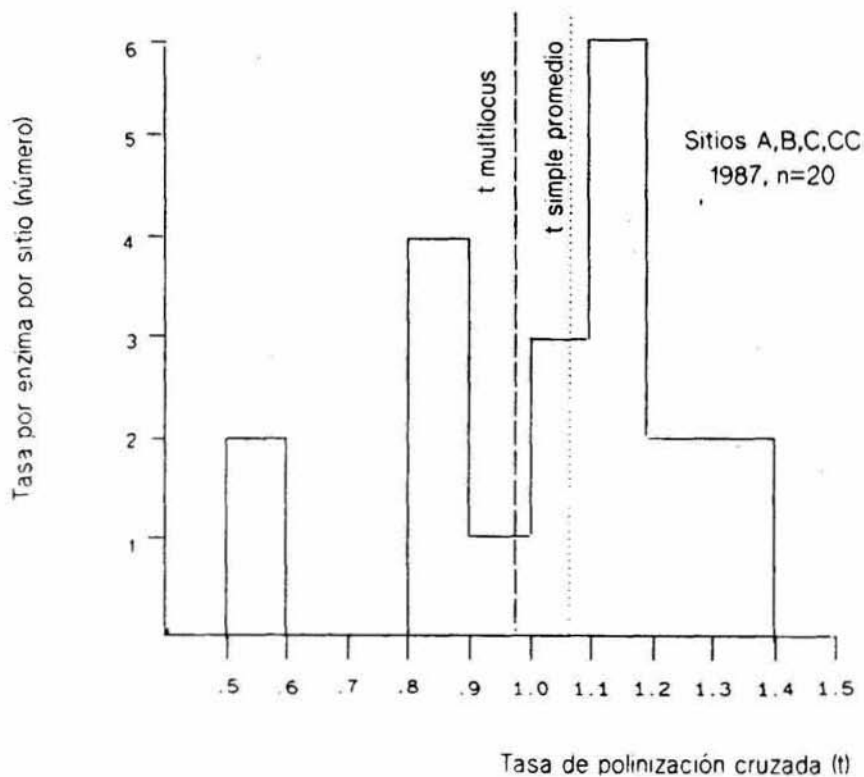


Figura 6.1. Distribución de las tasas de polinización cruzada t por locus por sitio en *Astrocaryum mexicanum*, en Los Tuxtlas, Ver. para 1987. Se muestra la media por locus y la media de la estimación multiloci.

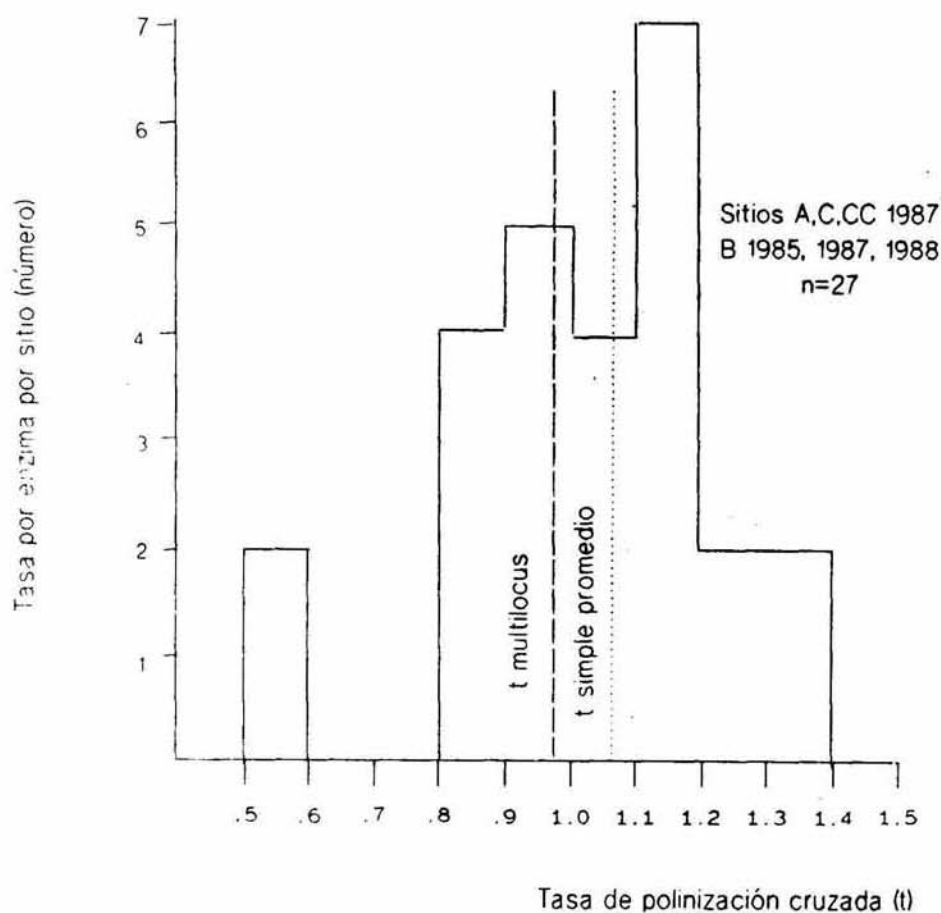


Figura 6.2. Distribución de las tasas de polinización cruzada t por locus por sitio para 1985, 1987 y 1988 en Astrocarylum mexicanum en Los Tuxtlas, Ver. Se muestra la media por locus y la media de la estimación multiloci.

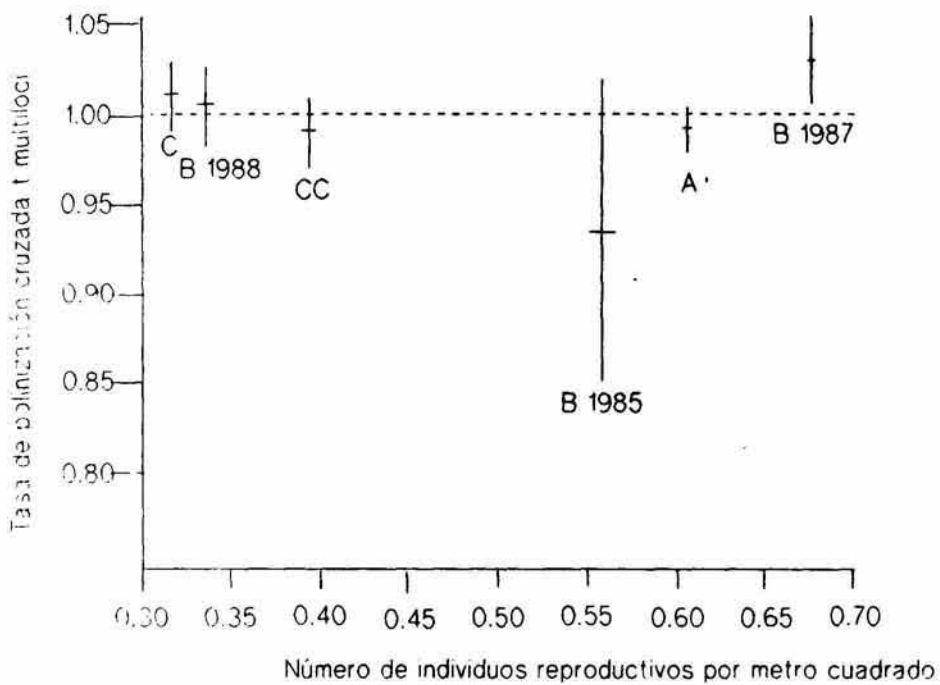


Figura 6.3. La tasa de polinización cruzada t multiloci como función de la densidad de individuos reproductivos en ese año por metro cuadrado, para 1985, 1987 y 1988. A cada punto se le asoció una barra con dos errores estandar.

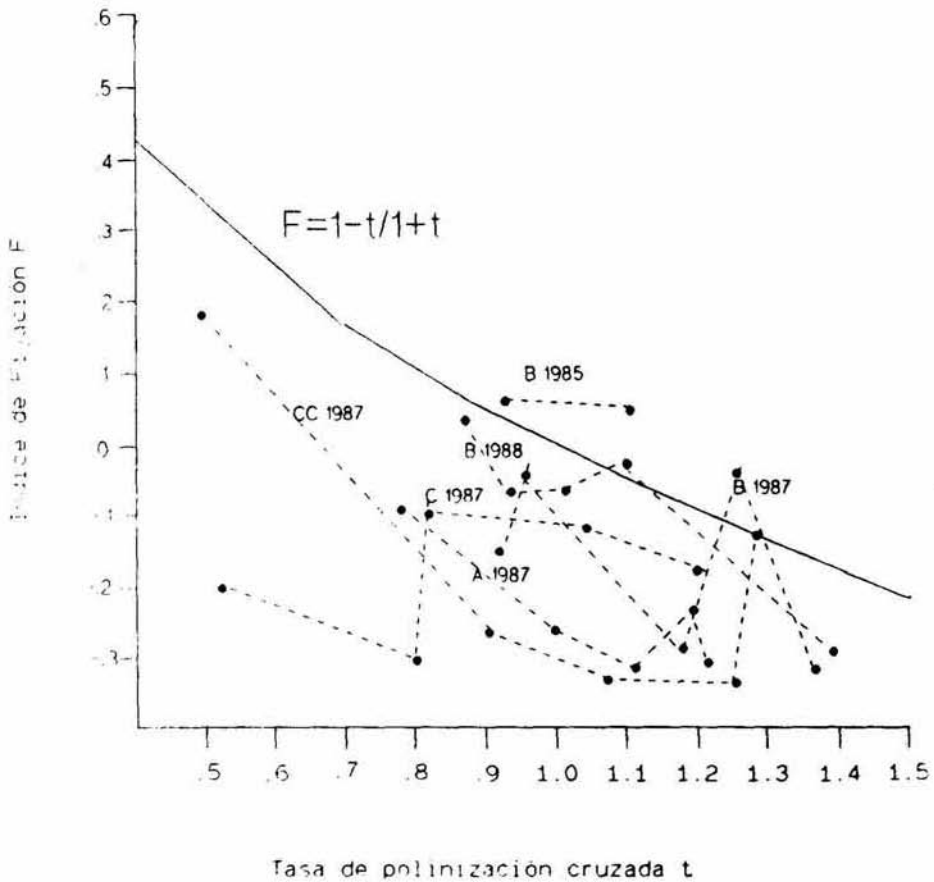


Figura 6.4. Relación entre el índice de fijación F y la tasa de polinización cruzada t por enzima por sitio por año. La t en el equilibrio para una F dada está representada por la línea continua.

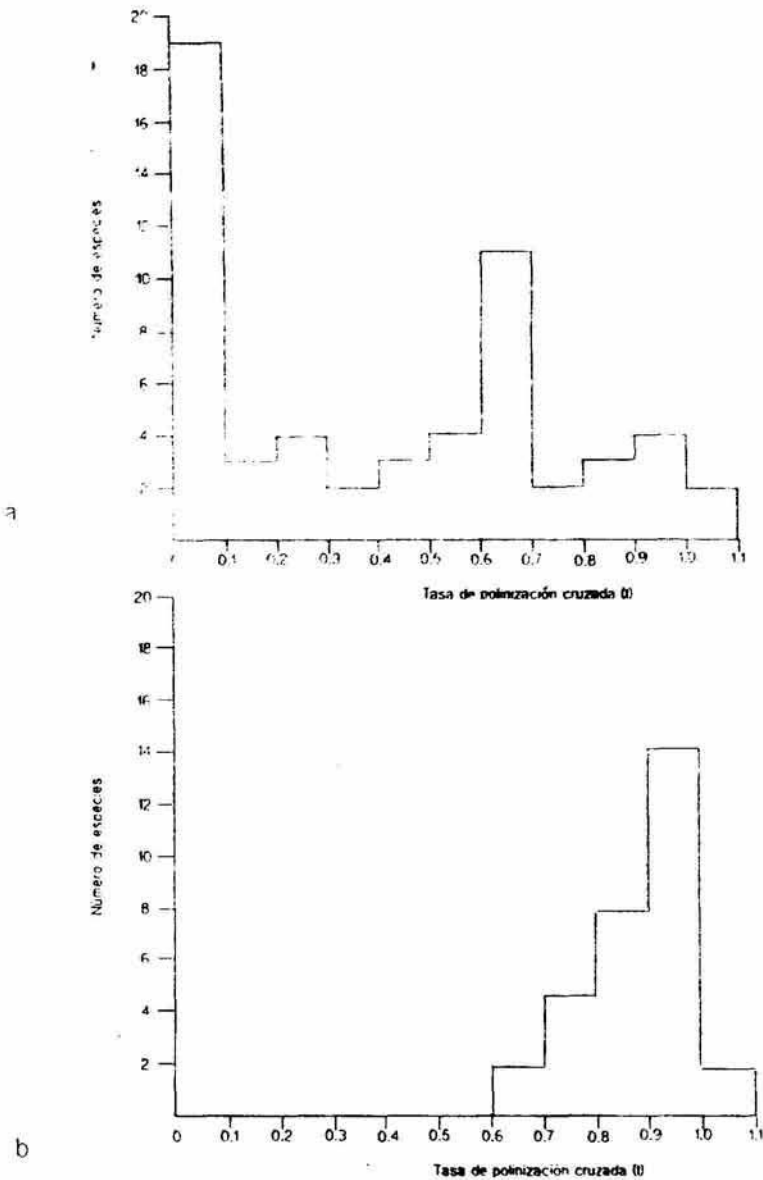


Figura 6.5. Distribución de las tasas de polinización cruzada t:
 a) Hierbas.
 b) Árboles y arbustos.

g) Debe tener generaciones discretas.

h) La población debe tener unos límites claramente definidos, o sea que debe ajustarse, por ejemplo, al modelo de "islas" de Wright (1940, 1951) o al de "Stepping stones" de Kimura (Kimura y Ohta, 1971).

i) No debe actuar ninguna otra fuerza evolutiva.

Si se viola cualquier supuesto, el número de individuos real de la población va a ser distinto de su tamaño efectivo N_e . Generalmente el tamaño efectivo es menor que el número de individuos real. Así, un índice útil puede ser N_e/N , el cual generalmente toma valores menores de 1 (Crawford, 1984a).

De esta manera se han propuesto en la literatura varias grupos de métodos para estimar el tamaño efectivo. Estos grupos dependen de la definición de tamaño efectivo a partir de la cual se derivaron, y pueden ser, de acuerdo a lo señalado anteriormente:

a) Derivados a partir del incremento en el índice de fijación, que nos dan el "Tamaño efectivo por endogamia" (Wright, 1931; Kimura y Crow, 1963).

b) Obtenidos a partir de considerar el aumento en la varianza en las frecuencias alélicas entre subpoblaciones, que nos dan los estimadores de "Tamaño efectivo por varianza" (Crow y Morton, 1955; Kimura y Crow, 1963).

c) Relacionadas a la tasa de pérdida de la heterocigosis, o lo que es lo mismo, a la tasa de pérdida y fijación de alelos por deriva, estimaciones conocidas como "Tamaño efectivo por eigenvalor" o por "Extinción aleatoria" (Haldane, 1939; Ewens, 1979). Estas han sido llamadas así porque esta tasa de pérdida de la heterocigosis esta determinada por el eigenvalor no unitario más grande de la matriz de Markov de probabilidades de transición que describe el proceso de la deriva génica según el modelo de Wright-Fisher (Hartl y Clark, 1989) y que equivale a $\lambda = 1 - 1/2N$.

Generalmente los estimadores derivados a partir de una u otra definición son idénticos o muy parecidos, pero pueden ser distintos si la población esta cambiando de número. Por ejemplo si una población monóica reduce su tamaño, y cada progenitor deja solo un hijo, el tamaño efectivo por endogamia es infinito, mientras que el de por varianza es de $2N$, dado que no existe varianza en la fecundidad. O en un caso opuesto, si sólo existe una planta que se autopoliniza pero produce un número infinito de hijos, su tamaño efectivo por endogamia es de 1, porque es una sola madre, pero el de por varianza es infinito (Kimura y Crow, 1963). En términos generales, el tamaño efectivo por varianza es mayor que el de por endogamia si la población crece y menor si decrece (Simberloff, 1988). El tamaño efectivo por endogamia es retrospectivo y está relacionado al número de padres en organismos hermafroditas o de abuelos en organismos dióicos,

mientras que el tamaño efectivo por varianza es prospectivo y está dado por la progenie (Kimura y Crow, 1963; Crawford, 1984a). Por otra parte el tamaño efectivo por eigenvalor tiende a ser más parecido al tamaño efectivo por varianza (Simberloff, 1988).

Para organismos que presentan generaciones continuas se han propuesto algunas fórmulas para estimar el tamaño efectivo por varianza que consideran fundamentalmente que la deriva génica esta producida por diferencias aleatorias en las sobrevivencias entre individuos, como las de Nei e Imaizumi (1966), Crow y Kimura (1972) y Johnson (1977). Otras como las de Hill (1972, 1979) y Emigh y Pollack (1979) consideran las varianzas en la fecundidad, la cual lleva implícita la sobrevivencia. Estas últimas fórmulas son generalmente consideradas como las más adecuadas (Kimura, 1983; Crow y Denniston, 1988). En una población con generaciones continuas, de tamaño constante y estructura estable de edades, Hill (1972, 1979) demostró que el tamaño efectivo es el mismo que para una población con generaciones discretas que tenga la misma varianza y el mismo número de individuos entrando en cada generación, y simplemente se debe agregar a la fórmula de generaciones discretas un término que considere el tiempo de generación (L). Hill (1979) también demostró que las ideas anteriores se pueden incorporar asimismo a las fórmulas del tamaño efectivo por edogamia.

Sin embargo, la estimación del tamaño efectivo representa un problema muy complicado si las poblaciones no presentan una estructura de "islas", o sea si estas no tienen límites claramente definidos, o si existe "aislamiento por distancia", esto es, la población no es panmíctica, sino que individuos más cercanos geográficamente tienden a aparearse más entre ellos de lo que se esperaría por azar (Wright, 1946). Por ejemplo, en el caso de plantas este "aislamiento por distancia" se genera porque el polen y las semillas tienden a viajar distancias relativamente cortas, y en su mayoría quedan alrededor de la planta madre (Levin y Kerster, 1974; Van Dijk, 1985, 1987; Apéndice II).

Inicialmente, Wright (1943 a y b, 1946; Provine, 1986) propuso su modelo del "aislamiento por distancia" para tratar de entender la evolución de especies con distribuciones muy amplias. Estas especies no forman una sola gran población en todo el ámbito de su distribución, sino que se pueden definir poblaciones (o subpoblaciones) dadas por la distribución de las distancias a las cuales llegan los genes de un individuo. Así se podría definir un área dentro de la cual se pueden encontrar a ambos progenitores de un individuo en el centro de dicha área, y se pueda considerar que ambos fueron tomados al azar. A dicha área Wright la llamó "neighbourhood", la vecindad genética. Esta vecindad sería por lo tanto el equivalente a la unidad panmíctica y multiplicando esta área por el número de individuos reproductivos se puede hacer una estimación del límite superior del tamaño efectivo de una población, el cual posiblemente disminuirá al considerar las otras desviaciones en relación a la población ideal (Crawford, 1984a). Así, la vecindad en poblaciones distribuidas espacialmente en dos dimensiones sería el área que queda en un círculo con un radio de dos veces la

varianza axial en la dispersión de los hijos, considerando que la media de esta dispersión es cero, debido a que algunos hijos quedan en una dirección, otros en otra; dentro de esta área tendremos el 86.5% de los padres. Por lo tanto la vecindad sería (Wright, 1943a, 1946):

Vecindad = $4 * 3.1416 * (\text{varianza en la distancia donde se establecen los hijos})$

y una estimación del tamaño efectivo sería:

$N_e = \text{Vecindad} * \text{densidad de individuos reproductivos por m}^2$.

Es importante recalcar que la varianza que se utiliza en todas estas formulas es la varianza axial, que es la varianza en un solo eje, y que equivale a la mitad de la varianza en dos dimensiones, que es la que generalmente se mide (Crawford, 1984b).

La fórmula de Wright fue modificada por Levin y Kerster (1968) para considerar las dos formas como se mueven los genes en las plantas, ya sea como polen o como semillas, introduciendo ambos componentes a la fórmula mostrada en el párrafo anterior. Posteriormente, Crawford (1984b) demostró que la manera correcta de usar ambas varianzas debido a la consideración de que el polen es haploide es:

Varianza axial = $(1/2 \text{ Varianza axial del polen}) + \text{Varianza axial de semillas}$

Asimismo, Crawford (1984b) demostró que dependiendo del cociente Varianza axial polen/Varianza axial semillas se puede tener dentro de la vecindad desde el 86.5% de los progenitores, si el cociente es muy pequeño, al 81.6% de los mismos, si el cociente es grande (de más de 10). El número de progenitores de cada sexo dentro de la vecindad no es igual, y si el cociente anterior es infinito se llega al caso extremo en el cual se mueve mucho el polen y las semillas permanecen inmóviles, en el área de la vecindad tendríamos el 100% de las madres y sólo el 63.2% de los padres, el promedio de ambos nos da el 81.6% que señalamos anteriormente. Si el cociente llega a 0, se tiene el caso opuesto en el cual el polen no se mueve y las semillas se mueven mucho, y en este caso tendríamos en la vecindad el 100% de los padres y el 73% de las madres, que otra vez promediados nos dan el 86.5% que mencionamos anteriormente.

La fórmula de la vecindad puede ser corregida si las distribuciones del polen y/o las semillas no son normales (Wright, 1969; Beattie y Culver, 1979), o se puede tomar en cuenta la tasa de polinización cruzada t (Crawford, 1984 a).

Van Dijk (1985, 1987) considera que estimar las vecindades no es óptimo para poblaciones aisladas por distancia, debido a lo relativamente arbitrario del área a considerar y al número variable de progenitores que quedan dentro de esa área, y ha propuesto un índice M que él llama de "transporte de genes", que

es la distancia promedio en metros que se mueven los genes por generación:

$$M = [1/2 * 3.1416 * (\text{varianza axial en las semillas} + 1/2 \text{ varianza axial del polen})]^{1/2}.$$

Si siguiendo la terminología de Slatkin (1987) podemos referirnos a todos los métodos anteriores como los "métodos directos" para estimar el tamaño efectivo. Por otra parte podríamos definir toda una serie de "métodos indirectos" basados en el uso de frecuencias alélicas.

Dentro de estos métodos indirectos podemos señalar los intentos de analizar el cambio en la heterocigosis (o el incremento en la F) entre distintas generaciones (Krimbas y Tsakas, 1971; Nei y Tajima, 1981; Van Dijk, 1987). Estos métodos presentan en general el problema de que los cambios en la heterocigosis son muy pequeños, por lo que los errores de estimación tienden a ser relativamente grandes y por lo mismo se requiere de gran cantidad de datos que de preferencia sean para varias generaciones (Nei y Tajima, 1981). Un problema adicional es que en todo este tiempo no debe de operar ninguna otra fuerza evolutiva (Nei y Tajima, 1981).

Otro método indirecto para estimar el tamaño efectivo es el uso de la F_{St} (ver Capítulo 5) para obtener el estimado conjunto de N_m a partir de la fórmula de Crow y Aoki (1984):

$$F_{St} = 1/(4akm + 1)$$

donde $a = (n/n-1)^2$ y n es el número de subpoblaciones utilizadas. Posteriormente se puede utilizar la fórmula presentada por Slatkin y Barton (1989):

$$N_e \text{ vecindad} = 2 \times 3.1416 \times Nm.$$

Este parece ser uno de los métodos más robustos y confiables para la estimación indirecta conjunta del flujo genético y del tamaño de población, como lo demuestran las simulaciones de Slatkin y Barton (1989).

En el caso del aislamiento por distancia la deriva genética está íntimamente relacionada con el flujo genético y estos a su vez con la endogamia y los sistemas reproductivos (ver Apéndice II). La endogamia y los sistemas reproductivos determinan la tasa de polinización cruzada t , la cual junto con el movimiento de polen y semillas afectan el tamaño efectivo, la intensidad de la deriva genética y el flujo genético. En el caso del aislamiento por distancia no se puede definir una tasa de flujo genético m , dado que no tenemos poblaciones claramente diferenciadas sino que se debe obtener una estimación conjunta del tamaño efectivo y la migración determinada por la vecindad.

En este capítulo vamos a estudiar el movimiento del polen y las semillas de la palma *Astrocaryum mexicanum*, usando varios tipos de datos generados independientemente para el movimiento.

del polen. Con estos datos obtendremos las varianzas axiales y la vecindad. A partir de datos demográficos que se han venido tomando desde 1975 estimaremos el tamaño efectivo dentro de esta área utilizando para ello varias de las fórmulas propuestas para calcular el tamaño efectivo por varianza para poblaciones con generaciones continuas. Posteriormente compararemos las estimaciones directas realizadas aquí con las estimaciones indirectas generadas a partir de la estructura genética analizada en el Capítulo 5.

MÉTODOS

Todo el trabajo de campo se realizó en los alrededores de las instalaciones de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, como ya se señaló en los capítulos anteriores. El trabajo de laboratorio se realizó en la ciudad de México, con los métodos electroforéticos descritos en el Apéndice I.

a) Dispersión de semillas:

El 17 y 18 de septiembre de 1987 se estudió la dispersión primaria de las semillas de A. mexicanum. Para esto se registraron las distancias a las cuales caen naturalmente las semillas antes de ser movidas por otros agentes, o sea se estimó la llamada sombra de semillas (Dirzo y Domínguez, 1986; Vargas, 1988). Estas distancias se obtuvieron para 658 semillas dispersadas en condiciones naturales provenientes de 45 madres distintas. Para esto se usaron madres alejadas de otros individuos reproductivos (para evitar posibles confusiones con respecto a la identidad de la madre de una semilla dada) y se midió la distancia a partir del tronco de la planta madre de cada una de estas semillas.

En 1990 J. Rodríguez y M. Martínez-Ramos estimaron la dispersión secundaria en A. mexicanum utilizando semillas en las cuales se había colocado en su interior un carrete de hilo, de tal forma que al ser removida la semilla por algún animal se fuera desenrollando el hilo y así se pudiera estimar la distancia entre el sitio original y el final. Ellos obtuvieron datos de dispersión para 156 semillas diferentes. Esta es una modificación al método usado por Hallwachs (1986) para estimar la dispersión por mamíferos de los frutos de Hymenea courbaril.

b) Dispersión de polen:

Se usaron cuatro juegos distintos de datos. El primero lo obtuvimos A. Búrquez y yo en marzo y abril de 1983. Para esto se aplicaban polvos fluorescentes en una inflorescencia en fase masculina y al día siguiente se colectaban inflorescencias que el día anterior habían estado en fase femenina; colectándose todas las inflorescencias encontradas en un círculo de 80 m de radio alrededor de la planta masculina. En el laboratorio las inflorescencias se disectaban y con una lámpara de luz ultravioleta (Ultra Violet Products inc., MSL-48) se estimó el número de partículas fluorescentes. Sin embargo en este análisis solo vamos a considerar presencia/ausencia de partículas fluorescentes, dado que considero a estos datos más confiables.

En estos experimentos se usó un total de 8 donadores de polen. En 1988 usando polvos fluorescentes se realizaron estimaciones similares a las del 1983 los días 27 y 28 de marzo, usando 2 donadores de polen.

Otro juego de datos fue obtenido por A. Búrquez en 1983 a lo largo de toda la floración y se refiere a la distancia mínima entre inflorescencias. Para 70 inflorescencias en fase masculina buscó la inflorescencia más cercana en fase femenina y registró la distancia en línea recta entre ambas. Esta es la distancia mínima que tendría que viajar un grano de polen para realizar una fecundación dado que la tasa de autopolinización es de 0 (ver Capítulo 6).

Para 1987 se usaron datos de electroforesis de los cuatro sitios descritos anteriormente, y para 1988 los datos del sitio B. Con estos datos se realizó un análisis parcial de exclusión de paternidad (Brown, 1989) con las semillas que presentaban el alelo 3 de la LAP, pero cuya madre no lo tenía; esto se puede hacer dado que este alelo es relativamente raro en esta población (frecuencia alélica promedio 0.03). Para cada semilla con este alelo se determinó si su posible padre se encontraba en el sitio; para esto se inspeccionaba el genotipo de las cinco enzimas polimórficas del hijo y de la madre, se infería él o los posibles genotipos del padre, también considerando las cinco enzimas. Posteriormente se comparaban estos posibles genotipos con los de los adultos con el alelo 3 dentro del sitio para decidir si podrían o no ser el padre del hijo. De encontrarse un solo posible padre se estimaba la distancia madre/padre con los mapas de todos los individuos elaborados a partir de los datos de colecta y de los mapas levantados por J. Sarukhán, D. Piñero, R. Dirzo, E. González y P. Alberdi, en 1975 y llamamos a esta distancia la "distancia más probable". Para algunas semillas esto no fue posible, por no encontrarse ningún posible padre dentro del sitio o porque se localizaron dos adultos que podrían haber sido sus padres; por esta razón se determinó para todas estas semillas una "distancia mínima", dada por la distancia que fuera menor de la siguientes: al posible padre, o si había varios posibles padres al que estuviera más cerca de la madre, o a alguno de los bordes del sitio. Esta es la distancia mínima que tuvo que viajar el polen, ya fuera proveniente de un individuo identificado dentro de la parcela o la distancia mínima al borde de la misma, considerando que en ese punto podría existir el padre de esa semilla dada.

c) Vecindad:

Esta fue estimada usando los valores de las varianzas axiales en polen y semillas estimada a partir de los datos obtenidos en las observaciones de los dos incisos anteriores, usando las fórmulas propuestas por Crawford (1984 b), así como las correcciones para desviaciones a la normalidad y por la tasa de polinización cruzada, t (ver Capítulo Seis), que sugieren Wright (1969), Beattie y Culver (1979) y el mismo Crawford (1984a).

d) Estimación directa del tamaño efectivo:

En primer lugar se elaboró una tabla de vida a partir de los datos demográficos presentados por Piñero et al. (1984, Table 2). A partir de esta tabla se estimó el tiempo de generación L (Krebs, 1978). Con los datos de reproducción de los 4 sitios estudiados en esta tesis (A, B, C y CC) estimamos la varianza en la fecundidad. Estos datos se utilizaron en las fórmulas para el tamaño efectivo por varianza en poblaciones continuas de Nei e Imazumi (1966), de Crow y Kimura (1972), y de Hill (1972, 1979); posteriormente se utilizaron los datos estimados por estos métodos para obtener una densidad efectiva para utilizarla en las fórmulas de la vecindad.

RESULTADOS

a) Dispersión de semillas:

La distribución de las distancias a la que se encontraron 658 semillas provenientes de 45 palmas distintas se muestra en la figura 7.1. Esta distancia representa una estimación de la dispersión primaria. La media de esta distancia es $0.784 \text{ m} \pm 0.603 \text{ D.E.}$ y la mediana 0.62 (Tabla 7.1). La varianza axial para una media de 0, dado que se considera que al ser la dispersión en todas las direcciones, estas se anulan y el movimiento neto es de 0, se estimó con la fórmula:

$$\text{Varianza axial} = \sum \text{distancias}^2 / 2n \text{ (Crawford, 1984a)}$$

que en este caso resultó de $0.978 \text{ m cuadrados}$. La curtosis, asumiendo una media de 0, se estimó con la fórmula:

$\text{Curtosis} = n x^4 / (x^2)^2$, donde x son cada una de las distancia entre la madre y la semilla (Crawford, 1984a) resultó de 1.320, ligeramente leptocúrtica; su significancia esta expresada como $t = \text{curtosis} / \text{desviación estándar}$, y la desviación estándar a su vez esta expresada como $(24/n)^{1/2}$ si $n > 100$ (Sokal y Rohlf, 1969), por lo que en este caso es significativamente distinta de una normal ($t = 6.914$, $P < 0.001$).

La estimación de la dispersión secundaria se muestra también en la Tabla 7.1. La media y la mediana de esta (media = 2.35 , $\pm 4.18 \text{ D.E.}$, mediana = 1.5) son significativamente mayores que las de la dispersión primaria (t considerando diferencias en las varianzas = 10.76 , $P < 0.001$; Mann-Whitney $T = 83700.5$, $z = 36.81$, $P < 0.001$). Por lo tanto la varianza axial con media 0 también es mayor que en el caso de la dispersión primaria y significativamente leptocúrtica (Tabla 7.1).

b) Dispersión de polen:

Para los datos de polvos fluorescentes de 1983 y 1987 se muestran sus patrones de dispersión en las Figuras 7.2.a y 7.2.b. En 1983 se estudiaron más plantas donadoras polen (8) que en 1988 (2), por lo que se tiene un mayor número de plantas receptoras en las que se encontro marca fluorescente (29 vs 7). La media y

mediana en ambos casos es parecida (medias 22.9 m + 17.2 D.E. (1983), 22.3 m, + 16.8 D.E. (1988), medianas 16.8 m y 18.1 m, 1983 y 1988, respectivamente (Tabla 7.1)), y tanto una prueba de Mann-Whitney ($T=101$, $P=0.58$) como un Análisis de Varianza ($F=0.25$, $P=0.61$) sugieren que ambas distribuciones son iguales. La distribución considerando una media de 0 en ambos casos es ligeramente platicúrtica, pero en ningún caso es significativamente distinta de una normal (Tabla 7.1). Por todo lo anterior decidimos juntar los dos juegos de datos para obtener una varianza axial de 399.9, con una curtosis para una media de 0 de -0.256, ligeramente platicúrtica pero tampoco significativamente distinta de una normal.

La distribución de las distancias mínimas entre inflorescencias en fase masculina y en fase femenina en un día dado se muestra en la Figura 7.2.c. Sus parámetros estadísticos se muestran en la Tabla 7.1. Esta es la distancia mínima que tendría que viajar un grano de polen para llevar a cabo una polinización, dado que la planta nunca se autopoliniza.

La estimación directa de movimiento de polen por análisis de exclusión de padres de semillas portadoras del alelo 3 de la LAP se muestra en la Tabla 7.2, y en la Figura 7.2.d, donde se presentan las distancias entre la madre y el padre putativo. También se presenta en la Tabla 7.2 y en la Figura 7.2.e la distancia mínima posible que tuvo que viajar el polen, definida la menor de las tres distancias siguientes: a) entre la madre y el padre putativo, b) en el caso de que hubiera varios posibles padres, la distancia entre la madre y el más cercano de estos posibles padres, o c) la distancia entre la madre a uno de los bordes del sitio, considerando que en el borde podría existir un individuo con el genotipo posible para ser el padre. Esta distancia mínima posible seguramente es una subestimación de la distancia que tuvo que viajar el polen, mientras que la distancia al padre putativo dentro del sitio podría en algunos casos ser una sobrestimación, en el caso de que este no fuera su padre real, sino uno que se encontrara, aunque más cerca, fuera del sitio. El tamaño de las parcelas (40 x 50 en todos los casos menos B 1988, que fue 50 x 60) limita a un máximo de unos 40 metros la distancia que puede detectar este método, mientras que en la Figura 7.2.a, y vemos que en algunos casos se detectaron movimientos de hasta 60 metros usando los polvos fluorescentes.

Comparando las cinco estimaciones de la dispersión de polen, o sea los de polvos fluorescentes 1983, polvos fluorescentes 1988, distancia mínima entre inflorescencias en fases distintas, movimiento del alelo 3 LAP y movimiento mínimo del alelo 3 LAP (Tabla 7.1), vemos que la distancia mínima del alelo 3 LAP es la que presenta una media y mediana real menores, 12.7 m y 13.0 m respectivamente, luego viene la de la distancia más probable del movimiento del alelo 3 LAP (media 16.7 m, mediana 16.0 m), a continuación se encuentra la distancia mínima entre inflorescencias (media 17.1 m, mediana 15.0 m) y por último las dos estimaciones de polvos fluorescentes, que son prácticamente iguales (media 22.9, mediana 17.4). Estadísticamente, la única

distinta parece ser la distancia mínima del alelo 3 LAP, que como ya mencionamos seguramente es una gruesa subestimación, así comparándola con la siguiente distancia más pequeña, la más probable usando también el alelo 3 de la LAP, vemos que son significativamente distintas (ANOVA F = 8.54, P=0.006, Mann-Whitney T=972.5, P=0.016). Las otras cuatro distribuciones parecen iguales (ANOVA F=1.62, p=0.1818, Kruskal-Wallis T= 2.07, P=0.5570), lo que sugiere que la mayor parte de las polinizaciones se realizan en función de la distancia mínima: los escarabajos que polinizan esta planta se mueven lo menos posible, o sea principalmente entre los individuos reproductivos más cercanos.

Ya que el análisis de exclusión de padres usando el alelo 3 de la LAP presenta el problema de que no se detectaron movimientos de más de 40 m, debido al tamaño de los sitios, y a que la distancia mínima entre inflorescencias en fases sexuales complementarias es solo una estimación muy indirecta, en el resto de los análisis voy a referirme principalmente a los datos de polvos fluorescentes. Tomando en cuenta que las distribuciones de las distancias obtenidas por los otros métodos son muy parecidas, podemos señalar que el análisis no se modifica sensiblemente al usar las otras estimaciones (ver Tabla 7.1).

c) Vecindad:

Para estimar cuánto afecta la desviación a la normalidad en ambas distribuciones aproximamos el valor de α por iteraciones de la siguiente ecuación, en la que se usa la curtosis obtenida previamente:

$$\text{Curtosis} = \{(\text{Gama}(\alpha) * \text{Gama}(5\alpha) * \text{Gama}^{-2}(3\alpha))\} - 3 \quad (\text{Wright, 1977})$$

donde Gama es la función gama de x (Abramowitz y Stegun, 1965). Si la distribución es normal, Curtosis = 0 y $\alpha = 0.5$, si es leptocúrtica Curtosis > 0 y $\alpha > 0.5$, si es platicúrtica Curtosis < 0 y $\alpha < 0.5$ (Beattie y Culver, 1979)

Así, el factor del área se obtiene de la siguiente fórmula:

$$\text{Factor de Área} = 2^{(2\alpha)} * \text{Gama}(2\alpha + 1) * \text{Gama}(\alpha) * \text{Gama}^{-1}(3\alpha)$$

Si la distribución es normal, este factor es igual a cuatro.

Los valores estimados de α y del factor de área se presentan en la Tabla 7.1. El factor de áreas se modifica muy poco, de 4 en una normal a 4.07 en la dispersión primaria de las semillas, a 3.95 en la dispersión secundaria de las mismas y a 3.95 en el polen (Tabla 7.1).

Siguiendo la sugerencia de Beattie y Culver (1979), vamos a sumar las dos varianzas axiales de la dispersión (primaria + secundaria). Usando estos valores en la fórmula de Crawford (1984a):

$$\text{Vecindad} = 3.1416 * \{[\text{Factor de área de polen} * (1/2) * \text{Var. ax. polen}]\}$$

$$*t + (\text{Factor de area de semillas} * \text{Var. ax. semillas}) * [1+t] / 2)$$

donde t es la tasa de polinización cruzada, dado que, como ya demostramos, $t = 1$ para esta especie (ver Capítulo 6) y substituyendo los valores de la Tabla 7.1 obtenemos:

$$\text{Vecindad} = 3.1416 * \{ [3.95 * 0.5 * 399.9 * 1] + (4.01 * 5.614) \} * [1+1] / 2 = 2551.97 \text{ metros}^2.$$

Las vecindades obtenidas a partir de cada uno de los distintos estimadores de movimiento de genes por separado se muestran en la Tabla 7.1.

Para obtener un estimador del tamaño efectivo de la población podríamos multiplicar este valor por la densidad de individuos reproductivos por metro cuadrado (Crawford, 1984a). Esto nos daría una especie de "límite superior" del tamaño efectivo. Para estimarlo con más precisión vamos a recurrir a los métodos demográficos de estimación del tamaño efectivo, para de esta forma obtener una estimación de la "densidad efectiva" (Begon, 1977).

d) Estimación directa del tamaño efectivo:

En la Tabla 7.3 mostramos la tabla de vida generada a partir de los datos presentados por Piñero et al. (1984). Con esta tabla de vida se estimó un tiempo L de generación de 71.93 años a partir de la fórmula

$$L = \sum (l_x m_x x) / \sum (l_x m_x)$$

donde l_x es la sobrevivencia a la edad x y m_x es su fecundidad (Kerbs, 1978). Por otra parte se estimó la varianza en la fecundidad en los individuos adultos usando datos de 1975 a 1987. Suponiendo que la población no crece y aproximando las fecundidades para un ciclo de vida completo, de unos 125 años, obtenemos una varianza de 2070.236 semillas².

Vamos a usar tres métodos diferentes para estimar la relación N_e/N , y voy a presentar los datos estandarizados a una parcela de 2400 m² en la que en promedio tenemos 961 individuos vivos, repartidos en 519 infantiles, 168 juveniles y 274 adultos (Piñero et al., 1977, 1984).

1) Método de Nei e Imaizumi (1966).

Este método supone uniformidad en las tasa de nacimientos entre años, baja mortalidad en la etapa reproductiva y estructura estable de edades. Las dos primeras suposiciones se cumplen en *A. mexicanum*, y aunque la población de esta especie no parece encontrarse en la estructura estable de edades, esta muy cerca de ella (Piñero et al., 1984; Caswell, 1989) por lo que considero que esta violación no es realmente muy importante. De esta manera:

$$N_e = N_m L$$

donde N_m en este caso es el número de nacidos por año que sobrevive a la edad promedio de reproducción. Si en la parcela se producen 2975.28 semillas por año y la sobrevivencia a la edad promedio de reproducción (71.53 años) es de 0.001005, entonces $N_m = 2.9901$ y

$$N_e = 2.9901 * 72 = 213.88.$$

Por lo tanto N_e/N para el total de los individuos es de 0.22, N_e/N , considerando sólo a los adultos resulta de 0.78, y la densidad efectiva de individuos por metro cuadrado da de 0.0891.

2) Método de Crow y Kimura (1972).

Este método supone que la población no crece y que presenta una estructura estable de edades. La primera suposición aparentemente se cumple en nuestra población (Piñero et al., 1984, 1986; ver Capítulo Dos), la segunda ya fue discutida en el punto anterior por lo tanto:

$$N_e = N_0 * L * i$$

donde N_0 son los individuos nacidos por año, L es el tiempo de generación e i que es la sumatoria de $1/x^2 * m_x$ (ver tabla de vida, Tabla 7.3), así:

$$N_e = 2975.28 * 71.53 * 0.00107 = 229.10.$$

Por lo tanto N_e/N para el total de los individuos da de 0.24, sólo para adultos da de 0.84 y la densidad efectiva de individuos por metro cuadrado resulta 0.0955.

3) Método de Hill (1972, 1979).

Supone solamente estructura estable de edades y parece ser el método más confiable para estimar el tamaño efectivo (Kimura, 1983; Wood, 1987).

$$N_e = (4N_0 - 2) L / (\text{Varianza en el tamaño de las familias} + 2)$$

usando la varianza calculada anteriormente:

$$N_e = ((4 * 2975.28) - 2) * 71.53 / (2070.386 + 2) = 410.70$$

En este caso N_e/N para el total de los individuos resulta de 0.43, sólo para los adultos da de 1.4989, y la densidad efectiva de individuos por metro cuadrado de 0.1711.

Por lo tanto, usando distinto métodos, la densidad efectiva toma valores entre 0.0891 (Nei e Imaizumi, 1966) a 0.1711 (Hill, 1972, 1979).

Si la población estuviera aislada y fuera panmictica, estas estimaciones de N_e serian directas, pero como tenemos una población continua en el espacio muy grande, de límites poco

definidos, tenemos que utilizar el método de la vecindad. De esta forma el tamaño efectivo es la multiplicación del área de la vecindad por esta densidad efectiva (ver Begon, 1977). Así el N_e tomaría valores de entre $2551.97 * 0.0891$ a $2551.97 * 0.1711$, o sea entre 227.4 a 436.6 individuos.

DISCUSION

A pesar de su clara importancia dentro de la teoría de la genética de poblaciones y para la evolución en general, el tamaño efectivo permanece como uno de los de los parámetros menos comprendidos y mas poco estudiados de las poblaciones naturales (Crawford, 1984a; Simberloff, 1988). El presente trabajo representa el primer intento reportado en la literatura de estimar en plantas tamaños efectivos usando métodos para generaciones continuas, como el de Hill (1972, 1979) y de relacionar estos con la estimación de la vecindad.

La estimación de la dispersión secundaria que analizamos posiblemente sea una subestimación, debido a que el hilo dificulta el transporte de las semillas y esto podría ocasionar que fueran depositadas a distancias menores que las semillas normales. Se sabe que las semillas de *Astrocaryum mexicanum* son removidas y posiblemente dispersadas por gran cantidad de mamíferos, principalmente ardillas del género *Sciurus* (Pínero et al, 1984; Coates-Estrada y Estrada, 1986). En la Tabla 7.4 se muestran los ambitos hogareños o densidades (en el caso de mamíferos territoriales) para varias especies que podrían consumir y dispersar semillas de *A. mexicanum* en Los Tuxtlas. Estas ardillas en Los Tuxtlas tienen ambitos hogareños cuando menos una hectárea, mientras que las de otros mamíferos llegan a ser de mas de 2 hectáreas, esto significan radios de dispersión máximos de entre 56 y 80 m para las semillas. Por lo tanto nuestros resultados son posiblemente una subestimación de la dispersión, y por lo tanto una estimación conservadora que nos referiría a un tamaño mínimo de la vecindad. Sin embargo, aunque hubiera una proporción significativa de dispersión secundaria de este tipo, la estimación global de la vecindad y del tamaño efectivo se modifica relativamente poco.

Sobre el movimiento de polen, un resultado relevante es la concordancia de las distintas estimaciones independientes, a excepción de la distancia "mínima" del sitio 3 de la LAP, que fue un poco menor. El polen se mueve a distancias relativamente grandes, pero este movimiento es solo un poco mayor del de la distancia mínima que tendrían que viajar debido a la distancia mínima entre inflorescencias en fases sexuales complementarias. Aparentemente los polinizadores, en su mayoría escarabajos (Burquez et al., 1987), son muy eficientes en detectar las inflorescencias y tienden a moverse lo menos posible. Así, el gran movimiento de polen en *A. mexicanum* estaría generado por su peculiar biología floral y su fenología: no se puede autopolinizar debido a la separación temporal de las funciones masculinas y femeninas dentro de una inflorescencia y debido a que es muy baja la probabilidad que en una misma planta se encuentren inflorescencias en fases distintas (probabilidad de

entre 0.001 a 0.005, A. Burquez, com. pers.). Dado lo relativamente largo de la fenología floral, un poco más de dos meses, y a que cada planta solo produce entre 1 y 4 inflorescencias al año, la distancia mínima entre inflorescencias complementarias es relativamente grande, y esto a su vez genera una dispersión de polen en un área bastante amplia.

El uso de polvos fluorescentes para estimar el movimiento de polen es algo relativamente popular (Waser, 1982, 1988; Waser y Price, 1983; Handel, 1983; Webb y Bawa, 1983; Vargas, 1988), y si bien su comportamiento no es idéntico al del polen, generalmente la correlación bastante buena (Waser, 1988).

En la literatura se pueden encontrar varios reportes de estudios similares para plantas tropicales, como el de Linhart (1973) en el que estudio los movimientos de análogos de polen, en este caso tintes no-fluorescentes, para varias especies *Heliconia* spp. en Costa Rica, polinizadas por colibríes, y encontró que en los casos en los que los colibríes eran territoriales el polen rara vez se movía más de 20 metros, mientras que si no eran territoriales era común encontrar dispersiones de más de 150 metros. Los movimientos del polen usando polvos fluorescentes en *Malvaviscus arboreus*, un arbusto polinizado por colibríes y en *Cnidoculcus urens*, una hierba anual polinizada por mariposas fueron estudiados por Webb y Bawa (1983). Ellos reportan que en la primera especie raramente se encontraron polvos a más de 100m, mientras que para la segunda la mayor parte del polen se quedó a solo unos 8 m de la planta madre, sin embargo, las densidades de individuos sugieren números de consortes potenciales similares para ambas especies, de entre 8 a 140 individuos para la primera y de 0 a 61 individuos para la segunda, aunque dichos autores no hacen un análisis más formal en relación a este punto. En un estudio para dos hierbas perennes de la familia Acanthaceae, también polinizadas por colibríes, *Hansteinia blepharorachis* y *Razisea spicata*, Linhart et al. (1987), encontraron que para la primera, rara vez el polen se movía más de 25m, mientras que en la segunda, se encontró un proporción bastante alta de estigmas con polen a más de 30 m de la planta donadora. Esto concuerda con los índices de fijación, F , que también ellos reportan, de 0.22 para la primera y de - 0.075 para la segunda. Comparando los datos anteriores con *A. mexicanum* podemos decir que el movimiento de estos análogos de polen se comportó de manera intermedia en nuestra palma, en la que se llegaron a observar, aunque pocas veces, distancias de 50 o más metros y la mayor parte de los polvos se quedó a una distancia de 20 o menos metros.

La estimación del movimiento del polen usando exclusión de paternidad se asemeja al método propuesto por Ellstrand (1984; Ellstrand y Marshall, 1985), con la diferencia de que nosotros no intentamos analizar todas las semillas, sino únicamente las que presentaban un alelo relativamente raro, y como no tenemos poblaciones aisladas, estimamos el movimiento mínimo del polen. En árboles, Adams (1989) realizó un análisis de paternidad usando 285 árboles y 10 loci polimórficos y estimó una distancia madre/padre de 41.2 m, la cual generó un N_e por vecindad de 57 individuos considerando sólo el polen. Por otra parte con

poblaciones experimentales se ha usado bastante el metodo de seguir alelos marcadores introducidos con este objetivo (Schaal, 1980; Handel, 1983; Smyth y Hamrick, 1987).

Las correcciones por desviaciones a la normalidad no parecen ser muy relevantes, dado que modifican muy poco los valores y son muy laboriosas de calcular. Suponer normalidad y dejar el factor de area en 4 no afecta mucho el resultado ni su interpretacion, que tal como sugiere Lewontin (1985 b), debe ser mas bien en terminos cualitativos, .

Para resolver el problema de decidir la densidad que vamos a utilizar en la formula de la vecindad usamos varios metodos diferentes para estimar el tamaño efectivo para poblaciones de generaciones continuas. El metodo de Nei e Imazumi (1966) y el de Crow y Kimura (1972) suponen que el componente importante en la varianza es la sobrevivencia y que es el que podemos medir, mientras que asumen que la fecundidad es menos relevante y se distribuye en las familias segun una distribucion de Poisson. Ademas suponen que la poblacion no crece, y que se tiene una estructura estable de edades. El metodo de Hill (1972, 1979) supone que en la fecundidad se refleja ya la varianza en la sobrevivencia, y es menos restrictivo que los otros metodos y por lo tanto ha sido considerada como superior por varios autores (Kimura, 1983; Wood, 1987). El que la formula de Hill nos de una "densidad" efectiva mayor que las otras sugiere que la varianza en la fecundidad es relativamente baja. Recordemos que un resultado bien conocido para formulas de generaciones discretas es que si no hay varianza en la fecundidad, el tamaño efectivo es del doble que el tamaño real de la poblacion (Hedrick, 1983). El hecho de que las generaciones esten sobrepuestas podría tener el efecto de aumentar el tamaño efectivo, al aumentar el número de individuos distintos entre los cuales pueden llevarse a cabo los apareamientos. El mayor tamaño efectivo posible correspondería, segun la formula de Hill (1979), a una poblacion con varianza en la fecundidad de 0, en cuyo caso N_e sería $= 2 * \text{nacidos cada año} * \text{tiempo de generacion}$. De cualquier forma, los tres distintos metodos sugieren que el número de adultos de A. mexicanum es, en general, una buena estimacion de la densidad efectiva; de cualquier manera este número es mucho menor que el total de individuos vivos de A. mexicanum en un momento dado, o sea representa alrededor de solo el 30% del total de la poblacion.

La mejor estimacion del tamaño efectivo de Astrocaryum mexicanum en Los Tuxtlas sería de alrededor de 437 individuos. Sin embargo es posible que el tamaño efectivo verdadero sea un poco mayor, especialmente si consideramos la posibilidad de eventos de polinizacion y de dispersion secundaria a distancias relativamente grandes que no pudimos cuantificar.

El área de vecindad y el tamaño efectivo encontrado en A. mexicanum representan valores muy altos comparados con los estimados para otras especies de plantas con metodos similares (Tabla 7.5). En hierbas las area de vecindad reportadas van de 0.4 m² (Plantago lanceolata, Bos et al., 1986) a unos 3500 m² (Carduus nutans, Smyth y Hamrick, 1987), con una media de 134.4

$m^2 \pm 458.1$ D.E. y una mediana = 23.5 (n=20). En arboles estas áreas significativamente mas grandes (Mann-Whitney $z=3.96$, $P=0.0001$) y van de $42 m^2$ a $33623 m^2$, con una media de $7527.4 m^2 \pm 12722.5$ D.E. y una mediana=1766 (n=10). Sin embargo los tamanos efectivos (Tabla 7.5) no son estadisticamente disitintos entre ambos grupos (Mann-Whitney $z=0.26$, $P=0.79$), principalmente debido a las altas densidades que pueden presentar las hierbas. En estas el rango reportado va de 1 (Menyanthes trifoliata, Nic Lughadha y Parnell, 1989) a 3844 individuos (Carguus nutans, Smyth y Hamrick, 1987), con una media de 363.9 individuos ± 605.6 D.E., mediana 152.3 (n=22). En arboles el rango va de 1 a 3000, y todo el se puede encontrar en Pinus radiata (Bannister, 1965). La media de tamanos efectivos estimados por vecindades en arboles es de 291.8 individuos, ± 458.9 D.E. y la mediana de 208 (n=11). Para plantas tropicales, las unicas estimaciones de la vecindad, ademas de la de A. mexicanum son otras que nosotros hemos obtenido. Una para el arbol heterostilico Psychotria faxlucens para el cual se obtuvo una vecindad de unos $779 m^2$ y un tamaño efectivo de unos 70 individuos, y el bejuco Combretum fruticosum, que presenta una vecindad de unos $188 m^2$ y un tamaño efectivo de unos 6 individuos. Podemos concluir que A. mexicanum presenta una vecindad y un tamaño efectivo de los mas grandes reportados, solo superado por unas cuantas especies (Tabla 7.5).

Un gran porcentaje de la estimaciones de N_e por vecindad (Tabla 7.5) señalan que tamanos efectivos menores de 100 son muy comunes en plantas, sugiriendo que la deriva genica puede jugar un papel muy importante en la microevolucion de muchas especies vegetales (Wright, 1931, 1932; Crawford, 1984a).

Podemos comparar estas estimaciones directas del tamaño efectivo con las indirectas obtenidas a partir de las frecuencias alélicas, usando para esto a la F_{st} en la formula de Crow y Aoki (1984) (ver Capitulo 5). La estimacion de N_m para A. mexicanum fue en promedio de 4.43 en adultos, y de 24.16 en semillas (Tabla 7.6), las cuales a su vez, usando la formula de Slatkin y Barton (1989):

$$N_e \text{ por vecindad} = 2 * 3.1416 * N_m$$

nos dan un tamaño efectivo de vecindad promedio igual a 27.8 individuos para los adultos y de 151.8 individuos para la semillas (Tabla 7.6). Comparado estas estimaciones con las anteriores, resalta que las medidas indirectas son mas pequenas que las directas, especialmente la indirecta para los adultos. Esto es puede deberse, cuando menos en parte, a que la F_{st} estimada con el metodo de Nei (1987) (que fue el que nosotros usamos), tiende a dar valores ligeramente sesgados que subestiman los valores de N_m y en consecuencia los de la vecindad (Slatkin y Barton, 1989). De hecho estos autores señalan que estos metodos indirectos nos dan el orden de magnitud correcto del tamaño efectivo, pero tienen errores de hasta el 50% dependiendo de cuanto se desvien los datos reales de los modelos ideales. Mientras que los metodos directos señalan un tamaño efectivo por vecindad para A. mexicanum de entre 228 a 437 individuos, los indirectos sugieren tamanos menores, de alrededor

de entre 28 y 152 individuos. Discordancias similares entre medidas directas e indirectas han sido encontradas en casi todos los casos en los que se han hecho ambas estimaciones, como ha sido ampliamente discutido por Slatkin (1985b, 1987, 1989), y suelen ser mucho más grandes que las reportadas en este trabajo.

Las estimaciones indirectas de la vecindad las podemos comparar con la media de N_m obtenida por Hamrick (1987) con el método de los alelos privados (los que solo se encuentran en una subpoblación) de Slatkin (1985a, ver Capítulo 5). Hamrick (1987) reportada una N_m de 5.380 para 14 especies de plantas con fecundación cruzada polinizadas por viento. Este valor a su vez nos da un tamaño efectivo promedio de 33.80 individuos usando para esto la fórmula de Slatkin y Barton (1989). Este es el grupo con un mayor flujo genético de los caracterizadas por Hamrick en su estudio, los otros grupos fueron: plantas con polinización cruzada por animales ($N_m=0.801$, $N_e=5.03$, $n=16$); plantas con sistemas intermedios de polinización ($N_m=0.161$, $N_e=1.01$, $n=9$); plantas autopolinizadas ($N_m=0.065$, $N_e=0.41$, $n=19$). También podemos comparar nuestra estimación indirecta del tamaño efectivo con las medias de N_m estimadas a partir de la F_{ST} con la fórmula de Crow y Aoki (1984, ver Capítulo 5) por Govindaraju (1989). El obtiene una media de N_m de 2.11 para 20 especies con polinización cruzada y de 0.820 para 34 especies autopolinizadas, lo que nos da vecindades de 12.57 y de 5.15 individuos respectivamente.

En los dos estudios comentados en el párrafo anterior, la media del grupo con una vecindad estimada indirectamente más grande es considerablemente menor que cualquiera de las estimaciones del tamaño efectivo de *A. mexicanum*, independientemente del método, lo cual nos hace concluir que el tamaño efectivo de *A. mexicanum* es muy grande en relación con el de la mayoría de las plantas estudiadas.

Retomando el índice M de Van Dijk (1985, 1987), que ya habíamos comentado en la introducción, obtendríamos un movimiento promedio de los genes en una generación de $M=17.97$ ($M=[1/2 * 3.1416 * (var.ax.semillas + 1/2 var. axial polen)]^{1/2}$). Este movimiento es muy parecido a lo que viaja en promedio el polen en la especie (22.9 m), y nos señala la importancia de este componente en el flujo genético. Este valor lo podemos comparar con la M que Bos et al. (1985) obtuvieron para *Plantago lanceolata* de entre 0.2 y 1.4 m.

Como conclusión de éste capítulo podemos decir que los tamaños efectivos de *A. mexicanum* en Los Tuxtlas son grandes, de más de 200 individuos. Estos datos señalan que en *A. mexicanum* la deriva genética seguramente es muy poco importante, cuando menos en esta población, y por lo tanto la selección natural puede operar muy eficientemente aunque sea muy débil.

Tabla 7.1: Estadística de medidas de movimiento de genes para Astrocarium mexicanum en Los Tuxtlas, Veracruz.

Método	n	\bar{X}	Me	V(r)	V(0)	K.0	A	F.A.	Vec. ^a
Semillas Primaria	658	0.78	0.62	0.363	0.489	1.32***	0.77	4.07	6.25
Semillas Secundaria	157	2.35	1.5	4.74	5.125	3.85***	1.09	3.95	63.64
Polvos 1983	29	22.98	16.8	296.02	406.9	-0.24	0.44	3.97	2537
Polvos 1988	7	22.34	18.1	282.83	370.8	-0.38	0.40	3.92	2283
Polvos 83+88	36	22.85	17.4	285.36	399.9	-0.26	0.43	3.95	2481
Vecino +cerc.	70	17.14	15.0	167.80	229.6	1.37**	0.77	4.06	1465
Alelo 3LAP+pr.	36	16.68	17.0	55.49	166.0	-1.44*	0.00	3.00	782
Alelo 3LAPmin.	41	12.74	13.0	16.70	89.0	-1.69**	0.00	3.00	421

^a: Me: mediana

V(r): es la varianza real en los datos.

V(0): es la varianza axial considerando que la media de la dispersión real es 0 (ver texto).

K.0: es la curtosis de la distribución considerando que la media es 0, si es positiva indica que la distribución es leptocúrtica, si es negativa indica que es platicúrtica.

C: parámetro estimado para obtener posteriormente el factor de corrección del área; si es de 0.5 la distribución es normal.

F.A.: factor de corrección del área para estimar las vecindades; si la distribución es normal, F.A. toma valores de 4.

Vec.: área de vecindad genética, en m².

* P<0.1

**P<0.05

***P<0.001.

Tabla 7.2: Análisis de exclusión de paternidad, usando hijos con el alelo 3 de la enzima LAP en madres que no lo presentaban (ver texto) en *A. mexicanum* en Los Tuxtlas, Ver.

Sitio/año	Madre	D(p) ^a	D(m) ^b
A-87	100	19	14
A-87	109	30	13
A-87	11	12	12
A-87	123	22	14
A-87	127	22	14
A-87	152	22	14
A-87	171	10	10
A-87	20	17	10
A-87	51	8	8
A-87	69	13	13
A-87	75	10	10
A-87	78	8	8
A-87	97	19	14
B-87	19	8	8
B-87	112	8	8
B-87	113	-	16
B-87	122	-	14
B-87	139	8	8
B-87	31	-	10
B-87	41	24	20
B-88	15	24	21
B-88	31	23	21
B-88	41	1	1
C-87	22	20	17
C-87	27	30	11
C-87	29	22	13
C-87	46	10	10
C-87	50	15	13
C-87	51	16	11
C-87	54	-	11
C-87	86	12	12
D-87	36	30 ^c	14
D-87	38	22	13
D-87	21	12	12
D-87	23	-	16
D-87	39	22	14
D-87	45	20	18
D-87	55	16	16
D-87	57	17	17
D-87	69	4	4
D-87	6	24	14

^a: D(p): Distancia más probable, definida como la distancia entre una madre con un hijo que presentaba el alelo 3 de la enzima LAP y un individuo adulto que presentaba este alelo y que las otras 4 enzimas no lo excluían como posible padre.

^b: D(m): Distancia mínima, definida como la distancia que fuera menor, ya fuera al posible padre o a alguno de los bordes del

cont.pag.sig.

cont.Tabla 7.2

sitio. Si D(m) es igual a D(p) la menor distancia es al presunto padre, si se presenta otro número D(m) es la distancia al borde del sitio.

C: En este caso se presentaron dos posibles padres, y se reporta la distancia al mas cercano.

Tabla 7.3: Tabla de vida (Kerbs, 1978) obtenida a partir de los datos de Pinero et al. (1984) para A.mexicanum en Los Tuxtlas, Ver. Los datos incluyen a los cuatro sitios usados en este trabajo y a otros dos adicionales (A,B,C,CC + AA y BB, ver Piñero et al. 1977).

Edad	Sobrevivencia	Fecundidad			
x	l_x	m_x	$l_x * m_x$	$l_x^2 * m_x$	$x * l_x * m_x$
5	.01656	0	0	0	0
15	.00494	0	0	0	0
25	.00226	15.5	0.02373	0.00005	0.55325
35	.00146	50.5	0.07373	0.00010	2.58055
45	.00116	104	0.12064	0.0013994	5.4288
55	.00106	141	0.14946	0.0001584	8.2203
65	.00102	178.5	0.18921	0.000185	12.29865
75	.00099	191	0.18959	0.000187	14.21925
85	.00084	201	0.16884	0.000141	14.3514
95	.00060	228.5	0.13710	0.000082	13.0245
105	.00037	197	0.07289	0.000026	7.65345
115	.00020	157	0.0314	0.000006	3.611
125	.00009	157	0.01413	0.0000012	1.76625
Sumatoria			1.17072	.00107652	83.7474

Tasa neta de reproduccion, $R_0 = \sum l_x * m_x = 1.17072$;
 Tiempo promedio de generacion, $L = (\sum x * l_x * m_x) / R_0 = 71.53495$;
 Tasa instantanea del crecimiento de la poblacion, $r = \ln R_0 / T = 0.0022038$;
 Tasa finita del crecimiento de la poblacion, $\Lambda = e^r = 1.00221$.

Tabla 7.4. Ambitos hogareños y/o densidades de algunos mamíferos que posiblemente dispersan a A. mexicanum en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Datos tomados de Coates-Estrada y Estrada (1986).

Espece	Ambito hogareño (hectareas)	Densidad (ind/hectarea)	¿Territorial?
<u>Sciurus aureogaster</u>	-----	0.70	si
<u>Sciurus deppei</u>	-----	1.00	si
<u>Heteromys desmarestianus</u>	0.11 a 0.20	7 a 8	--
<u>Dasyprocta mexicana</u>	1 a 2	0.27	--
<u>Agouti paca</u>	2 a 3	----	--

Tabla 7.5. Valores de área de vecindad genética y tamaños efectivos calculados a partir de ellas para especies de plantas.

Especie	Área de vecindad (m ²)	Tamaño efectivo (individuos)	Referencia
Hierbas:			
<u>Avena</u> <u>barbata</u>	2-16*	8-800*	Nic Lughadha y Parnell(1989)
<u>Borrichia</u> <u>frutescens</u>	2*	40-60*	Antlfinger(1982)
<u>Carduus</u> <u>nutans</u>	650-3500*	1281-3844*	Smyth y Hamrick (1987)
<u>Chamaecrista</u> <u>fasciculata</u>		100*	Fenster no publ.
<u>Delphinium</u> <u>nelsonii</u>	5.5	27.7	Waser y Price (1983)
<u>Ipomopsis</u> <u>aggregata</u>	34.5	68.9	Waser y Price (1983)
<u>Liatris</u> <u>cylindracea</u>	63*	300*	Nic Lughadha y Parnell(1989)
<u>Linanthus</u> <u>parryae</u>	30*	10-100*	Wright (1978)
<u>Lithospermum</u> <u>carolinense</u>	10-42*	4-10*	Nic Lughadha y Parnell(1989)
<u>Lupinus</u> <u>amplus</u>		18*	Nic Lughadha y Parnell(1989)
<u>Lupinus</u> <u>texensis</u>	6-13*	84-191*	Nic Lughadha y Parnell(1989)
<u>Menyanthes</u> <u>trifoliata</u>	14.8*	0.6-65*	Nic Lughadha y Parnell(1989)
<u>Phlox</u> <u>pilosa</u>	108*	1409*	Nic Lughanda y Parnell(1989)
<u>Plantago</u> <u>lanceolata</u>	0.4-16*	14-20*	Bos et al. (1986)
<u>Polygala</u> <u>vulgaris</u>	1.7-2.0*	165-204*	Lack y Kay (1987)

cont.pag.sig.

cont.Tabla 7.5

Especie	Area de vecindad (m ²)	Tamaño efectivo (individuos)	Referencia
<u>Primula</u> <u>veris</u>	6-38*	4-500*	Richard e Ibrahim(1978)
<u>Primula</u> <u>vulgaris</u>	0.5-20*	2-50*	Cahalan y Glendon(1985)
<u>Senecio</u> spp.	0.4-280*	4-3000*	Schmitt(1986)
<u>Thermopsis</u> <u>montana</u>		81*	Nie la, Baha y Parnell(1987)
<u>Trifolium</u> sp. (solo polen)	1.4-2.0*	2.6-2.8*	Eguarte no pub.
<u>Viola</u> <u>blanda</u>	16.13*	17*	Beattie y Culver(1979)
<u>Viola</u> <u>pedata</u>	25-97*	205-547*	Beattie y Culver(1979)
<u>Viola</u> <u>pennsylvanica</u>	43*	310*	Beattie y Culver(1979)
<u>Viola</u> <u>rostrata</u>	25*	167*	Beattie y Culver(1979)
Hierbas:			
MEDIA	134.40	363.86	
DESVIACION ESTANDAR	458.17	604.59	
MEDIANA	23.5	152.25	
N	20	22	
Arbustos, bejucos, etc:			
<u>Combretum</u> <u>fruticosum</u>	188*	6*	Eguarte y Dominguez no pub.
<u>Echeveria</u> <u>gibbiflora</u>	14.5*	18.6*	Vargas (1988)

cont.pag.sig.

cont. Tabla 7.5

Especie	Area de vecindad (m ²)	Tamaño efectivo (individuos)	Referencia
<u>Arboles:</u>			
<u>Astrocaryum</u> <u>mexicanum</u>	2551.97*	436.6*	Este trabajo.
<u>Cedrus</u> <u>atlantica</u>	33623	208	Crawford (1984a)
<u>Eucalyptus</u> <u>regans</u> (solo polen)	2800 (aproximada)	57*	Adams (1989)
<u>Fraxinus</u> <u>americana</u>	1766	4.4	Crawford (1984a)
<u>Fraxinus</u> <u>pennsylvanica</u>	42	16	Crawford (1984a)
<u>Populus</u> <u>deltoides</u>	1528	230	Crawford (1984a)
<u>Pinus</u> <u>cembroides</u>	1766	11	Crawford (1984a)
<u>Pinus</u> <u>elliotti</u>		365	Levin (1981)
<u>Pinus</u> <u>radiata</u>	29550	1-3200	Bannister (1965)
<u>Pseudotsuga</u> <u>taxifolia</u>	2101	26	Crawford (1984a)
<u>Psychotria</u> <u>faxiucens</u>	779*	70*	Equiarte y Pérez no publ.
<u>Ulmus</u> <u>americana</u>	1681	253	Crawford (1984a)
<u>Arboles:</u>			
MEDIA	7527.35	291.77	
DESVIACION ESTANDAR	12722.49	458.87	
MEDIANA	1766	138.36	
N	10	11	

*Calculadas originalmente con la fórmula de Crawford (1984b) o recalculadas con esta fórmula por Nic Lughadha y Parnell (1989)

Tabla 7.6. Estimación indirecta de la vecindad en *A. mexicanum* a partir de F_{st} con las fórmulas de Crow y Aoki (1984) y de Slatkin y Barton (1989).

Enzima	Adultos			Semillas		
	F_{st}	N^*	Vecindad	F_{st}	Nm	Vecindad
MDH	0.0318	4.28	26.70	0.0238	5.31	33.36
6-PGD	0.0563	2.36	14.83	0.0048	29.15	183.16
PGI	0.0141	9.83	61.76	0.0046	30.43	191.20
ADH	0.0537	2.48	15.58	0.0058	24.10	151.43
LAP	0.0422	3.19	20.04	0.0044	31.79	199.74
Vecindad promedio			27.78			151.78

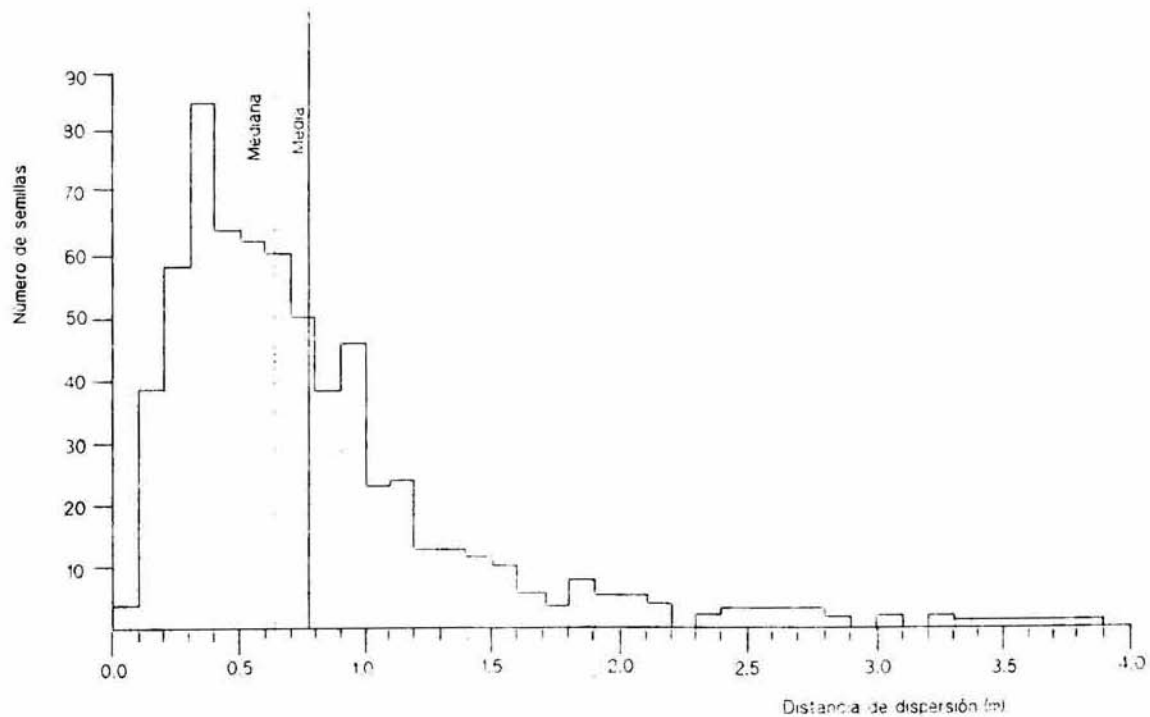


Figura 7.1. Distribución de las distancias a las que se dispersan principalmente las semillas de *Astrocaryum mexicanum* a partir de la palma madre en Los Tuxtlas, Ver.

Los datos incluyen 658 semillas y 45 madres.

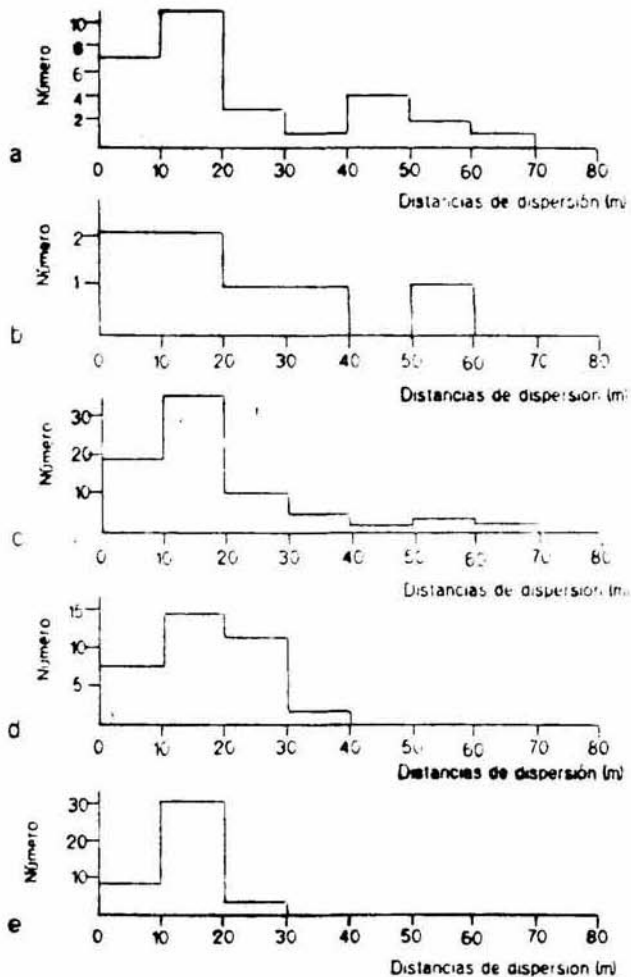


Figura 7.2. Distribución de las distancias a las que se dispersa el polen de Astrocarium mexicanum en Los Tuxtlas, Ver. estimadas con diferentes métodos.

- a) Polvos fluorescentes 1983.
- b) Polvos fluorescentes 1988
- c) Distancia mínima entre inflorescencias en fases complementarias.
- d) Análisis de paternidad, alelo 3 LAP, padre más probable.
- e) Análisis de paternidad, alelo 3 LAP, distancia mínima posible.

Capítulo ocho: Heterosis en Astrocarum mexicanum: relaciones entre la heterocigosis enzimática y el crecimiento y la fecundidad .

La heterosis se refiere a un incremento generalizado en el vigor general de los organismos, medido ya sea como su fertilidad, sobrevivencia, crecimiento, etc., que se encuentra asociado a mayores niveles de heterocigosis (Allendorf y Leary, 1986). Originalmente la palabra heterosis fue propuesta en 1914 por G.H. Shull como "un término descriptivo para el vigor híbrido, independientemente de su mecanismo" (Ledig, 1986). La contraparte de la heterosis es la "depresión endogámica", en la cual los individuos generados por apareamientos entre parientes tienden a tener una menor adecuación que los producidos por cruza exógamas (Mitton y Grant, 1984; Charlesworth y Charlesworth, 1987).

El fenómeno de la heterosis ha sido demostrado en gran cantidad de animales y plantas, aunque principalmente para organismos domésticos (Wright, 1977, Frankel y Soulé, 1981). Para organismos silvestres la evidencia no es tan concluyente ni abundante, aunque existen varias revisiones al respecto (Mitton y Grant, 1984; Allendorf y Leary, 1986; Ledig, 1986).

La heterosis tiene dos posibles causas: a) Por sobredominancia y b) Por dominancia (Ledig, 1986). La hipótesis de la sobredominancia mantiene que los heterocigos tienen realmente una adecuación más alta que los homocigos por sí mismos (Ziehe y Roberds, 1989). La hipótesis de la dominancia sostiene que en realidad lo que hace que los individuos menos heterocigos tengan una baja adecuación es que muchas veces son homocigos para genes recesivos deletéreos, que bajan la adecuación; en los individuos heterocigos no se expresan estos genes, al quedar enmascarados por sus alelos dominantes que funcionan normalmente y por lo tanto los heterocigos tienen una adecuación mayor (Lande y Schenske, 1985).

La discusión sobre la importancia en la naturaleza de cada una de las dos posibles causas de la heterosis no es más que una versión de la vieja polémica sobre los "modelos de la estructura genética de las poblaciones" (Dobzhansky, 1955; Lewontin, 1974, Nei, 1987). El modelo clásico mantenía que las poblaciones tenían poca variación genética y la selección natural sólo eliminaba a los mutantes, que en su inmensa mayoría son deletéreos. El modelo clásico apoyaría la hipótesis de la dominancia. El modelo balanceado consideraba que las poblaciones naturales presentaban gran cantidad de variación genética mantenida por selección a favor de los heterocigos. Los heterocigos serían superiores al tener una mayor cantidad de información genética, la cual les permitiría sobrevivir en una mayor variedad de ambientes, ser más estables en el desarrollo y en su fisiología, etc. Como ha señalado Lewontin (1985a) el modelo que actualmente domina el panorama de la genética de poblaciones es una versión corregida del modelo clásico, llamada por Lewontin (1974) el "modelo neoclásico" pero mejor conocida como "teoría neutral de la

evolución molecular" (Kimura, 1968, 1983) que sostiene que las poblaciones presentan niveles muy elevados de variación genética, pero que en su mayor parte esta variación no tiene relación con la adecuación y es mantenida por un balance entre la mutación y la deriva génica, y dentro de este modelo el principal papel de la selección natural es como fuerza "purificadora", eliminando a los mutantes.

Actualmente la mayor parte de los investigadores considera que la heterosis se explica en la mayoría de los casos por la hipótesis de la dominancia, tanto para organismos domesticados como para silvestres (Allendorf y Leary, 1986; Ledig, 1986; Charlesworth y Charlesworth, 1987; Nei, 1987), aunque en algunos casos, principalmente de animales, se tiene buena evidencias de heterosis generada por sobredominancia (Frankel y Soulé, 1981). Para plantas los ejemplos de sobredominancia son menos concluyentes (Ledig, 1986), aunque recientemente tanto Strauss (1986, 1987) como Bush et al. (1987) han presentado análisis que sugieren sobredominancia, cuando menos parcial, para dos especies de Pinus.

En términos generales, para estudiar la heterosis/ depresión endogámica se han usado tres métodos principales:

a) Generar líneas particulares a partir de cruza especiales, para de esta forma obtener, por ejemplo, líneas homocigas para un sólo cromosoma. Este método ha sido usado fundamentalmente en especies de Drosophila (Charlesworth y Charlesworth, 1987).

b) Obtener progenie con distintos niveles de endogamia y comparar su adecuación (Templeton y Read, 1983; Charlesworth y Charlesworth, 1987; Ritland y Ganders, 1987b; Levin y Bulinska-Radomska, 1988).

c) Estudiar las correlaciones entre alguna medida de la adecuación, como tasas de crecimiento, tamaño, edad, sobrevivencia, fecundidad, grado de simetría bilateral, etc. con el número de enzimas para las que es heterocigo el organismo (Schaal y Levin, 1976; Frankel y Soulé, 1981; Ledig et al., 1983; Mitton y Grant, 1984; Allendorf y Leary, 1986).

Este último método es el que tiene una aplicación más directa para el estudio de poblaciones naturales y ha sido muy usado en poblaciones silvestres de plantas (Schall y Levin, 1976; Mitton y Grant, 1980; Mitton et al., 1981; Ledig et al., 1983; Strauss, 1986; Govindaraju y Dancik, 1987). En este capítulo reporto un análisis de este tipo para Astrocaryum mexicanum en Los Tuxtlas Veracruz usando datos colectados a partir de 1975 sobre el crecimiento en altura y la producción de infrutescencias.

MATERIAL Y METODOS

El material genético consistió en infrutescencias de Astrocaryum mexicanum colectadas los años de 1987 en los sitios permanentes A, B, C y CC establecidos en 1975 (Piñero et al.,

1977). El sitio B se volvió a muestrear en 1988. Con éstas semillas se realizaron electroforesis en gel de almidón al 12.5 % en buffer de histidina (pH 7) de los embriones con los métodos señalados en los Capítulos 3, 4 y en el Apéndice II. En estos geles se tiñeron 5 enzimas polimórficas MDH, 6-PGD, PGI, ADH, LAP, descritas en los Capítulos 4 y 5. Los genotipos maternos fueron inferidos a partir de los genotipos de los embriones con el algoritmo de Ritland y Jain (1981) usando para esto el programa MLT de K. Ritland (1988), tal como se discutió en los Capítulos 5 y 6.

En relación al vigor de las plantas se usaron dos juegos de datos. Por una parte datos de infrutescencias producidas por planta desde 1975 a 1986, colectados por D. Piñero, J. Sarukhán y M. Martínez-Ramos y para 1987 por L. Eguiarte. Por otra parte se analizaron los datos de crecimiento por individuo, que son el incremento en la altura del tronco entre 1975 a 1981 colectados por M. Martínez-Ramos, D. Piñero y J. Sarukhán, medida esta altura (ya fuera la inicial o la final) como la distancia del suelo a la inserción de la hoja viva más antigua.

Los datos se analizaron por correlaciones de Pearson y no-paramétricas (Kendall y Spearman) y con análisis de varianza de una vía y con su equivalente no-paramétrico, la prueba de Kruskal-Wallis; la significancia de las regresiones no paramétricas se determinó con los métodos presentados por Sokal y Rohlf (1969) y Steel y Torrie (1980).

RESULTADOS

Se obtuvieron los genotipos multiloci para 91 plantas con datos de fecundidad y para 88 plantas con datos de crecimiento. En la Tabla 8.1 se presentan los datos por individuos y las medias y las desviaciones estándar para estas plantas en la altura inicial (valor mínimo 0.06, máximo 4.85 m), incremento en altura (valor mínimo 0, máximo 0.89 m), infrutescencias producidas (valor mínimo 1, dado que se tuvieron que reproducir cuando menos en 1987, o 1988 en el sitio B, para ser muestreadas, máximo 37) y el número de enzimas heterocígas (valor mínimo posible 0, máximo 5).

No se encontró a ningún organismo homocígo para las 5 enzimas, todos fueron heterocígos para cuando menos una enzima y el promedio fue de casi 3 enzimas heterocígas por individuo (Tabla 8.1). La media de infrutescencias producidas por individuos fue bastante elevada, 13.1, aunque su varianza también fue muy grande (50.6), mientras que las varianzas para los otros dos parám, el incremento en altura y la altura inicial fueron relativamente pequeñas.

Las matrices de correlaciones de Pearson (Tabla 8.2) y de correlaciones no-paramétricas (Tabla 8.3) sugieren una fuerte relación ($P < 0.01$) entre la heterocigosis y el crecimiento; y entre la fecundidad (medida como el total de infrutescencias producidas) y el tamaño inicial; en otras palabras, los individuos más heterocígos presentaron un mayor incremento en

altura y las palmas más altas son a su vez las más fecundas. Esto último ya había sido previamente descrito para la especie (Sarukhán, 1980; Sarukhán et al., 1984; ver Capítulo 2). La relación entre la heterocigosis y la fecundidad es muy pequeña y no significativa ($0.1 < P < 0.2$). Las otras correlaciones, heterocigosis y altura inicial, infrutescencias y crecimiento, crecimiento y altura inicial son sin lugar a dudas, no significativas.

Analicemos con otros métodos las correlaciones significativas con la heterocigosis. La relación entre el crecimiento y la heterocigosis resultó significativa tanto en el análisis de varianza (tomando en cuenta el diseño desbalanceado) de una vía para datos clasificados según el número de enzimas heterocigas ($F=8.013$, $P<0.001$) como en su equivalente no-paramétrico, la prueba de Kruskal-Wallis ($T=10.808$, $P=0.0288$). La pobre relación entre la fecundidad y la heterocigosis queda confirmada a su vez con un análisis de varianza de una vía ($F=1.356$, $P=0.256$), y por su equivalente no-paramétrico, la prueba de Kruskal-Wallis ($T=5.955$, $P=0.203$), ambas no significativas.

DISCUSION

De los distintos análisis estadísticos usados en este Capítulo considero que los más adecuados son los de regresiones no-paramétricas, ya que se violan los supuestos de la regresión paramétrica y para el análisis de varianza el diseño está muy desbalanceado, dado que los números de individuos en cada categoría van de 2 a hasta 45. Sin embargo, dado que todas las distintas pruebas sugieren los mismos patrones y muestran significancias similares, considero que se puede confiar en los resultados globales.

El crecimiento en altura absoluto se correlaciona bien con la heterocigosis: los individuos más heterocigos crecen con mayor rapidez.

Es posible que el crecimiento aquí reportado deba de ser estandarizado como función del tamaño o edad de la palma, en otras palabras utilizar el crecimiento relativo, pero al no existir en este juego de datos ninguna tendencia en relación al crecimiento como función del tamaño ($r = -0.022$, N.S.) no queda claro si dicha estandarización sea necesaria ni como realizarla. Por esa razón se presentan en la tabla 8.1 los datos en crudo.

Así, la fecundidad de un individuo de *A. mexicanum* es resultado de la interacción de varios componentes tales como: el genotipo; el sitio, actuando tanto la cantidad de luz (Pérez-I., 1990) como el tipo de suelo y de vecinos (Martínez-Ramos et al., 1988b); y la altura (Sarukhán et al., 1984) que a su vez es resultado de la interacción entre las dos variables anteriores (genotipo y sitio) con la edad del individuo. Que sea el crecimiento lo que correlaciona mejor con la heterocigosis concuerda con lo reportado por varios autores (ver revisión por Mitton y Grant, 1984).

La falta de correlación en este juego de datos entre incremento en estatura y fecundidad contradice lo sugerido por Sarukhán et al. (1984). Esto se puede deber a que se analizó el crecimiento absoluto o a que se usan básicamente plantas que se reproducen mucho, ya que son las más probables de ser muestreadas en un año dado, o a que se utilizaron sitios con poca perturbación (D. Piñero, com. pers.). Sería interesante estimar los niveles de heterocigosis de individuos adultos que nunca o casi nunca se reproducen, pero para esto se necesitarían desarrollar otros métodos, dado que se requeriría muestrear tejido de estos individuos y posiblemente usar otras enzimas de las analizadas en esta tesis (ver Capítulo Tres).

Como señalamos en la introducción, la heterosis puede tener dos posibles causas: por sobredominancia o por dominancia. Asimismo es posible que en los loci que estudiamos esté realmente operando la selección natural, o alternativamente que estén funcionando simplemente como marcadores genéticos: un individuo con una alta proporción de genes heterocigos para algunos loci en términos generales mantendrá esta relación en la mayor parte del genoma (aunque se sabe que existen partes del genoma mucho más variables que otras, Hartl y Clark, 1989). La primera hipótesis se relaciona con algunas versiones del modelo de la sobredominancia, por ejemplo con la llamada selección "balanceadora" (Dobzansky, 1975), mientras que la segunda se relaciona más bien a la hipótesis de la dominancia. Debido que sería poco probable que las cinco enzimas que escogí para realizar el estudio dadas sus características técnicas, como son que corrieran bien en buffer de Histidina, que se pudieran teñir y leer claramente y que no fueran muy costosas ni muy complicadas, a su vez resultaran relacionadas con la adecuación y la selección natural, considero más adecuada la hipótesis de la dominancia para explicar los patrones descritos en este capítulo, siguiendo a la mayoría de los investigadores dentro de esta área (Ledig, 1986). En otras palabras a la acumulación de genes recesivos deletéreos explicaría la heterosis y por lo tanto las enzimas analizadas estarían funcionando básicamente como marcadores genéticos. El largo tiempo de generación de la palma permitiría la acumulación de bastantes mutaciones, en su mayoría neutras o deletéreas pero recesivas; las tasas tan altas de polinización cruzada y el gran movimiento de polen producirían muy pocos individuos endógamos, por lo que existirían pocos mecanismos para eliminar la carga de genes recesivos de la población (ver Ledig, 1986).

Según la hipótesis de la dominancia, las correlaciones heterocigosis/adecuación no deben de ser muy fuertes ya que se tiene un muestreo muy pequeño del total del genoma de la planta, el cual incluye miles de loci (Mittton y Pierce, 1980; Chakraborty, 1981). Además tanto la fecundidad como el crecimiento son afectados por una infinidad de factores genéticos y ecológicos tanto bióticos y abióticos (Hartl y Clark, 1989).

La heterosis que aparentemente muestra *A. mexicanum* nos ayuda a explicar el exceso de heterocigos que describimos en el

Capítulo 4; las plantas más heterocigas son las que crecen más y/o, posiblemente, sean las más fecundas, las otras crecen menos y se tardan más en reproducirse, aumentando las probabilidades de morir (entre más edad tenga una planta, mayores son las probabilidades de que le caiga un árbol o una rama y la mate, Martínez-Ramos et al., 1988a) dejando nula o poca descendencia.

Alternativamente se puede pensar que la heterocigosis aumenta las probabilidades de sobrevivencia de las plantas y que por esa razón indirectamente encontramos relaciones positivas entre el crecimiento y la heterocigosis (D. Piñero, com. pers.). Esta idea no se puede explorar directamente en este momento, ya que se necesitaría seguir genéticamente una cohorte de plántulas en el tiempo; pero los datos indirectos sugieren que esto no sucede, dado que no existe ninguna relación entre la heterocigosis y el tamaño de las palmas ($r=0.20$, N.S.), que a su vez es un buen indicador de la edad de las mismas, mientras que si fuera cierta esta idea se esperaría tener todo tipo de genotipos en la palmas jóvenes y solo los más heterocigas en las más viejas.

Comparemos nuestros resultados con los de otros estudios análogos en la literatura. Para la compuesta perenne Liatris cylindracea, Schall y Levin (1976) estudiaron 2258 plantas para 15 loci polimórficos, y encontraron correlaciones paramétricas positivas entre la heterocigosis y tres características: la edad, el potencial reproductivo y la biomasa ($r= 0.382$, 0.167 y 0.205 , respectivamente). En este caso los individuos más heterocigas viven más, son más grandes y se reproducen más. Si bien este estudio fue criticado, especialmente en relación a su manera de asignar las edades de las plantas y a la aparente contradicción entre estos elevados niveles de heterosis y los altos niveles de endogamia descritos por los estadísticos F (Clegg et al., 1978; Brown, 1979), este es un estudio pionero en el área de la genética de poblaciones de plantas.

Para el árbol dioico Populus tremuloides Mitton y Grant (1980) trabajaron con 104 clonas y tres enzimas polimórficas, evaluando el crecimiento a partir de analizar los anillos anuales para 5 ramets por clona. Encontraron una correlación positiva del crecimiento con el nivel de heterocigosis, la edad y la altitud, más no con el sexo; el coeficiente de correlación parcial entre la heterocigosis y el crecimiento fue de 0.811 .

Para Pinus ponderosa y Pinus contorta no se encontró relación entre el crecimiento y la heterocigosis, usando más de 100 individuos para cada especie y 6 enzimas polimórficas para P. ponderosa y 4 para P. contorta (Mitton et al. 1981; Mitton y Grant, 1984; Linhart y Mitton, 1985). Sin embargo, para Pinus ponderosa parece haber una correlación positiva entre la heterocigosis y el crecimiento de la raíz una vez que el megagametofito, que es el tejido de reserva, se separa de la plántula (Mitton y Grant, 1984).

En otra especie de pino, P. rigida, Ledig et al. (1983) realizaron uno de los estudios más completos, al analizar el crecimiento en diámetro para 8 poblaciones, unos 50 individuos

por población y 21 loci polimórficos. La relación entre la heterocigosis y el crecimiento en diámetro resultó fuertemente dependiente de la edad del rodal. La correlación entre la heterocigosis individual y la tasa de crecimiento incrementaba cuando la edad promedio del rodal aumentaba. Los coeficientes de correlación tomaron valores entre -0.68 a 0.90 y fueron positivos en cinco poblaciones, (significativos en tres) y tres veces negativos (uno significativo). Posteriormente estos datos fueron reanalizados por Bush et al. (1987) usando el modelo de sobredominancia de Smouse (1986), que sugieren sobredominancia para algunas enzimas, sin embargo éste análisis no es concluyente.

En plántulas de Pinus banksiana, Govindaraju y Dancik (1987) midieron el crecimiento de la radícula en 9 ambientes contrastantes para 51 familias. Posteriormente evaluaron los niveles de heterocigosis por familia para 22 loci polimórficos. En todos los casos las correlaciones fueron positivas, menos en uno donde fue de 0, y en tres ambientes fueron significativas (en moderados y altos niveles de salinidad y en altos niveles de radiación luminosa), en los que los coeficientes de regresión paramétrica fueron 0.31, 0.31 y 0.32, respectivamente.

Una variación interesante la constituye el estudio de Strauss (1986, ver también 1987) realizado en Pinus attenuata con árboles producidos a partir de autopolinizaciones y de polinizaciones cruzadas, usando 183 árboles en total y 24 loci polimórficos. El encontró una correlación positiva significativa entre heterocigosis y crecimiento para ambos tratamientos, la cual fue mayor para los árboles producidos por autofertilización.

Para Picea engelmannii y Abies lasiocarpa, Shea (1987) exploró la relación entre la fecundidad, medida como la producción tanto de conos femeninos como masculinos, con la heterocigosis, usando para esto un análisis de varianza, y encontró que si bien en todos los casos los individuos menos heterocigos produjeron menos conos y los más heterocigos fueron los más fecundos, los patrones no fueron significativos en ningún caso. Este estudio, junto con el nuestro, sugieren que efectivamente la fecundidad se ve más fuertemente afectada por el tamaño que por el genotipo o la edad, tal como ha sido descrito para gran cantidad de plantas (Werner y Caswell, 1977; Linhart y Mitton, 1985; Caswell, 1989).

Como conclusiones para este capítulo podemos decir que comumente la heterocigosis afecta al crecimiento de las plantas, especialmente a las de vida larga, pero que esto no sucede ni en todas las especies ni para un misma especie necesariamente en todas las condiciones y edades. Asimismo la correlación rara vez es fuerte, por lo que se requieren de tamaños de muestra bastante grandes para demostrarla. Esta correlación entre heterocigosis y crecimiento nunca ha sido demostrada en hierbas. Solo en un estudio, (en Liatris cylindracea), se ha reportado una correlación significativa entre heterocigosis y fecundidad. En general no se ha llegado a un acuerdo sobre como analizar estadísticamente la heterosis, ya que la mayor parte de los

investigadores han usado regresiones paramétricas, aunque sean claramente poco adecuadas para este tipo de datos (Steel y Torrie, 1980), excepto en el trabajo de Shea (1987), donde realizó submuestreos al azar de sus datos para balancear el diseño y poder realizar un análisis de varianza.

La existencia de heterosis en nuestra especie en particular y en árboles en general representa un problema importante para la conservación; si se mantienen poblaciones muy pequeñas *in situ* o *ex situ*, los tamaños efectivos son pequeños y en pocas generaciones se van a comenzar a llevar a cabo cruces entre parientes, que producen individuos homocigos, y por lo tanto que sobreviven o se reproducen menos. Expurgar genes letales (Templeton y Read, 1983) o tratar de formar líneas puras (Frankel y Soulé, 1981), son estrategias posibles, aunque muy complicadas y costosas y sólo en el caso de que se cumpliera la hipótesis de la dominancia serían útiles, dado que si la sobredominancia tiene alguna importancia las líneas heterocigas siempre van a tener mejor funcionamiento que las homocigas.

Para demostrar conclusivamente que *A. mexicanum* presenta heterosis y como ésta opera considero que se necesitarían las siguientes observaciones:

- a) Datos de un mayor número de enzimas obtenidas directamente de los tejidos de los adultos.
- b) Los genotipos multiloci de todos los individuos adultos para los cuales se tienen datos de fecundidad y crecimiento, incluyendo los genotipos de los que nunca o casi nunca se han reproducido.
- c) Datos de estas mismas enzimas para plántulas, juveniles, y pre-reproductivos.
- d) Si fuera posible, seguir estos grupos en el tiempo y ver si la sobrevivencia se correlaciona con los genotipos.
- e) Realizar un análisis más fino, enzima por enzima, o como el propuesto por Smouse (1986) que comentamos anteriormente.

Tabla 8.1: Datos de los individuos estudiados en el análisis de la heterosis en Astrocaryum mexicanum en Los Tuxtlas, Ver.

Individuo	Altura 1975 m	Incremento altura 1975-1981 m	N. de infrutescencias 1975-1987	N.enzimas heterocigas
A 10	2.50	0.20	18	4
A 11	3.50	0.20	9	4
A 14	2.62	0.18	11	1
A 20	1.67	0.10	17	3
A 41	2.67	0.33	15	2
A 47	3.13	-	22	5
A 50	2.73	0.15	14	2
A 51	2.00	0.35	19	3
A 56	2.05	0.35	19	4
A 67	2.58	0.32	21	2
A 69	3.08	0.12	6	3
A 75	-	-	28	3
A 77	2.17	0.33	13	4
A 78	3.05	0.69	26	3
A 96	2.48	0.18	10	2
A 97	1.45	0.39	14	2
A 100	2.55	0.00	10	2
A 109	4.60	0.18	14	2
A 110	1.93	0.10	12	2
A 121	2.47	0.50	7	3
A 123	3.10	0.25	6	4
A 127	2.87	0.22	9	2
A 137	1.70	0.23	10	2
A 138	3.60	0.24	15	3
A 152	3.55	0.49	21	3
B 1	2.70	0.33	14	3
B 4	2.50	0.16	10	3
B 8	1.50	0.60	7	2
B 15	4.30	0.30	32	3
B 27	2.60	0.39	11	3
B 31	3.30	0.89	25	4
B 34	2.50	0.32	4	3
B 40	1.50	0.27	8	3
B 41	2.89	0.11	17	3
B 42	3.20	0.87	7	4
B 52	1.75	0.27	11	3
B 61	1.90	0.30	5	3
B 73	1.47	0.35	6	2
B 94	0.90	0.38	9	3
B 102	3.48	0.17	23	3
B 105	0.40	0.44	1	3
B 107	4.20	0.41	37	3
B 112	1.25	0.49	15	4
B 113	1.30	0.25	12	4
B 117	1.14	0.20	1	4
B 119	1.55	0.45	18	5
B 122	1.52	0.42	18	4

cont. pag. sig.

cont. Tabla 8.1

Individuo	Altura 1975 m	Incremento altura 1975-1981 m	N. de infrutescencias 1975-1987	N.enzimas heterocigas
B 128	3.10	0.37	26	3
B 131	0.90	0.77	16	4
B 133	1.02	0.20	7	3
B 139	2.55	0.19	13	2
B 146	1.83	0.43	18	5
C 2	1.75	0.36	7	2
C 8	3.95	0.80	12	3
C 17	1.05	0.80	2	2
C 19	2.65	0.32	7	3
C 22	1.95	0.55	11	3
C 23	1.00	0.45	16	4
C 27	3.48	0.23	18	3
C 29	4.10	0.66	10	4
C 30	4.85	0.32	14	3
C 37	1.95	0.45	20	3
C 39	1.55	0.45	15	4
C 46	3.50	0.55	10	2
C 50	4.05	0.27	14	3
C 51	3.75	0.55	11	3
C 53	3.95	0.41	12	3
C 54	2.00	0.77	11	3
C 58	1.50	0.46	12	3
CC 6	2.20	0.13	13	1
CC 21	1.00	0.50	8	4
CC 23	1.40	0.35	11	3
CC 24	2.10	0.40	17	2
CC 26	2.00	0.15	26	3
CC 33	2.25	0.25	17	2
CC 36	1.70	0.25	11	3
CC 38	1.40	0.06	1	2
CC 39	1.90	0.28	16	2
CC 40	2.60	0.19	10	2
CC 41	1.10	0.10	1	3
CC 45	0.90	0.73	12	3
CC 51	0.85	0.15	7	3
CC 54	0.30	0.46	4	3
CC 55	0.06	0.38	4	2
CC 56	2.50	0.50	24	3
CC 57	2.70	0.38	19	3
CC 58	2.90	0.15	19	1
CC 64	2.40	0.50	8	3
CC 69	-	-	10	3
CC 70	3.15	0.33	30	4
MEDIA	2.43	0.36	13.1	2.9
DESVIACION ESTANDAR	1.03	0.19	7.12	0.8
N	88	87	90	90

Tabla 8.2: Matriz de correlaciones paramétricas de Pearson entre heterocigosis, la reproducción, el crecimiento y la altura inicial en A.mexicanum en Los Tuxtlas, Ver.

	Numero de infrutescencias	Crecimiento	Altura Inicial
Heterocigosis	.153	.307**	.020
N. de infrutescencias		.083	.422**
Crecimiento			-.022

**P<0.01

Tabla 8.3: Matriz de correlaciones no-paramétricas entre heterocigosis, la reproducción, el crecimiento y la altura inicial en A.mexicanum en Los Tuxtlas, Ver. Sobre la diagonal correlación de Spearman, bajo la diagonal correlación de Kendall.

	Hetero.	N. de infrutescencias	Crecimiento	Altura inicial
Heterocigosis		.153	.318**	.034
N. de Infrutescencias	.092		.087	.377**
Crecimiento	.198**	.060		-.066
Altura inicial	.020	.262**	-.044	

**P<0.01

Capítulo Nueve: Discusión general: Genética de árboles tropicales y algunas ideas sobre su conservación. Conclusiones.

9.I.- Genética de poblaciones de árboles tropicales

La literatura sobre genética de poblaciones en plantas es muy amplia, como se puede desprender de revisar las tablas comparativas que presento en los diferentes capítulos de esta tesis. Sin embargo, la mayor parte de estos estudios sólo contemplan la estimación de unos cuantos parámetros genéticos y en general no consideran ningún dato ecológico, como podría ser información sobre su demografía o biología reproductiva; estos datos son centrales para interpretar los parámetros genéticos y poder hacer inferencias válidas y relevantes en relación a problemas evolutivos y de conservación. Las principales excepciones a esta tendencia son los trabajos para gramíneas de R. Allard y S. Jain, los trabajos de D. Levin y B. Schaal, principalmente la ya antes citada investigación con Liatris cylindracea y los trabajos sobre coníferas del grupo de Colorado, en el que destacan Y. B. Linhart y J.B.Mitton. Esta situación se agudiza con relación a los árboles tropicales. Los datos presentados en esta tesis constituyen un caso especial dentro de la literatura de plantas tropicales, debido a que se integran dentro de un estudio mucho más amplio, en el que se conjuntan observaciones tanto de demografía, de biología reproductiva y de genética de poblaciones. De cualquier forma, la comparación de nuestro trabajo con los estudios de genética de árboles tropicales sugiere varios patrones que a continuación revisaremos.

9.I.a. Variación genética:

En la mayor parte de las especies los niveles de variación genética son relativamente grandes, con un rango para la proporción de loci polimórficos (P) de entre cero (Faramea occidentalis, Hamrick y Loveless (1986)) a 0.543 (Bertholletia excelsa, Buckley et al. (1988)), y un rango de heterocigosis promedio (H) entre cero (Faramea occidentalis, Hamrick y Loveless (1986)) a 0.216 (Sorocea affinis, Hamrick y Loveless (1986)). Faramea occidentalis parece ser una especie atípica con respecto a la variación genética, dado que es la única en la que no se ha encontrado variación genética; por otra parte en el trabajo de Hamrick y Loveless solo se estudió la Isla de Barro Colorado, en Panamá, y esta población podría no ser representativa para la especie. Además de F. occidentalis, la otra especie de árbol tropical en la que se han reportado niveles relativamente bajos de variación genética es Acacia mangium, esta especie se distribuye en el norte de Australia, Nueva Guinea y varias islas de Indonesia, y en un estudio de 11 poblaciones, que representan la mayor parte de su rango de distribución, Moran et al. (1989) reportan una P de 0.067 y una H de 0.017. Los autores explican estos bajos niveles de variación en términos de una fuerte reducción de su distribución a una población pequeña en Nueva Guinea durante una o más de las fases interglaciares seguidas por expansiones durante uno de los periodos de puentes de tierra o por dispersión de semillas por aves y posterior establecimiento.

Astrocaryum mexicanum con una P de 0.318 y una H de 0.153 se puede considerar como un árbol tropical típico en términos de la variación genética.

Aunque la gran mayoría de los árboles tropicales presentan niveles muy elevados de variación genética similares a los que se han reportado para otros árboles, principalmente coníferas (Hamrick y Loveless, 1986; Ledig, 1986), en otras formas de vida tropicales los niveles de variación parecen ser substancialmente más bajos. Por ejemplo, en un estudio de 5 especies de arbustos del género *Lisianthus*, Sytma y Schaal (1985) reportan un rango de entre $P=0.6$, $H=0.6$ (*L.skinneri*) a $P=0.373$, $H=0.106$ (*L.laurantiacus*). En otro estudio de 3 especies de arbustos del género *Piper*, Heywood y Fleming (1986) reportan a su vez un rango de entre $P=0.00$, $H=0.00$ (*P.pseudo-fulgineum*) a $P=0.095$, $H=0.033$, valores comparativamente muy bajos.

9.1.6. Diferenciación geográfica:

Los niveles de diferenciación genética como función de la distancia geográfica pueden ser descritos por el parámetro F_{st}/G_{st} (que como ya señalamos son equivalentes, Nei (1987)) y tienden a ser muy pequeños en árboles tropicales. Para *Bertholletia excelsa* sólo alrededor del 3.75% de la variación genética se encuentra entre sitios (Ruckley et al., 1988), y en 8 especies de árboles tropicales Loveless y Hamrick (1987) reportan que en promedio sólo el 5.0% de la variación genética se debe al componente entre sitios (rango de 2.1% en *Quararibea asterolepis* a 9.4% en *Acalypha diversifolia*). La excepción a este patrón es otra vez *Acacia mangium*, donde el 11.3% del total de la variación genética se encuentra entre sitios; como ya habíamos comentado esta especie tiene una distribución en islas reales, separadas por cientos de kilómetros de mar, lo que posiblemente representa una barrera importante al movimiento de polen y semillas (Moran et al., 1989a). El valor promedio reportado en este estudio para *A.mexicanum* de 4.25% se adhiere al patrón general. En relación a este parámetro, las especies de arbustos del género *Piper* estudiadas por Heywood y Fleming (1986) en Costa Rica se comportan de manera similar a los árboles, así en *Piper amalago* la variación genética que se encuentra entre sitios es de sólo el 5.7%, y los autores señalan que datos preliminares sugieren que las poblaciones de esta especie en Santa Rosa, Costa Rica son genéticamente indistinguibles a las que se encuentran en Los Tuxtlas, Veracruz, México.

Estos índices F_{st}/G_{st} nos indican que prácticamente no existen diferencias genéticas entre sitios, o en otras palabras, que la mayor parte de la variación genética, entre el 80 y el 90% se encuentra en un sólo sitio. Esta escasa diferenciación genética tiene dos posibles causas. La primera es que exista altas tasas de flujo genico entre los distintos sitios. La otra es que hace muy poco tiempo se fundaron las poblaciones y la deriva genética y la selección natural no ha tenido tiempo de actuar y hacerlas diferentes, en otras palabras a que todavía no se ha llegado al equilibrio (Slatkin, 1987; 1989). Con la información que tenemos actualmente es difícil apoyar alguna de

las dos hipótesis, dado que a pesar de que tenemos evidencia que los movimientos tanto de polen y de semillas, y en consecuencia, las vecindades de los árboles tropicales pueden ser muy grandes, realmente sabemos muy poco sobre posibles movimientos a larga distancia de genes. Sobre la historia de la vegetación neotropical tampoco se sabe mucho, aunque en una revisión sobre el tema Toledo (1982) sugiere que hace unos 20,000 años prácticamente desapareció la selva tropical en México para comenzar su recolonización a partir de una serie de refugios (y posiblemente Los Tuxtlas actuó como uno de ellos) hace solo unos 11,000 años. Independientemente de estas especulaciones, algo interesante es que en varias especies de coníferas se han reportado también niveles de diferenciación muy pequeños (Hamrick, 1987; Govindaraju, 1989), que generalmente han sido relacionados con movimientos de polen a grandes distancias, dado que son polinizadas por viento.

En *A. mexicanum* las evidencias de diferenciación geográfica, descritas con el índice F_{st} y con las distancias genéticas de Nei, señalan que esta diferenciación es muy pequeña. Esto en parte se puede entender considerando la cercanía entre sitios, pero aun a esta escala los niveles de diferenciación son comparativamente muy bajos en relación a los reportados en otros estudios análogos. Es conveniente señalar que cuando se comparan F_{st}/G_{st} es muy importante tener en cuenta la distancia entre los sitios o poblaciones de muestreo. Esto se muestra muy claramente en *Swartzia simplex* var. *ochracea* estudiada por Loveless y Hamrick (1987) y Hamrick, (1987) en varias localidades: al considerar sólo 3 sitios dentro de la Isla de Barro Colorado, Panamá, la G_{st} era de 3.5%, al ampliar a varios sitios en Panamá y Costa Rica, se incrementó a 5.5%.

Sin lugar a dudas sería interesante hacer estudios de genética de poblaciones de otras poblaciones de *A. mexicanum* alejadas geográficamente de Los Tuxtlas, las cuales aparentemente difieren de la de Los Tuxtlas en varios parámetros demográficos y de historia de vida (Vite, 1985). Estos estudios nos permitirían analizar indirectamente los niveles de flujo génico en la especie y posiblemente evaluar la genealogía de las poblaciones.

9.1.c. Exceso de heterocigos:

Sobre el exceso de heterocigos, podemos comentar que se han reportado en otros árboles tropicales índices de fijación F en general muy cercanos a cero, pero en algunos casos se han encontrado excesos de heterocigos, como en un sitio de *Bertholletia excelsa* (O'Malley et al., 1989), y para los arbustos *Lisianthus habensis* y *L. aurantiacus* (Sytsma y Schaal, 1985). También se han reportado índices de fijación negativos en varias especies de plantas templadas, entre las que destacan varias especies de coníferas, como en *Pinus monticola* (El-Kassaby et al., 1987), *Pinus ponderosa* (Linhart et al., 1981), *Picea engelmanni* y *Abies lasiocarpa* (Shea, 1987). Este exceso de heterocigos puede deberse a patrones peculiares de cruce o a mayor sobrevivencia o vigor de individuos heterocigos, como parece suceder en relación al crecimiento en *A. mexicanum*. Este

mayor vigor de los individuos más heterocigos se ha reportado en varias especies de plantas, principalmente de árboles (Mitton y Grant, 1984). Sin embargo éste es el primer reporte documentado de heterosis para una planta tropical, aunque previamente este fenómeno había sido sugerido por Heywood y Fleming (1986) para tratar de explicar los índices de fijación F cercanos a cero en Piper amalago, cuando a partir de la tasa de polinización cruzada se esperaría una elevada endogamia.

9.I.d. Tasas de polinización cruzada:

Las tasas de polinización cruzada en árboles tropicales parecen ser en general muy cercanas a uno, por ejemplo para Bertholletia excelsa O'Malley et al. (1987) reportan una t de 0.849, para Phitecellobium pedicellare O'Malley y Bawa (1988) reportan una t de 0.951, mientras que para A. crassicarpa y para A. auriculiformis Moran et al. (1989b) reportan una t de 0.960 y de 0.925, respectivamente. El valor que nosotros encontramos en promedio para A. mexicanum de 0.998 es muy cercano a los anteriores. En otras palabras, en A. mexicanum las probabilidades de autofecundación son prácticamente nulas, lo cual está de acuerdo con lo esperado a partir de las observaciones de biología floral (Burquez et al., 1987). Por otra parte se tienen buenos datos ecológicos que señalan que en la mayoría de los árboles tropicales se presentan una serie de mecanismos que impiden o reducen mucho las oportunidades de autofertilización, como son la heterostilia, el dioicismo (sexos separados), el monoicismo (flores de cada sexo separadas, como es el caso de A. mexicanum), dicogamia (separación temporal de las funciones masculinas y femeninas dentro de una flor, o inflorescencia, como en A. mexicanum) o autoincompatibilidad (Bawa, 1974, 1979; Bawa et al., 1985; Bullock, 1985). En contraste, para el arbusto Piper amalago, Heywood y Fleming (1986) reportan una tasa de polinización cruzada t intermedia de 0.578, significativamente distinta a 1, que sugiere altas proporciones de autopolinización. En conclusión podemos decir que en la mayor parte de los árboles las tasas de fecundación cruzada son muy grandes, con un rango entre 0.85 a 1.0. Asimismo podemos señalar que los árboles tropicales en general tienen tasas de polinización cruzada más parecidas a las coníferas (rango 0.89-0.98) que a árboles del género Eucaliptus en Australia, el cual incluye especies templadas, subtropicales y tropicales (rango 0.69 a 0.86) (Schemske y Lande, 1985; Brown et al., 1985).

9.I.e. Tamaño efectivo:

Sobre el tamaño efectivo de las poblaciones de plantas tropicales, sólo existen las estimaciones de la vecindades realizadas por nosotros en los árboles Astrocaryum mexicanum (área de vecindad 2487.5 m cuadrados, $N_e = 425.6$), y Psychotria faxluçens (área de vecindad 779 m cuadrados, $N_e = 70$, N. Pérez y L. Eguiarte no publicado) y la del bejuco Combretum fruticosum, (área de vecindad 188 m cuadrados, $N_e = 6$, L. Eguiarte y C. Domínguez, no publicado). Para otras plantas tropicales sólo existen estimaciones de movimiento de polen, como las de Linhart (1973) para varias especies herbáceas del género Heliconia, las

de Webb y Bawa (1983) para el arbusto Malvaviscus arboreus y para la hierba Cnidocolus urens, y las de Linhart et al. (1987) para dos especies de acantáceas herbáceas (Razisea spicata y Hansteinia blepharorachis) y en todas ellas se detectaron movimientos de polen de más de 25 metros, lo cual podría generar vecindades bastante grandes.

Indirectamente se pueden hacer estimaciones de la vecindad a partir de las estimaciones de F_{st}/G_{st} , para lo cual podemos aproximar N_m usando la fórmula de Crow y Aoki (1984) $F_{st} = 1/(4N_m a + 1)$, donde $a = (n/(n-1))^2$ y n es el número de subpoblaciones, la que nos da valores para las diversas especies tropicales antes citadas de entre 1.07 (Acalypha diversifolia) a 5.719 (Quararibea asterolepis). Seguidamente podemos usar la fórmula de Slatkin y Barton (1989) N_e por vecindad = $2 * 3.1416 * N_m$, que a su vez nos da valores de entre 6.72 (A. diversifolia) a 32.5 (Q. asterolepis), todos los cuales se pueden considerar altos para plantas en general (Hamrick, 1987). Para A. mexicanum obtenemos una estimación de N_m de 4.43 y de N_e de 27.8 individuos en adultos y de N_m de 24.16 y de N_e de 151.8 en las semillas, altas para las estimadas con estos métodos (Hamrick 1987; Slatkin, 1987), aunque menores que las estimaciones directas a realizadas a partir del movimiento del polen y semillas.

9.I.f. El modelo de Ledig (1986):

Un modelo que explica la mayor parte de los patrones comentados anteriormente es el sugerido por primera vez por Ledig (1986) para coníferas en particular: la larga vida de los árboles, su arquitectura y la totipotencialidad de los meristemas permiten que se acumulen gran cantidad de mutaciones somáticas, y la mayoría de estas son deletéreas y recesivas. Si estos árboles se autofertilizan, esta carga mutacional generará una gran proporción de progenie homociga para estos alelos mutantes que expresará estas mutaciones; por lo tanto se seleccionarán a favor los árboles que presenten la menor tasa de autofertilización, ya que de esta forma se cruzarán con individuos heterocigos para otras mutaciones y su progenie no expresará esta carga. Pero la fertilización cruzada a su vez mantiene una carga genética muy grande. En plantas anuales no se acumulan las mutaciones somáticas más de un año y el mecanismo para eliminar esta carga se da también cada año al producirse gran cantidad de progenie, parte de la cual es homociga para estos genes deletéreos y es eliminada por la selección natural. En árboles, al ir aumentando la carga genética de la población resulta cada vez más costoso producir progenie resultado de endogamia (dado que esta progenie va a tener una adecuación mucho menor que la progenie resultado de cruza exógama), por lo que cada vez será más difícil que se seleccionen individuos que se autopolinicen. Así la gran variación se mantendría por mutación y por los sistemas de cruza y movimientos a grandes distancias de polen y semillas. Las altas tasas de polinización cruzada son al mismo tiempo consecuencia y, cuando menos en parte, causa de la gran variación genética que se mantiene. Según esta hipótesis la heterosis es sólo una consecuencia de todo esto, los individuos resultado de autopolinización o por cruza entre parientes son los menos aptos,

al expresarse estos genes recesivos, por lo que la correlación entre el número de enzimas heterocigas y el vigor debe de resultar positiva. En este modelo se explica a la heterosis según la hipótesis llamada de la dominancia, como ya señalamos en el Capítulo Ocho. También se ha reportado una fuerte depresión endogámica en la producción de progenie resultado de autofertilización y cruza entre parientes y en la adecuación posterior de esta progenie en la mayoría de las especies de árboles estudiados, fundamentalmente coníferas (Ledig, 1986; Charlesworth y Charlesworth, 1987). Sería realmente muy importante estudiar aspectos de la depresión endogámica en árboles tropicales, que de acuerdo con éste modelo se puede predecir que debe de ser muy elevada.

Evolutivamente se podrían seleccionar mecanismos que minimizaran las cruza entre parientes, maximizando el movimiento de polen y semillas, y de esta manera se obtendrían índices de fijación (F y F_{is}) muy pequeños y diferenciación genética entre sitios (estimada ya sea por la F_{st}/G_{st} o por la distancia genética de Nei) también muy pequeños. Al mismo tiempo las vecindades y los tamaños efectivos deben de ser relativamente grandes y por lo tanto en términos generales se minimizan los efectos de la deriva genica en la evolución de las poblaciones de árboles, tropicales o no.

Lo interesante es que éste modelo parece cumplirse en todas las plantas con hábitos arborescentes, no importa que sean coníferas, eucaliptos o árboles tropicales, lo cual implica que estos patrones no son causados por restricciones filogenéticas, sino que son generados por la ecología de los organismos. La estructura genética de *Astrocarium mexicanum*, una monocotiledonea, se parece más a la de otros árboles tropicales reportados en la literatura, que son dicotiledoneas, y a las coníferas, que a otras monocotiledoneas herbáceas, a pesar de estar más relacionada filogenéticamente a estas últimas.

Sin embargo, aunque sean patrones generales, es fácil concebir que puedan haber excepciones. Por ejemplo, aunque las vecindades sean grandes, los tamaños efectivos pueden llegar a ser relativamente pequeños si las densidades son muy bajas (Crawford, 1984a), o si las poblaciones se ven muy reducidas. Esto posiblemente ha sucedido en el pasado debido a los cambios climáticos que parecen haber afectado fuertemente a las selvas tropicales en Latinoamérica (Toledo, 1982). También algunas especies pueden llegar a tener poca variación si han pasado por estos cuellos de botella o recientemente han aumentado rápidamente su rango de distribución a partir de algunos individuos fundadores (Ledig, 1986). Otras plantas presentan poco flujo genico, como parece ser el caso de *Acacia mangium* (Moran et al., 1989a). La pérdida reciente de los dispersores de varias especies de plantas con la llegada del hombre a América (Janzen y Martin, 1982) probablemente ha aumentado niveles de endogamia, al quedar casi todas las semillas alrededor de su madre. Por otra parte no hay que olvidar que una gran proporción de las plantas tropicales que existen actualmente presentan distribuciones endémicas (Gentry, 1986), por lo que los tamaños

de población son limitados. En estas la deriva génica puede jugar un papel muy importante.

9.I.g. El proceso microevolutivo en los árboles tropicales:

En relación al proceso adaptativo en los árboles tropicales, podemos retomar los valores de N_m obtenidos anteriormente. Generalmente se considera que cuando tenemos valores de N_m mayores de uno, la importancia de la deriva génica es despreciable (Hamrick, 1987; aunque en algunas condiciones la deriva génica puede ser importante hasta valores de N_m de alrededor de 5, Kimura, 1983). Esto sugiere que posiblemente para árboles tropicales en general, y seguramente para A. mexicanum en particular la selección natural sea la fuerza evolutiva dominante. Las grandes depresiones endogámicas que presentan la mayor parte de los árboles, (Ledig, 1986; Charlesworth y Charlesworth, 1987), las altas tasas de polinización cruzada (t) y los bajos valores de índice de fijación (F) estimados hasta la fecha sugieren que la endogamia generalmente es un fenómeno poco común en árboles. Estas observaciones se oponen a algunas ideas que se propusieron para tratar de explicar la gran diversidad en especies de árboles tropicales como generada por especiación iniciada por supuestas altas tasas de autofecundación, endogamia y deriva génica (Federov, 1966). Sin embargo es posible que en especies endémicas, en poblaciones relictuales de algunas especies o en condiciones en las que los tamaños efectivos sean muy pequeños, como durante los cambios climáticos en el pasado, podrían actuar fuertemente la endogamia y la deriva génica. Una sugerencia importante sería comparar la estructura genética de especies abundantes de distribuciones amplias, como las de los árboles tropicales estudiados hasta la fecha, con otros que se encuentran siempre a muy bajas densidades, o que presentan distribución restringida. Alternativamente, se pueden hacer estudios comparativos dentro de especies con altas y bajas densidades entre sitios. En relación a la teoría evolutiva se podría explorar la posibilidad de que se cumpla para estas especies el modelo de S. Wright de los equilibrios cambiantes (1932, 1977; para una discusión del modelo, ver Eguiarte, 1986; Slatkin, 1989).

9.II.- Genética y conservación de árboles tropicales:

Los patrones discutidos en la sección anterior nos sugieren algunas ideas relevantes para la conservación de árboles tropicales. En primer lugar creo que es importante distinguir conservar de preservar (Frankel y Soule, 1981). Por preservar ellos se refieren al hecho de mantener vivos algunos individuos de una especie, mientras que cuando se hace conservación se mantienen a las poblaciones de tal forma que pueden seguir adaptándose a su medio ambiente natural y sujetas a todos los procesos evolutivos. Tanto para los de programas de conservación como para los de preservación, la genética de poblaciones es central al aportar una serie de lineamientos y metodologías (Franklin, 1980; Frankel y Soule, 1981; Brown y Clegg, 1983; Schonewald-Cox et al., 1983; Ledig, 1986; Eguiarte y Piñero,

1990). Los llamados programas ex situ, como son bancos de germoplasma, jardines botánicos, zoológicos, etc., si bien pueden ser útiles para ciertos objetivos (Frankel y Soulé, 1981), solo preservan parte del material genético de las poblaciones, dado que el número de individuos que pueden mantener es limitado y es muchas veces es muy reducido (Franklin, 1980). Hay que agregar a este muestreo del material genético, la posible endogamia y deriva génica producidas al mantenerse poblaciones pequeñas y aisladas, la eventual adaptación que sufren las poblaciones al ser sometidas a nuevas condiciones, y la posible domesticación, por lo que al final se termina preservando algo parecido a la especie original, que vive bien en un ambiente artificial, pero tan distinto a la especie original que su eventual reintroducción exitosa a la naturaleza se vuelve muy poco probable (Frankel y Soulé, 1981). Eventualmente la conservación debe ser nuestra meta y sólo se puede lograr cuando se mantienen ecosistemas naturales, o sea a través de los llamados programas de manejo in situ. Por otra parte, al hacer conservación in situ se pueden proteger no solo las especies blanco, sino también la comunidad completa (Eguiarte y Piñero, 1990).

9.II.a. La conservación de los árboles:

Los árboles constituyen un excelente blanco para los esfuerzos conservacionistas, ya que ellos determinan en buena medida al resto de la comunidad (Eguiarte et al., 1987). La extinción de un árbol, especialmente si es dominante o clave, gensu Gilbert (1980), posiblemente implica una modificación extensa de la comunidad (Therborg, 1986; Eguiarte et al., 1987). Los árboles no sólo representan organismos importantes para otras plantas con las que compete por agua, luz, nutrientes, sino que alimentan con sus hojas, hojarasca, raíces, madera, flores y frutos a gran cantidad de animales (Eguiarte et al., 1987). Además modifican fuertemente el microclima de la región y el ciclo de agua y de muchos nutrientes.

Por otra parte, los tiempos de vida tan largos de los árboles implican que sus cambios son a una escala temporal mayor que la humana y por lo tanto nos resulta difícil entenderlos, pero sin lugar a duda estos cambios a gran escala temporal tienen un impacto más fuerte en los ecosistemas que otras modificaciones de las cuales se puede recuperar a corto plazo. Así, considero que si nos centramos en la tarea de conservar árboles probablemente estemos defendiendo de la mejor y más práctica manera a todo el ecosistema.

9.II.b. Número y tipo de reservas:

La baja diferenciación geográfica en árboles de amplia distribución implica que no se necesita una infinidad de reservas perfectamente vírgenes para conservarlos. Unas cuantas reservas serían necesarias, ya que en cada una de ellas se encuentra prácticamente la misma variación genética. Lo importante es que estas reservas deben ser grandes, lo más grande posible. Si bien para A. mexicanum en una hectárea de vegetación bien conservada tendríamos unas cuatro veces su tamaño efectivo, en árboles menos

abundantes se requeriría una área mucho mayor. Si se mantienen menos individuos de los que se necesitan para tener un tamaño efectivo, la tasa de pérdida de variación genética, o el incremento en la endogamia, van a verse incrementados. Por lo tanto un objetivo para la conservación genética debe ser mantener poblaciones con cuando menos un tamaño efectivo. Por ejemplo, considerando como representativas de los extremos de tamaños efectivos de árboles tropicales en general a nuestras dos estimaciones de tamaños efectivos de 70 individuos para Psychotria faxlucens y 437 para Astrocaryum mexicanum, podemos aplicarlas a los datos de plantas leñosas reportadas en el censo de 50 hectáreas en la isla de Barro Colorado en Panamá descritos por Hubbell y Foster (1986). Ellos censaron todas las plantas de más de 1 cm de d.a.p., y reportaron 303 especies distintas de plantas, de estas encontraron que 111 especies presentaban menos de 50 individuos en el área (menos de 1 ind. por hectarea) y 25 especies presentaban 1 sólo individuo (0.02 individuos por hectarea). Así, para estos datos, y considerando la relación $N_e = 1/2 N$ total, sugerida por Crawford (1984a), para mantener un tamaño efectivo de las especies medianamente raras se necesita un área de cuando menos entre 140 y 874 hectáreas, y de las muy raras de cuando menos entre 7,000 a 43,700 hectáreas. Este sería el tamaño mínimo de reserva a conservar. Sin lugar a dudas se necesita estimar la vecindad y la densidad efectiva con los métodos sugeridos en ésta tesis para una mayor cantidad de plantas tropicales, tratando de obtener estas estimaciones para organismos con historias de vida contrastantes como hierbas vs. árboles, árboles pioneros vs. árboles de sitios maduros, plantas de amplia distribución vs. plantas endémicas, plantas que siempre presentan bajas densidades vs. plantas que siempre se encuentran en altas densidades, semélparos vs. iteróparos, hermafroditas vs. dioicos, etc.

Las ideas anteriores sugieren que aún reservas tan pequeñas como la de Los Tuxtlas (de unas 700 hectáreas) pueden ser importantes en la conservación de algunas especies tropicales, especialmente las abundantes, pero que se requieren de reservas muy grandes, del orden de cuando menos decenas de miles de hectáreas si se quiere conservar a las especies menos comunes.

Estas sugerencias de áreas mínimas para reservas concuerdan con las indicadas en su artículo por Hubbell y Foster (1986), a pesar de que ellos hacen estas sugerencias a partir de un análisis de estructura de la comunidad. Estos investigadores señalan que las reservas de bosque tropical maduro deberán de ser grandes, de cuando menos unos miles de hectáreas, de preferencia de decenas de miles de hectáreas

Aquí creo que conviene retomar las ideas de los números mínimos de tamaño efectivo de la población que se han propuesto para la conservación genética. En primer lugar esta el de tamaños efectivos de unos 50 individuos mínimo para cuando lo que se intenta conservar son los niveles de variación genética mendeliana o los objetivos son a corto plazo y en segundo lugar el de 500 individuos para conservar los niveles de variación cuantitativa (la cual generalmente se considera que es la más.

importante en terminos ecológicos y adaptativos) o cuando los objetivos de conservación son a muy largo plazo, (Franklin, 1980; Frankel y Soule, 1981; Lande y Barrowclough, 1987; Simberloff, 1988). El primer valor se deriva de la consideración que un tamaño efectivo de 50 individuos produce un incremento en la endogamia de la población de 1 % por generación (incremento en $F = 1/2N_e$). A partir de estudios empiricos se sabe que incrementos en la endogamia de esta magnitud pueden ser soportados por la mayoría de las poblaciones, al permitir a la selección natural eliminar a individuos resultado de cruza endogámicas y que presentan una menor adecuación debido a que son homocigos para genes recesivos deléteros (Franklin, 1980; Frankel y Soule, 1981). El segundo valor, 500 individuos, se deriva un serie de suposiciones sobre la dinámica de la variación cuantitativa, y se considera que en ese valor existe un equilibrio entre la tasa de pérdida de la variación genética por deriva génica y el incremento de esta variación por la mutación (Franklin, 1980; pero ver Lande y Barrowclough, 1987).

Estos números parecen ser buenos indicadores de los tamaños de población mínimos que hay que tratar de mantener en las reservas naturales, recordando que el número obtenido a partir de un censo generalmente es mayor que el tamaño efectivo. En el caso de *A. mexicanum* vimos que una buena estimación de la densidad efectiva parece ser el número de adultos reproductivos. Sin embargo, posiblemente un número conservador para la mayoría de las especies, y que puede ser usado como regla general, sea considerar a la densidad efectiva como la mitad del total de los adultos reproductivos por unidad de área, tal como sugiere la revisión de Crawford (1984a). Posteriormente esta densidad efectiva hay que multiplicarla por el área de vecindad obtenida de los datos de movimientos de polen y semillas para obtener una estimación del tamaño efectivo.

Sin embargo creo que vale la pena señalar dos puntos al respecto. Por un lado, si el tamaño efectivo es mayor que el número mínimo 50/500, y en la reserva solo se tiene alguno de estos últimos, la tasa de pérdida de variación genética va a ser mayor en las reservas que en las poblaciones originales. Por otra parte tener más individuos que los señalados por el tamaño efectivo es en general una buena idea, ya que hay que recordar que varias de las posibles causas de extinción afectan más fuertemente entre menores sean las poblaciones, entre estas causas podemos señalar a las demográficas y a las catastróficas (Lande, 1988; Simberloff, 1988). Además debemos tener presente que la derivación de estos números mínimos 50/500 no es del todo convincente ni generalizable para todos los casos (especialmente el 500), y que siempre es mejor tratar de hacer estudios particulares para las poblaciones que se propone conservar en concreto (Lande y Barrowclough, 1987; Lande, 1988).

Estas áreas con el tamaño efectivo podríamos considerarlas como una propuesta de áreas núcleo y sería conveniente no perturbarlas o hacerlo lo menos posible. La sugerencia para los trópicos sería mantener alrededor de las reservas el mayor número posible de islas de vegetación, árboles en pie, corredores, etc.

que permitieran el movimiento de genes entre las distintas poblaciones para evitar en lo posible la depresión endogámica y la deriva genética, y a partir de los cuales eventualmente se pudiera dar la regeneración de la selva. Ideas análogas, derivadas de estudios de comunidades vegetales, han sido expresadas por Gómez-Pompa (1966, pag. 9-10) y Guevara et al. (1986). Una sugerencia de un estudio que sería muy importante es la de analizar el uso de estos corredores, manchones de vegetación, islas de selva en las puntas de los cerros, etc. por organismos dispersores y polinizadores y evaluar su posible importancia como agentes del flujo génico (ver Guevara et al., 1986), ya que como es bien sabido proporciones muy bajas de flujo génico pueden amortiguar casi totalmente los efectos de la deriva génica (Slatkin, 1985b, 1987; Hartl y Clark, 1989).

La posibilidad de generar el flujo génico artificialmente moviendo polen y semillas debe tomarse con cuidado. Por un lado ecológicamente sabemos que la mayor parte de las semillas muere y sólo una fracción muy pequeña llega a adulto, por lo que éste método resultaría poco práctico. Por otra parte es posible que se introduzcan variedades extrañas a la región y se produzcan desastres ecológicos por la llamada depresión exogámica (Eguarte y Piñero, 1990), por la introducción de parásitos o patógenos extraños, etc. Creo que la mejor idea es tratar de que estos movimientos sucedan espontáneamente, por lo que es importante dejar en pie la mayor cantidad de árboles formando posibles corredores o estaciones de paso entre distintas áreas conservadas.

9.II.c. Sugerencias en relación a la conservación de los árboles tropicales.

1) Decidir con cuidado varias especies que se van a utilizar como indicadoras. Para esto sugiero buscar a estas especies basándose en dos criterios: historias de vida contrastantes y las que se puedan trabajar electroforéticamente más fácilmente. Esto último lo señalo dado que algunas especies presentan compuestos secundarios que dificultan mucho las electroforesis, o que las semillas son muy difíciles de hacer germinar (Gan et al., 1981; Loveless y Hamrick, 1987).

2) Apoyar el estudio genético con observaciones ecológicas, muchas de las cuales son sencillas. Entre las más importantes considero que estarían:

i)- Biología reproductiva. Tratar de responder a las siguientes preguntas: ¿es autocompatible?, ¿qué tipo de flores presenta?, ¿quienes la polinizan?, ¿alguna estimación, aunque sea muy preliminar, de las distancias que se mueven los polinizadores?, ¿quién las dispersa?, ¿dónde quedan y germinan la mayoría de los frutos?.

ii)- Análisis estático. Densidades, distribución espacial y estructura de tamaños, distribución de la reproducción entre individuos (estimaciones del número de flores y frutos, aunque sea de manera cualitativa)

iii)- Análisis dinámico: Supervivencia, crecimiento, reproducción, aunque sea de un sólo año, ya que datos demográficos generales para otras especies tropicales sugieren que las diferencias entre años no son notables (ver Capítulo 2 de esta tesis).

3) En estas especies registrar periódicamente los niveles de variación genética y su distribución espacial. Si bien entre más sitios y mayor número de genes se analicen es mejor, en términos generales creo que se pueden usar simplemente tres o cuatro loci marcadores, dado que rara vez se encuentran patrones discordantes entre enzimas, si todas estas se comportan de manera mendeliana. Aunque utilizar otras técnicas de estudios genéticos más cercanas al ADN, como el uso de polimorfismos de fragmentos de restricción o la secuenciación de bases del ADN, nos aportarían información interesante (Harlt y Clark, 1989), creo que las técnicas de electroforesis de alozimas en almidón son lo bastante sencillas, confiables y robustas, para utilizarlas como marcadores genéticos en estudios amplios de varias especies en diferentes sitios en los que se analizaran un gran número de individuos.

4) Obtener estimadores de la variación genética F y H dentro y entre sitios, y obtener estimaciones de diferenciación genética, ya sea la F_{st} , la G_{st} , o las distancias genéticas, y los índices de fijación. Así el índice de fijación F , aporta información muy importante si resulta muy pequeño o negativo, ya que sugiere fuertes efectos de depresión endogámica. El índice F_{st}/G_{st} nos habla de qué tan diferentes son los sitios y sugeriría distintas estrategias de conservación, si es bajo indica que la mejor estrategia sería conservar pocos sitios, si es alto sugeriría declarar reservas a muchos sitios, y habría que seleccionarlos en términos de los que presenten localmente los mayores niveles de variación genética.

5) Estimar la tasa de polinización cruzada, t , dado que es el principal determinante de la estructura genética y del flujo genético en poblaciones de plantas (Turner et al., 1982; Apéndice II) aunque para estudios piloto creo que con datos ecológicos de compatibilidad, de movimiento de polinizadores y/o los índices de fijación F serían suficientes para la mayor parte de los casos.

6) Un punto de importancia central para entender la dinámica del proceso evolutivo en árboles tropicales y para poder dar sugerencias en relación a la creación de reservas es la estimación del tamaño efectivo (N_e) de las poblaciones. Los pasos que para evaluar los tamaños efectivos en plantas son:

i)- Determinar las varianzas en el movimiento de polen y semillas. Los métodos particulares pueden ser distintos según los diferentes tipos de agentes. En algunos casos se pueden observar directamente los patrones de forrajeo de los animales, en otros casos se pueden contar directamente los granos de polen, en algunos casos se podrán hacer análisis de paternidad a partir de datos electroforéticos (ver Handel, 1983; Brown, 1989).

ii)- A partir de estos datos estimar la vecindad, para esto se pueden aplicar las correcciones para las desviaciones con respecto a la normalidad, pero como ya demostramos esto modifica muy poco las estimaciones del área de la vecindad (Capítulo 7).

iii)- Estimar la densidad efectiva con las formulas de tamaño efectivo, en concreto la de Hill (1972), para organismos con generaciones continuas. Para esto se necesitan datos demográficos, aunque sean parciales, especialmente en terminos de las varianzas en la fecundidad.

iv)- Comparar estas vecindades con estimaciones indirectas a partir de la estructura genética, en concreto de la F_{St}/G_{St} , como sugieren Slatkin y Barton (1989). Otra posibilidad es obtener estimaciones de N_m a partir del método de los alelos raros de Slatkin (1985a).

7) Entender los efectos de la depresión endogámica en los árboles tropicales. En este punto particular prácticamente no se tienen datos, aunque a partir de datos reportados en coníferas se puede esperar que sean muy altos (Ledig, 1986; Charlesworth y Charlesworth, 1987).

8) Conocer la importancia de la mutación somática en los árboles tropicales. Para esto se podrían sugerir estudios extensos en árboles grandes y longeivos en los cuales se pudieran acumular mutaciones. Así por ejemplo, a partir de las fórmulas propuestas por Antolin y Strobeck (1985) estimamos (Pinero y Equiarte, no publicado) que para un árbol de unos 100 años, si se muestrearán 100 puntas de ramas diferentes para un solo locus, se podrían esperar cerca de 6 alelos electroforéticos mutantes, considerando tasas de mutación de alrededor de 10^{-4} , lo cual parece razonable en plantas (Klekowski, 1984).

9) Analizar a las poblaciones aisladas y los posibles corredores naturales. Qué tan abundantes son los polinizadores y dispersores, qué uso hacen de los corredores y los manchones aislados, como se mueven, como son las producciones de frutos y semillas, como se comporta y sobrevive la progenie, qué evidencias de flujo genético se encuentra en ellos, etc. dado que es muy importante entender la relevancia de estos corredores en la conservación. Si son muy eficientes estos corredores y manchones de bosque en promover el flujo genético, bosques fragmentados podrían conservarse razonablemente bien.

10) Estas recomendaciones son solamente en terminos de genética de poblaciones. Para la conservación de algunas especies, consideraciones de tipo ecológico, como demográficas (el efecto Allee o la extinción estocástica), de interacciones con otras especies (polinizadores, dispersores, patógenos, depredadores, etc.), de comunidades (como la sucesión) o de ecosistemas (como balances de nutrientes) pueden ser más importantes (Lande, 1988). Sobrepujadas a estas consideraciones están los problemas políticos, económicos y sociales, que son los que generalmente determinan el tipo y tamaño de las áreas conservadas. De cualquier forma creo que es crítico el análisis genético que

eventualmente pueda conducir a la toma de decisiones biologicamente razonables.

9.III.- Conclusiones Generales:

- 1) Este trabajo demuestra la utilidad de los métodos electroforéticos en almidón, que aportan gran cantidad de información y son al mismo tiempo relativamente baratos.
- 2) Por otra parte este trabajo ilustra la importancia de llevar a cabo estudios multidisciplinarios a largo plazo, que son los únicos que realmente nos ayudan a entender a los procesos naturales.
- 3) Se realizaron electroforesis de proteínas en geles de almidón con embriones de semillas de la palma tropical Astrocaryum mexicanum en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, y se encontró que presenta elevados niveles de variación genética, aunque similares a los reportados en otros árboles y plantas de vida larga.
- 4) Se seleccionaron cinco enzimas polimórficas: MDH, LAP, PGI, ADH y 6-PGD. Cruzas controladas demostraron que se heredan en términos generales de manera medeliana.
- 5) Se obtuvieron las frecuencias alélicas de estas enzimas en 4 sitios y se estimaron los estadísticos F . La F_{is} fue significativamente negativa, y más negativa en los adultos que en las semillas. La F_{st} fue muy baja y menor en adultos, lo que señala una muy pequeña diferenciación genética entre los sitios.
- 6) La tasa de polinización cruzada t fue de 1: la planta nunca se autopoliniza. Esto está de acuerdo con lo sugerido por los datos de biología floral de Búrquez et al. (1987). No se encontraron diferencias ni entre años ni entre sitios.
- 7) Se estimó el movimiento de polen por varios métodos: polvos fluorescentes, vecinos reproductivos en etapa complementaria más cercanos y exclusión de paternidad por el alelo 3 de la enzima LAP. Las dispersiones estimadas por los tres métodos resultaron muy parecidas.
- 8) Usando los datos del movimiento de polen y del movimiento de las semillas se estimó que la vecindad (area panmictica) y el tamaño efectivo son relativamente grandes, lo que corresponde a lo sugerido por la F_{st} tan baja e indica que la deriva genica es una fuerza evolutiva poco importante en esta población.
- 9) Aparentemente existe una heterosis en relación al crecimiento; las plantas más heterocigas crecen más rápido. Esta diferencia en vigor posiblemente explique las F_{is} negativas (exceso de heterocigos) en la población. No se encontró esta relación con la fecundidad.
- 10) Los datos reportados en este trabajos son similares a los encontrados en otros estudios de árboles, tanto coníferas como

dicotiledóneas, y sugieren que para mantener una población mínima viable de las especies medianamente raras se necesita cuando menos de una área de entre 140 y 880 hectáreas, y para las muy raras de entre 7000 y 44000 hectáreas. Reservas tan pequeñas como la de Los Tuxtlas (de unas 700 hectáreas) pueden ser importantes en la conservación de algunas especies tropicales, especialmente las abundantes, pero que se requieren de reservas muy grandes, del orden de cuando menos decenas de miles de hectáreas si se quiere conservar a las especies menos comunes. Estas reservas no necesariamente tienen que ser muy numerosas, pero se deben de mantener las posibilidades de flujo génico entre ellas, conservando para esto áreas más o menos perturbadas que funcionen como corredores o estaciones de paso.

AGRADECIMIENTOS:

La mayor parte de la gente, si es que llega a leer algo de una tesis, generalmente son los agradecimientos. Por esa razón los puse al final, con la esperanza de que al buscarlos lean (con o sin intención) alguna parte de esta tesis.

Una multitud de personas colaboraron de manera directa o indirecta en la elaboración de la presente tesis. Espero no haber olvidado a nadie, si así fuera, espero su comprensión.

En primer lugar quiero agradecerle a Valeria Souza el haberme acompañado al campo, haber leído las mil versiones de esta tesis, su ayuda en las electroforesis, en los análisis y durante la escritura de la tesis y sobre todos por su comprensión, paciencia y cariño.

A Daniel Piñero, quien fue el director de esta tesis. El me enseño genética de poblaciones, a hacer electroforesis y colaboro en todas las etapas de este trabajo.

A mis amigos Los Inhumanos (César, Juan y Carlos) por su paciencia, las salidas al campo (para coleccionar chochos y otras cosas), por su bibliografía (a Carlos también por su discografía), ayuda en los análisis, lectura de mis miles de manuscritos (de la tesis y de otras cosas, la mayor parte de los cuales acabaron en la basura) y por las largas y obsesivas pláticas sobre prácticamente todo sobre la ciencia y lo demás.

A Jorge Soberón le agradezco no solo su apoyo como coordinador del programa de doctorado, sino por su amistad, su bibliografía, su computadora y por todo tipo de consejos y opiniones.

Ana María Valdes me ayudó especialmente con las simulaciones y en largas y barrocas discusiones sobre evolución y otros chismes.

Alberto Burquez me introdujo al estudio de la historia natural y de la ecología y me enseñó la biología del chocho en aquella alucinante salida de 1983.

A mi comité de doctorado (Drs. D. Piñero, Miguel Franco, Stephen Bullock y José Sarukhan) y a mis sinodales (los cuatro anteriores más los Drs. Jorge Soberón, Bert Kohlmann y Alberto Burquez) les agradezco el tiempo invertido en revisar mi proyecto y/o el manuscrito de esta tesis, así como sus comentarios y sugerencias.

También quiero darles las gracias a las personas que me ayudaron en las salidas de colecta: Daniel Piñero, Juan Nuñez, Carlos Cordero, Nidia Pérez, Víctor Parra, César Domínguez, Ana Mendoza y Valeria Souza.

En el trabajo de laboratorio me ayudaron especialmente Valeria Souza y Nidia Pérez. También les doy las gracias a Juan Nuñez, Ana María Escalante, Gerardo Coello y Ana María Valdes por su ayuda durante las electroforesis.

En las cientos de mudanzas de mis chochos y las regadas semanales me ayudaron básicamente Nidia Pérez y Valeria Souza.

Valeria Souza y Juan Nuñez leyeron toda la tesis, Carlos Cordero, Elena Álvarez Buylla, Ana María Valdes y César Domínguez revisaron varios capítulos; cualquier error que se encuentre en la tesis es, por supuesto, culpa de ellos.

Me prestaron bibliografía Carlos Cordero, Jorge Soberón, Juan Nuñez, Ana María Valdéz, Daniel Piñero, Francisco Molina, Gerardo Coello, Ana Escalante; César contribuyó en este punto de

manera más bien negativa.

Para el análisis de los datos los programas elaborados por Ana María Escalante y Gerardo Coello fueron muy útiles.

Miguel Martínez Ramos me facilitó amablemente sus mil años de datos no publicados sobre demografía y crecimiento del chocho, Jorge Rodríguez me permitió utilizar sus datos no publicados sobre la dispersión secundaria del chocho.

Elena Delgado nos resolvió (casi) siempre todos los problemas logísticos del doctorado. Asimismo Alicia y Gloria me soportaron (casi) siempre sin protestar en mis múltiples visitas a la dirección del Centro.

A mis compañeros de generación y a mis profesores del doctorado, por haberme aguantado, especialmente durante el curso de campo.

A Gabriela Jiménez que siempre nos prestó y nos ayudó en el uso de "su" computadora e impresoras.

A Rafael Barajas (El Fisgón), que hizo la ilustración de la portada.

Al personal de la estación de biología de Los Tuxtlas y del Centro de Ecología por facilitar el trabajo.

Asimismo quiero darle las gracias a las personas que nos ayudaron durante la larga hepatitis de Valeria, especialmente a nuestros padres (Antonieta y Luis, Piti y Alex) y a la multitud de gentes que me ayudaron a cuidar a Felipe.

Este trabajo fue realizado gracias a una beca de doctorado del CONACYT (noviembre 1985 a septiembre 1987) y posteriormente de la DGAPA de la UNAM (octubre 1987 a abril 1990), así como apoyo otorgado por el CONACYT para el proyecto "La estructura genética de poblaciones de árboles tropicales como índice para su manejo y la conservación de su germoplasma" dirigido por el Dr. Daniel Piñero. La Coordinación de estudios de posgrado de la UACPyP del CCH, UNAM, financió la impresión de esta tesis.

Apéndice I: Métodos electroforéticos utilizados en el análisis de de la variación genética en Astrocaryum mexicanum.

En esta apéndice describo los métodos de electroforesis horizontales en geles de almidón utilizados para la obtención de la mayor parte de los datos que se analizan en esta tesis.

El almidón tiene varias ventajas sobre otros posibles medios en los cuales se pueden realizar electroforesis, debido a su relativo bajo precio y a la posibilidad de obtener, a partir de un solo gel, varias rebanadas horizontales, las cuales pueden ser teñidas para diferentes enzimas (Shields et al., 1983; Selander et al., 1986).

Para hacer los geles se procedió de la siguiente manera (modificado de Selander et al., 1986): Se pesan 55 gramos de almidón de papa hidrolizado para electroforesis Sigma S-4501, se pasan con cuidado a un matraz Kitazato y se le agregan 460 ml de buffer de gel del sistema a utilizar. Se agita vigorosamente hasta que todo el almidón queda completamente disuelto. La mezcla se calienta sobre un mechero Bunsen sin dejar de agitar, hasta llegar al momento en el que cambia de consistencia, en el cual la mezcla se vuelve más transparente y comienza a hervir. Entonces se retira la mezcla del fuego, y se aplica el vacío, el cual se mantiene hasta que se forman burbujas muy grandes, o sea alrededor de 50 segundos. Se sirve inmediatamente en los moldes de acrílico previamente armados (16.5 x 16.5 x 1.0 cm, las piezas unidas por bandas elásticas y selladas con "masking-tape" para impedir derramamientos) y nivelados para que queden perfectamente horizontales, con un movimiento en zig-zag a partir de un borde, cuidando de rellenar bien las esquinas. Se dejan enfriar media hora en el sitio donde se hizo el gel, otra media hora en el refrigerador, luego se sacan del refrigerador y se envuelve con Vitafilm, Kleenpack, Egapack o algún material equivalente. Usar al día siguiente, de preferencia antes de 24 horas.

Los embriones de A. mexicanum se extraen partiendo primero la semilla a la mitad con unas tijeras, de tal forma que en una de las mitades queda el embrión, posteriormente esta mitad se vuelve a partir y se remueve el embrión entero. Luego éste se muele totalmente junto con unas dos gotas de buffer del gel a usar en unos moldes pequeños de acrílico con ayuda de varillas de metal o vidrio con la punta redondeada. Previamente se recortan piezas en papel filtro de 1.5 x 0.5 cm, las cuales se saturan con el homogenado del embrión y se colocan verticalmente en el gel, al cual anteriormente fue desprendido de los bordes del molde con ayuda de una navaja y cortado en uno de sus lados a lo largo a 3.5 cm del borde. Se registra cuidadosamente la semilla que se está corriendo en un carril dado del gel. Generalmente en un gel se corren 21 plantas y en los carriles de los extremos se coloca un papel filtro saturado de colorante de amaranillo, que va a servir como indicador del frente de corrida.

Se unen las dos mitades del gel, con los papeles filtros insertados y se aplica la corriente; para eso se une cada uno de los extremos del gel a los recipientes de buffer por medio de unas toallas de celulosa para cocina reusables. El extremo largo del gel se conecta a la corriente positiva y el corto a la negativa. Se mantiene la corriente eléctrica constante en toda la corrida a 70 miliamperes (para el caso de geles de histidina) y

se deja correr con los papeles unos 15 minutos, de tal forma que se observe que ha entrado el colorante de amarato en el gel. Posteriormente se remuevan los papeles, se cierran las dos partes del gel cuidando de que no quedan fragmentos de tejido, de papel filtro o burbujas de aire y se deja correr hasta que el frente marcado por el amaranto avanza unos 10 cm. Para que no se calienten los geles se corren dentro de un refrigerador y adicionalmente se les coloca una bolsa de plástico que contiene gelatina congelada. Para evitar que se congele el gel se coloca una placa delgada de vidrio entre el gel y la bolsa de plástico. Adicionalmente se corre el gel envuelto en su parte superior con Kleenpack para minimizar el desecamiento del mismo. La electroforesis tarda en correr unas 4 horas, para el caso de geles de histidina.

Inmediatamente después de correr se corta el gel a unos 4 cm del extremo opuesto a donde se cortó inicialmente, y se desecha este y el otro extremo, y se procede a marcar al gel resultante en su extremo superior derecho con perforaciones realizadas con un popote de plástico, de 1 a 4 perforaciones según el número de gel. Posteriormente se cortan las rebanadas horizontales de 2mm de alto, obteniéndose 6 de estas rebanadas. Para realizar estos cortes se utilizan piezas de vidrio de esa altura sostenidas por ligas en las bases de acrílico de los moldes de los geles. Para cortar el gel se utiliza una cuerda delgada de guitarra tensada en un arco de segueta.

La rebanada superior siempre se tiñe para Esterasas, esta generalmente es la rebanada menos adecuada, ya que tiende a secarse, y debe de introducirse en la solución fijadora boca abajo. En las siguientes cinco rebanadas se tuvieron las enzimas utilizadas en la mayor parte de los análisis de esta tesis. Sus recetas de tinción se detallan posteriormente, y son básicamente modificaciones a las presentadas por Hakim-Elahi (1981), Kahler (manuscrito) y Vallejos (1983), y nuestras modificaciones empíricas generadas al usarlas rutinariamente en nuestro laboratorio. Para las otras enzimas ensayadas que reportamos en el Capítulo 3 de esta tesis empleamos las recetas de Soltis et al. (1983) y de Vallejos (1983). La mayor parte de las enzimas se dejaron teñir hasta que se observaron claramente las bandas, lo cual variaba de entre unos 30 minutos para la PGI hasta unas 5 horas para la 6-PGD. Luego se enjuagaron las rebanadas con agua destilada y fueron leídas en fresco y se fijaron en alcohol etílico al 50% por unas 24 horas para luego ser envueltas en Egapack y ser inmediatamente releídas. Posteriormente se checkaron otra vez estas lecturas.

Tinciones:

Los siguientes protocolos son para teñir dos geles cada uno con unos 21 individuos.

ADH, Alcohol deshidrogenasa E.C. 1.1.1.1: Pesar 0.030 gr de NAD (= DPN, beta-nicotinamida adenin dinucleotido), 0.020 de NBT (nitroblue tetrazolium) y 0.004 de PMS (fenazina metasulfato), agregar 1 ml de Tris HCl 1M pH 8.0, 6 ml de etanol al 95% y llevar a 100 ml. Teñir en la oscuridad. Revisar a la media hora.

Esterasas E.C.3.1.1.1: Pesar 0.1 g de sal de Fast Blue RR, se le

agrega 4.5 ml de alfa naftil acetato (1%), un poco de agua, 5 ml de buffer de fosfatos pH 6.0 (obtenido a partir de 45.6 gr de fosfato dibasico de potasio y de 109.0 gr de fosfato monobasico de potasio, agregando agua destilada hasta completar 1000ml). Añadir agua destilada hasta llegar a 100ml. Revisar en una hora.

LAP, Leucino amino peptidasa E.C.3.4.11.1: Pesar en el vaso 1: 0.020 gr de L-leucil-beta naftil-amido HCl, disolverlo en 5 ml de N,N-dimetil formamida. Pesar en el vaso 2 0.050 gr de Black K salt (P-nitroanilineazo-2,5-dimethoxy-anilino diaziato). Agregar al vaso 1 agua destilada, 10 ml de buffer de fosfatos pH 6.0, 1 ml de MgCl₂ 10%, agregar el contenido del vaso 2, agregar agua hasta 100 ml e incubar a la oscuridad a 37° C. Revisar a la media hora.

MDH, Malato deshidrogenasa E.C.1.1.1.37: Se pesan 0.03 g de NAD, 0.02 g de NBT, 0.001 g de PMS. y 0.0245 g de NaCN, se disuelve todo en agua destilada a la que se le agregan 15 ml de Tris-HCl 1M pH 8.0, 5 ml de Na-L-Malato pH 7.8 y se le añade agua destilada hasta completar 100 ml. Teñir en la oscuridad. Revisar en una hora.

6-PGD, 6-fosfogluconato deshidrogenasa E.C.1.1.1.44: Pesar 0.040 g de Acido 6-fosfogluconico (sal de bario), 0.010 de NADP (=TPN, beta nicotinamida adenin dinucleotido fosfato), 0.010 de MTT (dimetiltiazol tetrazolium) y 0.002 de PMS. Añadir 10 ml de Tris-HCl pH 8.9, un poco de agua destilada, 2 ml de Mg Cl 1M, agua, llevar a 100 ml y teñir en la oscuridad e incubar a 37° C. Revisar en un hora.

PGI, Fosfoglucoisomerasa E.C.5.3.1.9: Pesar 0.005 gr de NADP, 0.020 de MTT, 0.005 de PMS y 0.018 gr de Fructurosa 6-fosfato. Añadir 12 ml de Tris HCl pH 8.0, un poco de agua, 5ml de MgCl₂ 10%, 4 ml de glucosa 6 fosfato deshidrogenasa (1000 u /100 ml agua destilada). Agregar agua destilada hasta completar 100ml. Teñir en la oscuridad, revisar a los 15 min.

Sistemas de buffers:

Generalmente se utiliza un buffer para hacer el gel y otro en los recipientes donde llega la corriente electrica. En la mayor parte de este trabajo solo se usó el sistema de histidina, sin embargo señalo los protocolos utilizados para los otros sistemas.

Sistema de Histidina: Consiste de 1.05 gramos de DL-Histidina HCL por litro. El pH inicialmente es bajo, y se ajusta con NaOH a 7.0. El buffer del recipiente se hace con 9.04 gramos de Acido Citrico y 16.35 gramos de Tris (Hidroxymethyl Aminometano) por litro a pH 7.0 (Hakim-Elahi, 1981). Se corre la electroforesis a 70 miliamperes.

Sistema de Poulik: El buffer de gel consiste en 2.0 gramos de Tris y 0.63 gramos de Acido Citrico por litro a un pH 8.1. El buffer de recipiente se hace con 4.0 gramos de Hidroxido de Sodio y 18.55 gramos de Acido Borico por litro a un pH de 8.6 (Hakim-

Elahi, 1980). Se corre a 270 volts.

Sistema de Tris-citrato pH 8.0: El buffer del recipiente se elabora con 83.2 g de Tris, 33.09 g de Acido Citrico y se lleva a un litro. El buffer del gel es el del recipiente diluido 1:29 (Selander et al, 1986). Se corre a 250 volts.

Apéndice II: Efectos de la tasa de polinización cruzada (t) y del movimiento de polen en la estructura genética de las poblaciones: Un programa de computadora.

Luis E. Equiarte y Ana Maria Valdés (orden alfabético).

Un resultado bien conocido dentro de la genética de poblaciones es que en una población en la que existe fecundación cruzada parcial eventualmente se llega a un índice de fijación F en equilibrio, descrita por la fórmula

$$F_{eq} = 1 - t / 1 + t \text{ (Haldane, 1924b)}$$

donde t representa la tasa de polinización cruzada (ver Capítulo 6 de esta tesis), lo cual quiere decir que, mientras que otros sistemas regulares de endogamia conducen a la pérdida total de la heterocigosis con el tiempo ($F=1$) (Hedrick, 1983; Hartl y Clark, 1989), la fecundación cruzada parcial podría mantener cierta proporción de heterocigosis en el equilibrio. Otra posible forma de endogamia es la de cruzarse con parientes debido a que las distancias a las que viajan el polen y/o las semillas, en el caso de las plantas, pueden ser limitadas (Levin y Kerster, 1974; Levin, 1981; Handel, 1983; Crawford, 1984a; Capítulo Siete). El análisis de estos dos movimientos es más complejo ya que a su vez son los componentes del flujo genico y afectan tanto al tamaño efectivo como a la estructura genética de la población N_e (Van Dijk, 1985; 1987; Slatkin y Barton, 1989; ver Capítulo Siete de esta tesis). Los modelos que describen estos movimientos de polen generalmente están asociados a la teoría del "Aislamiento por distancia" de Wright (1943 a y b, 1946, 1951) que son bastante complicados y con condiciones poco realistas (Slatkin, 1985b; Van Dijk, 1987).

Una manera alternativa de analizar el problema del movimiento de polen y el aislamiento por distancia ha sido la de simular su comportamiento con computadora. Un trabajo clásico al respecto es el de Rohlf y Schnell (1971) en el que simularon varias condiciones de dispersión y movimiento de genes, y comprobaron que cualitativamente se comportaba según el modelo del aislamiento por distancia, pero que las predicciones más finas no se cumplían. En concreto los índices de fijación F a las que llegaban sus simulaciones siempre eran menores a las predichas por la teoría del aislamiento por distancia, se llegaba a condiciones menos homocigas; Wright (1978) sugiere que esto se debe a que ellos utilizaron condiciones de dispersión muy platicúrticas, considerando que la probabilidad de cruzamiento era igual entre todos los individuos de una vecindad, mientras que el modelo del aislamiento por distancia requiere que la distribución de las probabilidades de cruzamiento disminuya como función de la distancia entre individuos siguiendo una distribución normal. Otro intento más realista es el realizado por Turner et al. (1982) donde consideran los distintos patrones de dispersión de polen y semillas y básicamente exploran la polinización entre vecinos más cercanos, entre vecinos más cercanos relajada y con o sin dispersión de semillas, usando 10 replicas para cada corrida. Sin embargo ambos trabajos no son del todo útiles para un geneticista de plantas empírico ya que no definen claramente los parámetros que se acostumbra considerar en estudios de campo, como son la tasa de polinización cruzada t

(Clegg, 1980; Capítulo 6 de esta tesis), las distancias a la cual se mueve el polen (Levin y Kerster, 1974; Handel, 1983; Hamrick, 1987; Capítulo 7 de esta tesis), la distancia al cual se dispersan las semillas (Levin y Kerster, 1974; Vargas, 1988; Capítulo 7 de esta tesis) o la distribución espacial de los organismos (Linhart et al., 1981; Handel, 1983; Smyth y Hamrick, 1987; Capítulo 2 de esta tesis).

En este trabajo describimos un programa para analizar los efectos de la tasa de fecundación cruzada y del movimiento de polen en el comportamiento en el tiempo de un locus con dos alelos en poblaciones vegetales. La idea es que este programa pueda servir para:

- a) Realizar análisis teóricos del comportamiento genético de una especie simulando distintos posibles patrones de distribución espacial, tasas de polinización cruzada y distancias de movimiento de polen.
- b) Comparar datos empíricos de estructura genética con los patrones esperados según la simulación
- c) Utilizarlo como una herramienta dentro de proyectos destinados al manejo y conservación de especies silvestres, por ejemplo para poder predecir comportamientos de la variación y la estructura genética en el tiempo si se modifican las condiciones iniciales.

El programa:

Es un programa en Turbo Pascal, Versión 4, para computadoras IBM-PC. El programa presenta un editor que consiste en una red de $n \times n$ sitios, en cada uno de los cuales puede o no haber un organismo. Con el teclado se puede mover el cursor y señalar en que punto puede haber una planta. A continuación se debe determinar el genotipo de esta planta (AA, Aa o aa). Una vez concluida esta fase se determinan las condiciones de la simulación. Se requiere señalar:

- a) La tasa de polinización cruzada, t , con valores de 0 a 1;
- b) Las distancias a la cuales viaja el polen, que se puede determinar como: Panmictica, donde se escoge a un individuo al azar de toda la población como donador de polen; o como a 1, 2, 3, etc. metros (unidades de la red), que nos da el radio de una área dentro de la cual se va a tomar un individuo al azar como donador de polen; o como una función por la cual la probabilidad de que un individuo sea el donador de polen vaya disminuyendo como función de la distancia en relación a la planta madre.
- c) El número de generaciones.
- d) El número de réplicas por simulación.

La versión actual del programa no contempla la posibilidad de dispersión: cada madre deja un solo descendiente que a la siguiente generación ocupa el lugar dejado por su progenitora. Posteriores versiones del programa contarán con la posibilidad de variar la distribución de las distancias a las que quedan las semillas y el número de hijos por madre según cierta distribución de fecundidades y de la tasa de crecimiento de la población.

El programa en su versión actual proporciona los siguientes datos como salida: frecuencia alélica final p ; Heterocigosis observada ($= N_{Aa}/N_t$), Heterocigosis esperada ($= 2pq$), Índice de fijación F ($= 2pq - H/2pq$), distancia promedio la cual viajan los genes en una simulación y la varianza en esta distancia.

Simulaciones:

En este trabajo vamos a reportar tres juegos de simulaciones: a) Efectos conjuntos del movimiento de polen y de la tasa de polinización cruzada t en el índice de fijación F , en la pérdida en la variación genética, medida como decremento en la heterocigosis esperada $2pq$ y en el incremento en la varianza en las frecuencias alélicas entre replicas de una población continua de 400 individuos.

b) Los mismos cambios en los tres parámetros del inciso anterior pero esta vez para una población de 252 individuos distribuidos en cuatro parches o subpoblaciones separadas entre sí.

c) Efectos de dos tipos de selección (ventaja del heterocigoto y apareamiento asortativo negativo) en el índice de fijación y la variación genética medida como la heterocigosis esperada.

A continuación presentaremos los detalles de cada simulación y sus resultados más importantes.

a) Efectos conjuntos de el movimiento de polen y de la tasa de polinización cruzada en el índice de fijación, en el cambio de la variación genética medida como pérdida de la heterocigosis esperada y en la varianza en las frecuencias alélicas entre replicas en una población continua:

Estas simulaciones se realizaron para una población de 400 individuos contiguos, comenzando en Hardy-Weinberg ($F=0$) y $p = 0.5$ y se corrieron 120 generaciones, usándose 5 replicas de cada una. Se usaron 3 tasas de polinización cruzada t (0.1, 0.25 y 1) y 3 distancias de movimiento de polen (1 m, 4m y panmicticas), lo cual nos da un total de 9 distintas simulaciones.

La Tabla A.1 muestra los parámetros promedios obtenidos después de 120 generaciones, y las figuras A.1.a, A.1.b y A.1.c ilustran el cambio promedio en el índice de fijación F con el tiempo. En primer lugar podemos ver el tiempo que se tardan en llegar a una F en "equilibrio" (en realidad, dado que la población es finita, el equilibrio verdadero es a una $F=1$, Hartl y Clark (1989)). En general se llega a este equilibrio rápidamente, en menos de 20 generaciones, aunque que si el polen se mueve poco, por ejemplo 1 "m", parece ser más lento este proceso y en el caso 1m y $t=1$, se llega a un equilibrio hasta la generación 50.

Si la t es pequeña (mucha autopolinización) se llega a prácticamente a la misma F de manera casi independiente del movimiento de polen, mientras que si la t es cercana 1 (casi exclusivamente polinización cruzada) el movimiento de polen afecta muy drásticamente el incremento en la F , por ejemplo si solo se cruzan con sus vecinos más cercanos (o sea polen a 1m en esta simulación) en 100 generaciones alcanza una $F=0.45$, mientras que si el polen se mueve 4m la F que se alcanza es de menos de 0.05. El caso de polen a 1m concuerda bien con lo reportado por Turner et al. (1982) para su caso estrictamente polinización entre vecinos más cercanos, pero ellos encuentran que la F se les estabiliza en 0.4. Consideramos que esto se debe a que ellos usaban 10,000 individuos y nosotros 400, o sea que en nuestro caso tenemos más endogamia sobrepuesta debido al menor tamaño de la población (Hartl y Clark, 1989).

Por otra parte podemos comparar los resultados de la simulación con lo esperado según el índice de fijación en el equilibrio que señalamos en la introducción ($F_{eq} = 1-t/(1+t)$); esto

lo mostramos en la Figura A.2.a. La línea gruesa muestra la F esperada en el equilibrio como función de la t . Como vemos en todos los casos tenemos una F mayor a la esperada, o sea que se presentan más homocigos de los debidos solo a la autopolinización parcial, y que en la simulación en la que el polen se mueve a 1 m este exceso de homocigos es muy grande, mientras que en los otros casos es menor. Algo interesante es que el movimiento a 4 m y Panmictico son practicamente iguales. Esta simulación sugiere algo realmente muy importante para los geneticistas de poblaciones empiricos: el parámetro realmente critico a medir es una estimación de la t , el resto del movimiento de polen es secundario, y tal vez sea suficiente para la mayor parte de los estudios obtener aproximaciones muy gruesas, como estimar simplemente si el polen se mueve poco (por ejemplo solo entre vecinos mas cercanos) o mucho en promedio.

Sobre el incremento en la varianza en las frecuencias alélicas entre réplicas y el decremento en la variación genética medida como pérdida en la heterocigosis esperada, en las figuras A.3.a y A.4.a presentamos los valores alcanzados a las 120 generaciones como función de la tasa de polinización cruzada. Debemos recordar que el cambio en ambos parámetros refleja la intensidad de la deriva génica y están determinados por los distintos tamaños efectivos, con el de por varianza y con el de por eigenvalor, respectivamente (Hartl y Clark, 1989; Capitulo Siete de esta tesis), entre mayores sean estos parámetros indican menor tamaño efectivo. En ambos casos el cambio es mayor en las simulaciones con mayor movimiento de polen y tasa de fecundación cruzada. Este es un resultado paradójico, dado que sugiere que los cambios aleatorios van a ser mayores en especies con altas tasas de polinización cruzada y que además son las que van a albergar una menor cantidad de variación genética. Este resultado es lo contrario de lo que generalmente se asume (ver por ejemplo las predicciones de Loveless y Hamrick (1984, 1987)), y puede ser muy interesante para los conservacionistas, al señalar que debe tenerse especial cuidado con especies con polinización cruzada y que mueven mucho sus genes. Esto se puede explicar considerando que en las especies que se autopolinizan y/o mueven poco sus genes, presentan gran cantidad de vecindades o subpoblaciones dentro de una área dada (en cada una de ellas existen efectos de deriva, pero analizando globalmente no se observan), y que no tenemos ni dispersión ni extinción de estas poblaciones. Si esto último sucediera, seguramente se invertirían los resultados. Asimismo, la única forma de deriva génica que tenemos en estas simulaciones es debida a la varianza en la producción de progenie, y esta varianza se incrementa entre mayor sea la t y el movimiento en los genes; si una población siempre o casi siempre se autopoliniza, la mayoría de los individuos dejan exactamente un hijo y no hay varianza en este parámetro, y en consecuencia el tamaño efectivo N_e puede ser mayor que el tamaño censal de la población (Crawford, 1984a; Hartl y Clark, 1989; Capitulo 7 de esta tesis).

b) Población subdividida en parches o subpoblaciones:

En estas simulaciones se usaron 252 individuos repartidos en cuatro parches de tamaño similar, separados por unas zonas sin plantas de cuando menos el tamaño de un parche. Se usaron 4

distintas tasas de polinización cruzada: 0.1, 0.25, 0.75 y 1, y dos patrones de movimiento de polen: 12m y 20m, lo cual nos da 8 simulaciones en total. En estas simulaciones el movimiento de polen cumple dos funciones en términos de las fuerzas de la genética de poblaciones clásica: ayuda a determinar el nivel de endogamia de la población, y por otra parte define la cantidad de flujo génico entre parches.

La Tabla A.1 y las Figuras A.1.d y A.1.e muestra el incremento de la F en el tiempo. Como se observa los comportamientos son muy parecidos a los de las simulaciones anteriores, con la diferencia de que se llega más rápidamente a las proximidades de un equilibrio, pero las oscilaciones pueden ser más fuertes, especialmente para el movimiento de polen a 12m. La figura A.2.b muestra su comportamiento con respecto a la \log según la t : en todos los casos se llega a una F muy alta, similar a la que mostraban las simulaciones en un parche para 1 m. Esto quiere decir que si las poblaciones son más chicas los cambios en el índice de fijación F son más violentos y se alcanzan mayores niveles de endogamia. Las figuras A.3.b y A.4.b muestran el incremento en la varianza y la pérdida en la heterocigosis, y señalan un patrón similar al de las simulaciones en la población continua: incrementa más la varianza y se pierden más heterocigos en las poblaciones en las que el movimiento del polen y la t son mayores.

c) Selección:

Se simularon dos tipos distintos de selección. En un primer caso se dio ventaja a los heterocigos cambiando las probabilidades de que en una cruce se produjeran heterocigos, con dos niveles de "ventaja" a favor del heterocigo: 1.1 y 1.25; para esto se alteraron las probabilidades en la simulación, de tal forma que en cada cruce donde se pudieran producir heterocigos y homocigos, por cada homocigo se producían, por ejemplo, 1.1 heterocigos. En esta simulación se usó una $t=1$ y el movimiento de polen máximo fue a 20m y se usaron 304 individuos, con 50 y 37 réplicas respectivamente y 50 generaciones cada réplica. El comportamiento de la F en este tipo de selección se muestra en las figuras A.5.a y A.5.b y se observa que se llega a un equilibrio muy rápido, en menos de 10 generaciones, pero en estos casos se obtienen índices de fijación negativos, esto es, presentan exceso de heterocigos. Así mismo la heterocigosis esperada casi no cambia (no se pierde casi variación) y la varianza en las frecuencias alélicas entre réplicas fue mínima (Tabla A.1).

La última simulación supone apareamiento clasificado negativo estricto, o sea los homocigos de un tipo solo se aparean con homocigos del otro tipo. Según algunos autores este modo de aparearse puede ser considerado como una forma particular de selección sexual (Hedrick, 1983). En este caso se usaron 80 individuos, $t=1.0$ y polen a una distancia máxima de 20m y su comportamiento se muestra en la figura A.5.c y en la Tabla A.1, y se observa que de esta forma también se pueden mantener F negativas, similares a las generadas en el caso de ventaja del heterocigo de 1.25 (Fig. A.5.b)

Discusión

En genética de poblaciones desde 1954 se han usado intensamente las simulaciones por computadora (Brues, 1954, 1963; Crosby, 1960), pero las que presentan un componente espacial son menos abundantes. Entre estas tenemos las ya mencionadas de Kohlfi y Schnell (1971) y la de Turner et al. (1982), que presentan la desventaja de que analizan pocas situaciones y que resulta complicado interpretarlas en términos de los parámetros que generalmente se miden en los estudios de genética de poblaciones de plantas. Otros ejemplos son las simulaciones realizadas para Plantago por Van Dijk (1987) y Bos y Van der Haring (1988). Otra limitación de que prácticamente solo sirven para las situaciones particulares de sus poblaciones. Asimismo otros investigadores han realizado simulaciones de este tipo, como Crawford (1984a) para estudiar el concepto de vejez genética, Campbell y Waser (1987) para explorar la evolución de los sistemas reproductivos en plantas y Sokal et al. (1989) para estudiar métodos de análisis por autocorrelación. Consideramos que las ventajas de nuestro programa son su plasticidad y las posibilidades de usar parámetros regularmente medidos por geneticistas y ecólogos vegetales.

Dentro de los resultados más interesantes de las simulaciones aquí presentadas queremos destacar la gran importancia de la tasa de polinización cruzada sobre la distancia que se mueve el polen. Recordemos que se puede aproximar la t con métodos ecológicos (polinizaciones controladas, observaciones de polinizadores, usos de polvos fluorescentes, ver Capítulos 2, 6 y 7 de esta tesis).

Para esta tesis posiblemente el aspecto más importante de estas simulaciones es el del análisis de las posibles causas de índices de fijación negativos, o sea de exceso de heterocigos, como el que reportamos en el Capítulo 5 de esta tesis para todas las enzimas y todos los sitios de Astrocaryum mexicanum. Aparentemente, se pueden obtener índices marginalmente negativos si la población presenta una tasa de polinización cruzada alta y el polen se mueve mucho; pero para que sean tan grandes como los encontrados en este trabajo, se necesita algún tipo de selección bastante fuerte a favor del heterocigo o apareamientos asortativos negativos.

Otro aspecto relevante es el resultado aparentemente paradójico de una mayor pérdida de la variación si la t y/o el movimiento de polen son elevados. Esto se debe a que en estas simulaciones la deriva genética solo opera como varianza en la fecundidad de la función masculina, que es mayor entre más se mueve el polen. Si se incluyera dispersión de las semillas y varianza en los tamaños de las familias los resultados podrían ser distintos. Sin embargo señalan que en términos de sistemas reproductivos, las poblaciones en las que la deriva genética es mayor y es más importante la diferenciación aleatoria y la pérdida de variación genética, son las que presentan t altas (poca autopolinización), gran movimiento de polen y menor tamaño de población. Así, si la planta es endógama, se requieren pocos individuos para mantener la variación genética de una población, aunque seguramente sería bueno conservar varias poblaciones distintas, ya que posiblemente van a ser genéticamente muy diferentes; alternativamente, si la especie es exógama, como

parece ser el caso de la mayoría de los árboles tropicales, se requiere de gran cantidad de individuos, y en consecuencia áreas muy grandes para su conservación.

Pequeñas modificaciones al programa podrían aportar información en los casos siguientes:

- a) Análisis de autocorrelaciones, y/o de la F_{st} , y/o de las distancias genéticas u otras medidas espaciales. Con ellas se podría explorar que sucede al ir aumentando el área de las unidades de análisis y tratar de ver si a partir de ellos es posible definir el área de la vecindad y el tamaño efectivo.
- b) Tratar de obtener vecindades y tamaños efectivos con distintos métodos (incremento en el índice de fijación, pérdida de la heterocigosis, varianza en frecuencias alélicas, varianza en fecundidades, media y varianza de la distancia a la cual se mueven los genes, etc.), analizar sus relaciones y explorar la mejor forma de medir el tamaño efectivo de poblaciones naturales.
- c) Análisis comparativo de los métodos de estimación de t : se pueden realizar simulaciones con una t dada en una serie de condiciones y posteriormente tratar de estimarla t con los algoritmos más comunes, como el usado en esta tesis de Ritland y Jain (1981), el multiloci de Shaw et al. (1981), el de apareamientos correlacionados de Schoen y Clegg (1984; 1986), el de endogamia efectiva de Ritland (1989a), etc. y ver los sesgos de las distintas estimaciones y analizar sus causas y como evitarlos.
- d) Reanalizar datos de la literatura: por ejemplo Linhart et al. (1987) presentan datos sobre el movimiento de polen e índices de fijación y una estimación de las posibilidades de autopolinización en dos acantáceas (Razisea spicata y Hansteinia blepharorachis) del bosque de niebla de Monteverde en Costa Rica. Nuestro programa podría analizar sus datos y sugerir la t necesaria para producir el índice de fijación observado.
- e) Cambio en poblaciones aisladas. A partir de mapas de poblaciones (por ejemplo los de Hubbell y Foster, 1986) se pueden obtener densidades y patrones espaciales de los árboles que permanezcan dentro de manchones de vegetación y se podrían realizar simulaciones para predecir cambios en la estructura genética en distintos escenarios y condiciones de manejo.

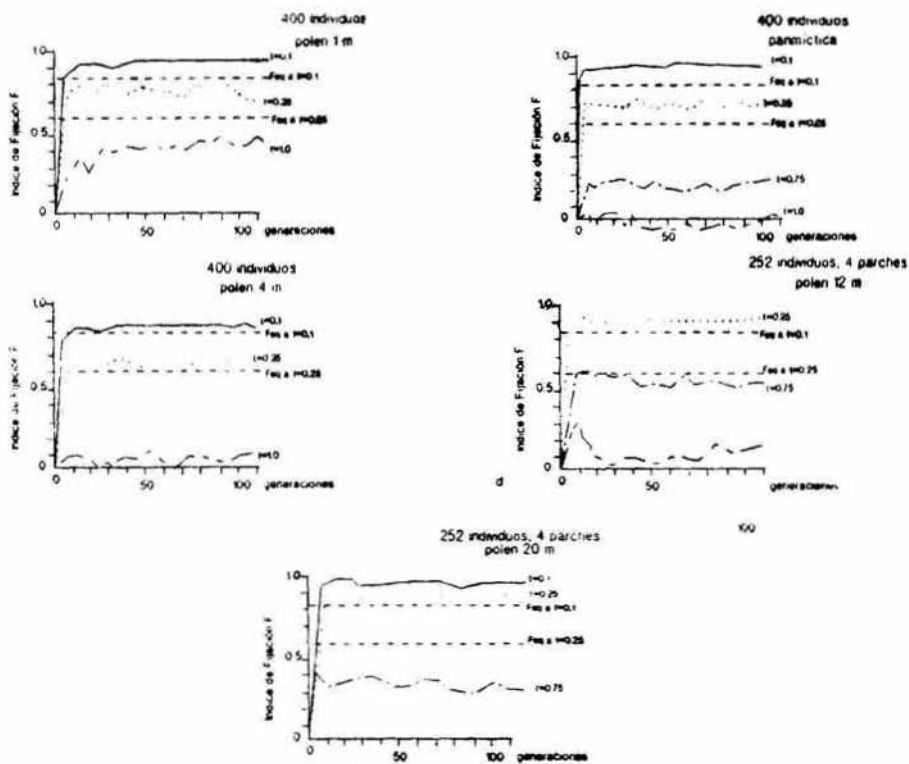


Figura A.1. Cambios en el índice de fijación F como función del tiempo

- a) 400 individuos, movimiento de polen a 1 m máximo
- b) 400 individuos, movimiento de polen a 4 m máximo
- c) 400 individuos, el polen se podía mover en toda la población (panmictico)
- d) 252 individuos en 4 parches, el polen a 12 m máximo
- e) 252 individuos en 4 parches, el polen a 20 m máximo

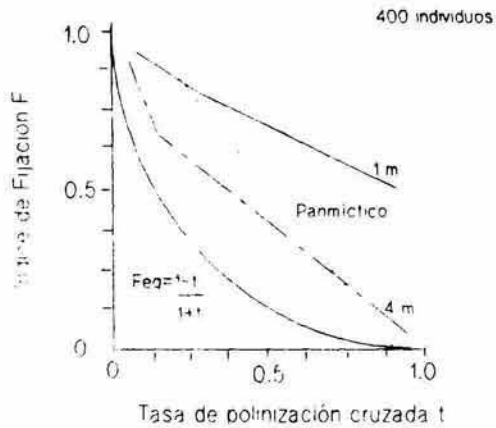


Figura A.2 a

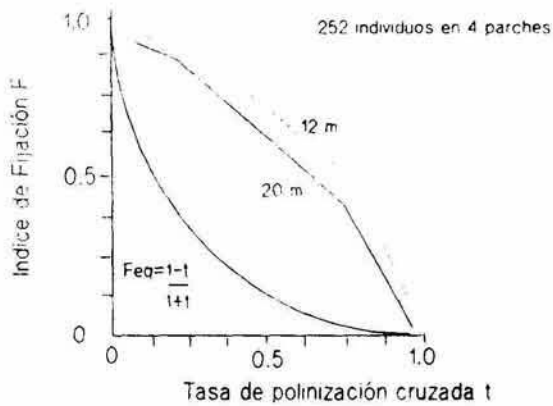


Figura A.2 b

Figura A.2: El índice de fijación F como función de la tasa de polinización cruzada t . La línea gruesa representa la F_{eq} .
 a) 400 individuos población continua
 b) 252 individuos en 4 parches

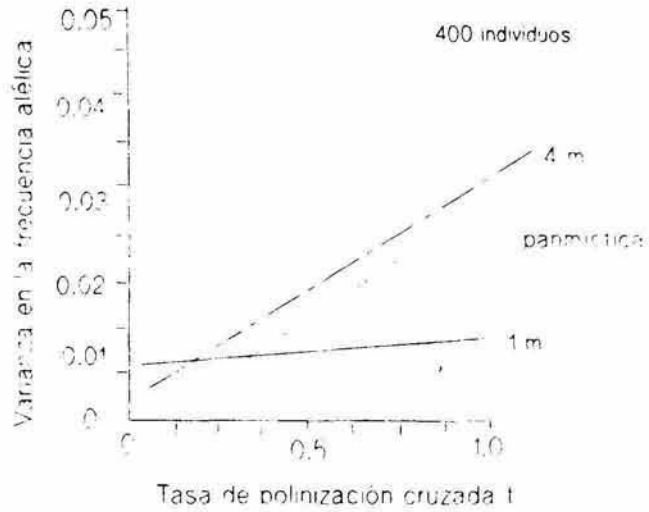


Figura A.3 a

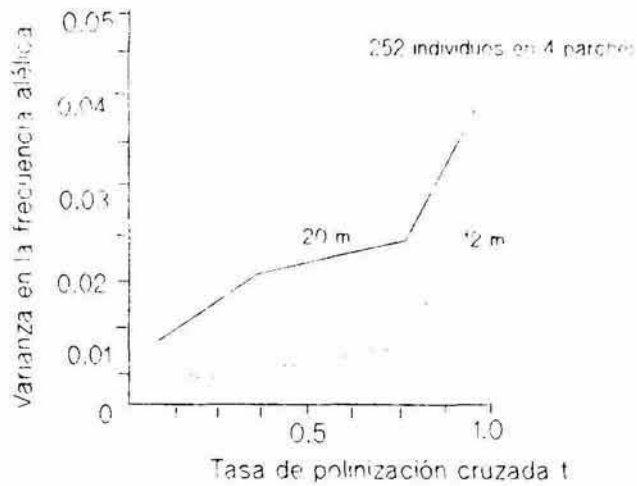


Figura A.3 b

Figura A.3: Varianza de la frecuencia alélica entre las cinco réplicas como función de la tasa de polinización cruzada.

a) 400 individuos

b) 252 individuos en 4 parches

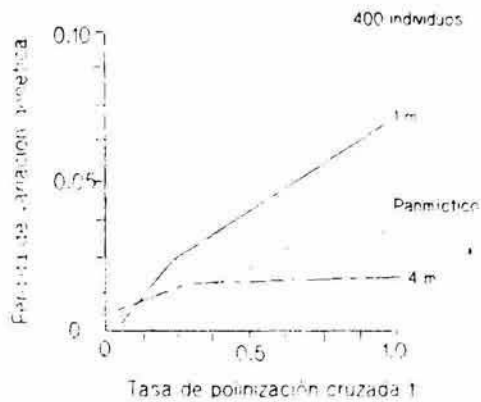


Figura A.4 a

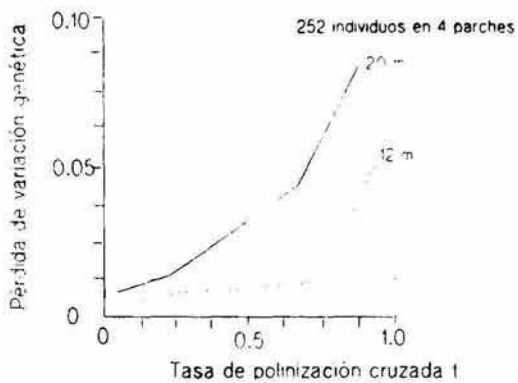


Figura A.4 b

Figura A.4: Pérdida de la variación genética en 120 generaciones, medida como cambio de la heterosis esperada, como función de la tasa de polinización cruzada

a) 400 individuos población continua

b) 252 individuos en 4 parches

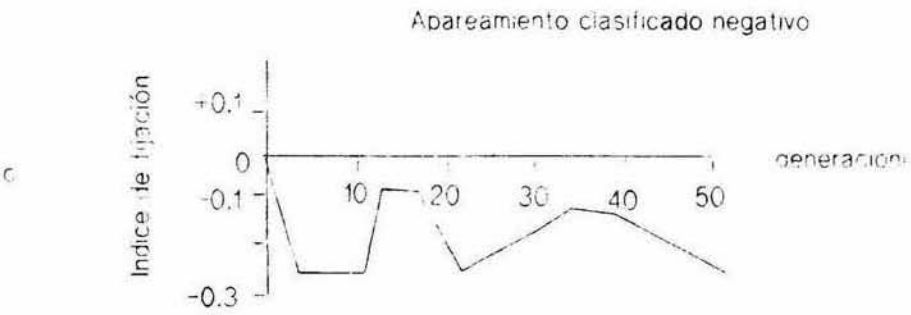
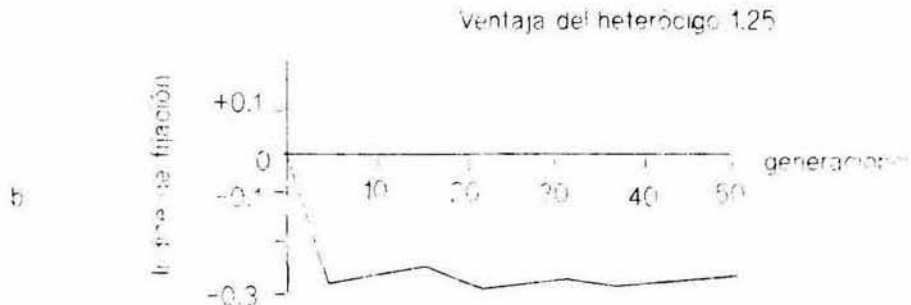
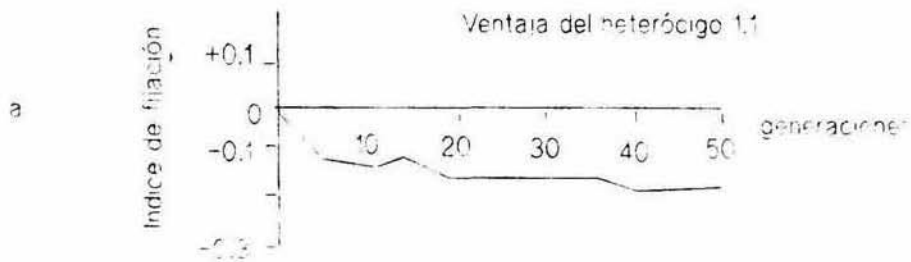


Figura A.5: Cambios en el índice de fijación como función del tiempo para dos tipos de selección.

a) Ventaja del heterócigo 1.1

b) Ventaja del heterócigo 1.25

c) Apareamiento asortativo negativo

Literatura Citada

- Abramowitz H. y A. Stegun. 1965. Handbook of mathematical functions. Dover, New York.
- Adams W.T. 1989. Effective pollen dispersal in a Eucalyptus regnans seed orchard, en P.E. McGuire, ed. Population genetics and germplasm resources in crop improvement, University of California, Oakland, California, pag. 43.
- y R.J. Joly. 1980. Genetics of allozyme variants in loblolly pine. J. Hered. 71:33-40.
- y R.W. Allard. 1982. Mating system variation in Festuca microstachys. Evolution 36:591-595.
- Allard, R.W., S.K. Jain y P.L. Workman. 1968. The genetics of inbreeding species. Adv. Genet. 14:55-131.
- , G.R. Babbel, M.T. Clegg y A.L. Kahler. 1972. Evidence for coadaptation in Avena barbata. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 69:3043-3048.
- , A.L. Kahler y M.T. Clegg. 1977. Estimation of mating cycle components of selection in plants. En F.B. Christiansen y T.M. Fenchel, eds. Measuring selection in natural populations. Springer-Verlag, Berlin, pags. 1-19.
- Allendorf F.W. y R.F. Leary. 1986. Heterozygosity and fitness in natural populations of animals, en M.E. Soule, ed. Conservation Biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer. Sunderland, Massachusetts, pags. 57-76.
- Angseesing, J.P.A. y W.J. Angseesing. 1973. Field observations on the cyanogenic polymorphisms in Trifolium repens. Heredity 31:276-282.
- Antlfinger, A.R. 1982. Genetic neighborhood structure of the salt marsh compositae, Borrchia frutescens. J. Hered. 73:128-132.
- Antolin, M.F. y C. Strobeck. 1985. The population genetics of somatic mutation in plants. Amer. Natur. 126: 52-62.
- Arulsekar S., D.E. Parfitt, W. Beres y P.E. Hansche. 1986. Genetics of malate dehydrogenase isozymes in the peach. J. Hered. 77:49-51.
- Ashton, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. Bot. J. Linn. Soc. 1: 155-196.
- Babbel, G.R. y R.K. Selander. 1974. Genetic variability in edaphically restricted and widespread plant species. Evolution 28:619-630.
- y R.P. Wain. 1977. Genetic structure of Hordeum jubatum. I. Outcrossing rates and heterozygosity levels. Can. J. Genet. Cytol. 13:393-410.
- Bannister, M.H. 1965. Variation in the breeding system of Pinus radiata, en H.G. Baker y G.L. Stebbins, eds. The genetics of colonizing species. Academic Press, New York, pags. 353-372.
- Baker, J., J. Maynard Smith y C. Strobeck. 1975. Genetic polymorphism in the bladder campion, Silene maritima. Bioch. Genet. 13:393-410.
- Barrett S.C.H. y J.S. Shore. 1987. Variation and evolution of breeding systems in the Turnera ulmifolia L. complex (Turneraceae). Evolution 41: 340-354.
- Bawa, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. Evolution 28: 85-92.
- 1979. Breeding systems of trees in a tropical wet forest.

- New Zealand J. Bot. 17: 521-524.
- , D.R. Perry y J.H. Beach. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. Amer. J. Bot. 72: 331-345.
- Beattie, A.J. y D.C. Culver. 1979. Neighborhood size in Viola. Evolution 33:1225-1229.
- Begon M. 1977. The effective size of a natural Drosophila subobscura population. Heredity 38:13-16.
- Bierzuchudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. Amer. Natur. 117:838-840.
- Bonnell, M.L. y K.K. Selander. 1974. Elephant seals: genetic variation and near extinction. Science 184:906-909.
- Bongers, F. y J. Popma. 1988. Trees and gaps in a Mexican Tropical rain forest. Doctoral Thesis. Utrecht, pags. 97-107.
- , -----, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Vegetatio 74:55-80.
- Bos, M., H. Harmens y K. Vrieling. 1986. Gene flow in Plantago. I. Gene flow and neighborhood size in P. lanceolata. Heredity 56:43-54.
- y van der Haring, E. 1988. Gene flow in Plantago. II. Gene flow pattern and population structure. A simulation study. Heredity 61: 1-11.
- Bradshaw A.D. y T. McNeilly. 1981. Evolution and pollution. Edward Arnold, London.
- Brown, A.H.D. 1979. Enzyme polymorphism in plant populations. Theor. Pop. Biol. 15:1-42
- 1989. Genetic characterization of plant mating systems. En A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler y B.S. Weir, eds. Plant population genetics, breeding and genetic resources. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pags. 145-163.
- y R.W. Allard. 1970. Estimation of the mating system in open-pollinated maize populations using isozyme polymorphisms. Genetics 66:133-145.
- D.R. Marshall y L. Albrecht. 1974. The maintenance of Alcohol Dehydrogenase polymorphism in Bromus mollis. Aus. J. Biol. Sci. 27:545-559.
- , A.C. Matheson y K.G. Eldrige. 1975. Estimation of the mating system of Eucalyptus obliqua L'Herit by using allozyme polymorphism. Aust. J. Bot. 23: 931-942.
- D. Zohary y E. Nevo. 1978. Outcrossing rates and heterozygosity in natural populations of Hordeum spontaneum. Koch in Israel. Heredity 41: 49-62.
- y M.T. Clegg. 1983. Isozyme assessment of plant genetic resources. Isosymes: current topics in biological and medical research 11: 285-295.
- y B.S. Weir. 1983. Measuring genetic variability in plant populations. En S.D. Tanksley y T.J. Orton, eds. Isozymes in plant genetics and breeding. Part A. Elsevier, Amsterdam, pags. 219-239.
- , S.C.H. Barrett y G.F. Moran. 1985. Mating system estimation in forest trees: models, methods and meanings, en H.R. Gregorius, ed. Population genetics in forestry. Springer-Verlag, Berlin, pags. 32-49.
- Brown, B.A. y M.T. Clegg. 1984. Influence of flower color polymorphism on genetic transmission in a natural populations

- of the common morning glory, *Ipomoea purpurea*. *Evolution* 796-803.
- Brues, A.M. 1954. Selection and polymorphism in the ABO blood groups. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 12:559-597.
- 1963. Stochastic test of selection in the ABO blood groups. *Amer. J. Phys. Anthropol.* 21:287-299.
- Buckley D.P., D.M. O'Malley, V. Aspit, G.T. Prance y K.S. Bawa. 1988. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae) 1. Genetic variation in natural populations. *Theor. Appl. Genet.* 76:923-928.
- Burquez, A., J. Sarukhan y A.L. Pedroza. 1987. Floral biology of a primary forest palm, *Astrocaryum mexicanum* Liebm. *Bot. J. Linn. Soc.* 94:407-419.
- Bullock, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17: 287-301.
- Buss, R.M., P.E. Smouse y F.T. Ledig. 1987. The fitness consequences of multiple-locus heterozygosity: The relationship between heterozygosity and growth rate in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) *Evolution* 41:787-798.
- Cahalan, C.M. y C. Gliddon. 1985. Genetic neighbourhood sizes in *Primula vulgaris*. *Heredity* 54: 65-70.
- Cain, A.J. y P.M. Sheppard. 1950. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Heredity* 4:275-294.
- 1954. Natural selection in *Cepaea*. *Genetics* 39:89-110.
- Campbell, D.R. y N.M. Waser. 1987. The evolution of plant mating systems: multilocus simulations of pollen dispersal. *Amer. Natur.* 29:593-609.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation. Sinauer. Sunderland, Massachusetts.
- Chakraborty, R. 1981. The distribution of the number of heterozygous loci in an individual in natural populations. *Genetics* 98:461-466.
- Charlesworth D. y B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:237-268.
- Chizon, S. 1984. Relacion suelo-vegetacion en la Estacion de Biologia Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis profesional. ENEP Zaragoza, UNAM, Mexico.
- Clark R. 1984. J.B.S. The life and work of J.B.S. Haldane. Oxford University Press. Oxford.
- Clegg, M.T. 1972. Patterns of genetic differentiation in natural populations of Wild Oats. Ph.D. Thesis, University of California, Davis.
- 1980. Measuring plant mating systems. *Bioscience* 30:814-818.
- 1983. Detection and measurement of natural selection. en S.D. Tanksley y T.J. Orton, eds. *Isozymes in plant genetics and breeding Part A.* Elsevier, Amsterdam, pags. 241-255.
- 1984. Dynamics of multilocus genetic systems. *Oxford surveys in evolutionary Biology* 1: 60-183.
- y R.W. Allard. 1972. Patterns of genetic differentiation in the slender wild oat species *Avena barbata*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 69:1820-1824.
- y ----- 1973. Viability versus fecundity selection in the slender wild oat *Avena barbata* L. *Science* 181:667-668.

- , A.L. Kahler y R.W. Allard. 1978. Estimation of life cycle components of selection in an experimental plant population. Genetics 89:765-792.
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1986. Manual de identificación de campo de los mamíferos de la estación de biología "Los Tuxtles", Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Coello J.G. y A.M. Escalante. 1989. Estructura genética y estimación de los parámetros del sistema de apareamiento en poblaciones silvestres y cultivadas de Phaseolus coccineus. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Compton, S.G., S.G. Beesley y D.A. Jones. 1983. On the polymorphism of cyanogenesis in Lotus corniculatus L. IX. Selective herbivory in natural populations of Porthdafarch, Anglesey. Heredity 51:537-547.
- Crawford, T.J. 1984 a. What is a population?, en B. Shorrocks, ed. Evolutionary ecology Blackwell, Oxford, págs. 135-173.
- 1984 b. The estimation of neighbourhood parameters for plant populations. Heredity 52:273-283.
- Crawford-Sidebotham, T.J. 1972. The role of slugs and snails in the maintenance of the cyanogenic polymorphisms of Lotus corniculatus and Trifolium repens. Heredity 28:405-411.
- Crosby, J.L. 1940. High proportions of homostyle plants in populations of Primula vulgaris. Nature 145:672-673.
- 1949. Selection of an unfavourable gene-complex. Evolution 3:212-230.
- 1959. Outcrossing on homostyle primroses. Heredity 13:127-137.
- 1960. The use of electronic computation in the study of random fluctuations in rapidly evolving populations. Philosophical transactions of the Royal Society. B 242:551-573.
- Crow, J.F. 1986. Basic concepts in population, quantitative, and evolutionary genetics, W.H. Freeman and Company. New York.
- y N.E. Morton. 1955. Measurement of gene frequency drift in small populations. Evolution 9:202-214.
- y M. Kimura. 1970. An introduction to population genetics theory. Harper and Row, New York.
- y ----- . 1972. The effective number of a population with overlapping generations: A correction and further discussion. Amer. J. Hum. Genet. 24: 1-10.
- y K. Aoki. 1984. Group selection for a polygenic behavioral trait: Estimating the degree of population subdivision. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 81:6073-6077.
- y C. Denniston 1988. Inbreeding and variance effective population numbers. Evolution 42:482-495.
- Cuguen J., D. Merzeau y B. Thiebaut. 1988. Genetic structure of the European beech stands (Fagus sylvatica): F-statistics and importance of mating system characteristics in their evolution. Heredity 60:91-100.
- Daday, H. 1954. Gene frequencies in wild populations of Trifolium repens I. Distribution by latitude. Heredity 8:61-78.
- Dancik, B.P. y F.C. Yeh. 1983. Allozyme variability and evolution of lodgepole pine (Pinus contorta var. latifolia) and jack pine (P.banksiana) in Alberta. Can. J. Genet. Cytl. 25: 57-64.

- Dewey S.E. y J.S. Heywood. 1988. Spatial genetic structure in a population of Psychotria nervosa I. Distribution of genotypes. Evolution 42:834-838.
- Dirzo, R. y J.L. Harper. 1982. Experimental studies on slug-plant interactions. IV. The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of Trifolium repens in the field. J.Ecol. 70:119-138.
- y C.A. Dominguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal, en A. Estrada y T.H. Fleming, eds. Frugivory and seed dispersal, Dordrecht, pags. 237-250.
- Dobzhansky, T. 1937. Genetics and the origin of species. 2ed. 1941; 3ed. 1951. Columbia University Press, New York.
- 1955. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 20:1-15.
- 1975. Genética del proceso evolutivo. Extemporaneos, Mexico.
- , F.J. Ayala, G.L. Stebbins y J.W. Valentine. 1977. Evolution. Freeman, San Francisco.
- Dransfield, J. y N.W. Uhl. 1986. An outline of a classification of the palms. Principes 30:3-11.
- Eguarte, L.E. 1986. Una guía para principiantes a la genética de poblaciones. Ciencias, revista de difusión. Numero especial, pags 30-38.
- , C.Martínez del Río y H.Arita. 1987. El nectar y el polen como recursos: el papel ecológico de los visitantes a las flores de Pseudobombax ellipticum. Biotropica 19: 74-82.
- y D. Piñero. 1990. Leones vemos, genes no sabemos. La genética de la conservación. Ciencias, revista de difusión. En prensa.
- El-Kassaby, Y.A. y K. Ritland. 1986. The relation of outcrossing and contamination of reproductive phenology and supplemental mass pollination in a Douglas-fir seed orchard. Silv.Genet. 35:240-244.
- , M.D. Meagher, J. Parkinson y F.T. Portlock. 1987. Allozyme inheritance, heterozygosity and outcrossing rate among Pinus monticola near Ladysmith, British Columbia. Heredity 58: 173-181.
- Ellis, W.M., R.J.Keymer y D.A. Jones. 1977. The defensive function of cyanogenesis in natural populations. Experientia 33:309-310.
- Ellstrand N. 1984. Multiple paternity within the fruits of the wild radish, Raphanus sativus. Amer. Natur. 123: 819-828.
- A.M. Torres y D.A. Levin. 1978. Density and the rate of apparent outcrossing in Helianthus annuus (Asteraceae). Syst. Bot. 3:403-407.
- y D.A. Levin. 1980. Recombination system and population structure in Oenothera. Evolution 34:923-933.
- y D.L. Marshall. 1985. Interpopulation gene flow by pollen in wild radish, Raphanus sativus. Amer. Natur. 126: 606-616.
- y B.Devlin. 1989. Transmission genetics of isozyme loci in Raphanus sativus (Brassicaceae): stress-dependent non-mendelian segregation. Amer.J.Bot. 76:40-46.
- Emerson, S. 1939. A preliminary survey of the Oenothera cigenensis. Genetics 27: 317-332.
- Emigh, T.H. y E. Pollak. 1979. Fixation probabilities and

- effective population numbers in diploid populations with overlapping generations. Theoret. Pop. Biol. 15:86-107.
- Endler, J.A. 1986. Natural selection in the wild. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Ennos, R.A. 1981. Quantitative studies of the mating system in two sympatric species of Ipomoea (Convolvulaceae). Genetica 57:93-98.
- 1985. The mating system and genetic structure in a perennial grass Cynosurus cristatus L. Heredity 55:121-126.
- 1986. Allozyme variation, linkage, and duplication in the perennial grass, Cynosurus cristatus. J. Hered. 77:61-62.
- Epling, C. y T. Dobzhansky. 1942. Genetics of natural populations. VI. Microgeographic races of Linantus parryae. Genetics 27:317-322.
- , H. Lewis y F. Ball. 1960. The breeding group and seed storage: A study in population dynamics. Evolution 14:238-255.
- Epperson, B.K. y M.T. Clegg. 1986. Spatial autocorrelation analysis of flower color polymorphism within substructured populations of morning glory (Ipomoea purpurea). Amer. Natur. 128:840-858.
- Ewens, W.J. 1979. Mathematical Population Genetics. Springer-Verlag, Berlin.
- Falconer, D.S. 1981. Introduction to Quantitative Genetics 2nd. ed. Longman, London.
- Farris, M.A. y J.B. Mitton. 1984. Population density, outcrossing rate and heterozygosity superiority in ponderosa pine. Evolution 38: 1151-1154.
- Federov, A.A. 1966. The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. J. Ecol. 54: 1-11.
- Fisher, R.A. 1918. The correlation between relatives on the sup position of Mendelian inheritance. Transactions of the Royal Society of Edinburgh 52:399-433.
- 1922. On the dominance ratio. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh 42:321-341.
- 1930 The genetical theory of natural selection 2ed. 1958 Dover, New York.
- y E.B. Ford. 1926. Variability of species. Nature 118:515-516.
- y C.Diver. 1934. Crossing-over in the land snail Cepaea nemoralis L. Nature 33:834-835.
- y E.B. Ford. 1947. The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth Panaxia dominula. Heredity 1: 143:174.
- y ----- . 1950. The "Sewall Wright" effect. Heredity 4: 117-119.
- Ford, E.B. 1975. Ecological genetics. 4th ed., Chapman and Hall, London.
- Frankel, O.H. y M.E. Soule. 1981 Conservation and evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Franklin, I.R. 1980. Evolutionary change in small populations, en M.E. Soule y B.A. Wilcox, eds. Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pags.135-150.
- Fripp Y.J. 1982. Allozyme variation and mating system in two

- populations of Eucalyptus kitsonia (Leuhm) Maiden. Aust. For. Res. 13:1-10.
- , A.R.Griffin y G.F. Moran. 1987. Variation in allele frequencies in the outcross pollen pool of Eucalyptus regnans F. Muell. throughout a flowering season. Heredity 59: 161-171
- Fyfe, J.L. y N.T.J. Bailey. 1951. Plant breeding studies in leguminous forages crops. J.Agric.Sci. 41:371-378.
- Gan, Y.Y., F.W. Robertson y P.S. Ashton. 1977. Genetic variation in wild populations of rain-forest trees. Nature 269: 323-325.
- , y E.Soepadmo. 1981. Isozyme variation in some tropical trees. Biotropica 13:20-28.
- Ganders, F.R., K.Carey y A.J.F. Griffiths. 1977. Outcrossing rates in natural populations of Plectritis brachyatemon (Valerianaceae). Can.J.Bot. 55: 2070-2074.
- Gentry, A.H. 1986. Endemism in tropical versus temperate plant communities, en M.E. Soulé. Conservation biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer. Sunderland, Massachusetts, pags. 153-181.
- Gilbert, L.E. 1980. Food web organization and conservation of neotropical diversity, en M.E. Soulé y B.A. Wilcox, eds. Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective. Sinauer, Suderland Massachusetts, pags. 11-34.
- Glover D.E. y S.C.H. Barrett. 1986. Variation in the mating system of Eichornia paniculata (Speng.)Solms. (Pontederiaceae). Evolution 40: 1122-1131.
- Gómez-Pompa A. 1966. Estudios botánicos en la región de Misantla. Veracruz. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México, D.F.
- Govindaraju, D.R. 1988. Dispersal ability and levels of gene flow in plants. Oikos 52:31-45.
- 1989. Variation in gene flow levels among predominantly self-pollinated plants. J.evol. Biol. 2: 173-181
- y B.P. Dancik. 1987. Allozyme heterozygosity and homeostasis in germinating seed of jack pine. Heredity 59: 279-283.
- Gottlieb, L.D. 1974. Genetic confirmation of the origin of Clarkia lingulata. Evolution 28:244-250.
- 1975. Allelic diversity in the outcrossing annual plant Stephanomeria exigua spp.carotifera (Compositae). Evolution 29: 213-225.
- 1981. Electrophoretic evidence and plant populations. Prog. Phytochem. 7:1-46.
- Grant, M.C., y J.B.Mitton. 1977. Genetic differentiation among growth forms on Engelmann spruce an subapline fir at tree line. Arct.Alp.Res. 9:259-263.
- Grant, V. 1975. Genetics of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- Greenwood, P.J., P.H. Harvey y M. Slatkin. 1985. Evolution. Es says in honour of John Maynard Smith. Cambridge University Press, Cambridge.
- Guevara S., S.E.Purata y E.Van der Maarel. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. Vegetatio 66:77-84.
- Guries R.P. y F.T. Ledig. 1981. Genetic structure of populations

- and differentiation in forest trees, en M.T.Conkle, ed. Isosymes of North American forest trees, U.S. Dept. of Agriculture, Berkeley, California, pags. 42-47.
- 1982. Genetic diversity and population structure in Pitch Pine (*Pinus rigida*). Evolution 36:387-402.
- Hakim-Elahi, A. 1981. Temporal changes in the population structure of the slender wild oat (*Avena barbata*) as measured by allozyme polymorphisms. Ph.D. Thesis. University of California, Davis.
- Haldane, J.B.S. 1924 a. A mathematical theory of natural and artificial selection. Pt I. Trans. Camb. Phil. Soc. 23: 19-41.
- 1924 b. A mathematical theory of natural and artificial selection. Pt II. Trans. Camb. Phil. Soc. 23: 158-163.
- 1932. The causes of evolution, reimpression 1966 Cornell University Press, Ithaca, New York.
- 1939. The equilibrium between mutation and random extinction. Ann. Eugen. 9:400-405.
- 1949 a. Disease and evolution. Ricerca Sci. 19: 3-10.
- 1949 b. The association of characters as a result of inbreeding and linkage. Ann. Eugen. 15:15-23.
- 1957. The cost of natural selection. J. Genet. 55:511-524.
- 1964. A defense of beanbag genetics. Perspectives in biology and medicine 7:343-359.
- y C.H. Waddington. 1931. Inbreeding and linkage. Genetics 16:357-37.
- Hallwachs, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*), the inheritors of guapinol (*Hymenea courbaril*; Leguminosae), en A.Estrada y T.H. Fleming, eds. Frugivory and seed dispersal. Junk, Dordrecht, pags. 285-304.
- Hamrick, J.L. 1983. The distribution of genetic variation within and among Natural Plant Populations, en C.M. Schonewald-Cox, S.M. Chambers, B. MacBryde y L. Thomas, eds. Genetics and conservation: a reference for managing wild animal and plant populations. Benjamin/Cummings, Menlo Park, California, pags. 335-348.
- 1987. Gene flow and distribution of genetic variation in plant populations, en K.Urbanska, Differentiation patterns in higher plants, Academic press, New York, pags. 53-67.
- y R.W. Allard. 1972. Microgeographic variation in allozyme frequencies in *Avena barbata*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 69:2100-2104.
- y ----- . 1975. Correlation between quantitative characters and enzyme genotypes in *Avena barbata*. Evolution 29:438-442.
- , Y.B. Linhart y J.B. Mitton. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10:173-200.
- y M.D. Loveless. 1986. Isosyme variation in tropical trees: procedures and preliminary results. Biotropica: 201-207.
- Handel, S.N. 1983. Pollination ecology, plant population structure, and gene flow, en L. Real ed. Pollination biology Academic Press, Orlando, Fla. pags. 163-211.
- Harding, J., C.B. Mankinen y M. Elliott. 1974. Genetics of *Lupinus*.

- VII. Outcrossing, autofertility, and variability in natural populations of the Manus group. Taxon 23:729-738.
- Hartl D.L. y A.G.Clark. 1989. Principles of population genetics. 2nd. ed. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Hayward, M.D. y N.J.McAdam. 1977. Isozyme polymorphisms as a measure of distinctiveness and stability in cultivars of Lolium perenne. Z.Pflanzenzucht. 79:59-69.
- Heywood, J.S. y T.H. Fleming. 1986. Patterns of allozyme variation in three Costa Rican species of Piper. Biotropica 18:208-213.
- Hedrick, P.W. 1983 Genetics of populations Science Books Int., Boston.
- Manuscrito. Mating systems and evolutionary genetics.
- y C.C. Cockerham. 1986. Partial inbreeding: Equilibrium heterozygosity and heterozygosity paradox. Evolution 40:856-861.
- Hill, W.G. 1972. Effective size of populations with overlapping generations. Theoret. Pop.Biol. 3:278-289.
- 1979. A note on effective population size with overlapping generations. Genetics 92: 317-322.
- Hopper, S.D. y G.F. Moran. 1981. Bird pollination and mating system of Eucalyptus stoatei. Aus. J.Bot. 29:625-638.
- Horwitz, C.C. y D.W. Schemske 1988. An experimental field study of the demographic cost of reproduction in a neotropical herb. Ecology 69:1741-1745.
- Hubbel, S.P. y R.B. Foster. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation, en M.E. Soulé. Conservation biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer. Sunderland, Massachusetts, pags. 205-332.
- Hubby, J.L. y R.C. Lewontin. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations I. The number of alleles at different loci in Drosophila pseudo-obscura. Genetics 54: 577-594.
- Hunziker, J.H. y B.A. Schaal. 1983. Isozyme variation in diploid tropical and octiploid subtropical-temperate species of Bulnesia. J.Hered. 74: 358-360.
- Ibarra M., G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles, Veracruz. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.. México, D.F.
- Imam, A.G. y R.W. Allard. 1965. Population studies in predominately self-pollinated species. VI. Genetic variability between and within natural populations of wild oats from differing habitats in California. Genetics 51:49-62.
- Janzen D. H. y P.S.Martin. 1982. Neotropical anachronisms:the fruits the gomphoters ate. Science 215: 19-27.
- Jain, B.K. 1975. Population structure and the effects of breeding system, en O.H. Frankel y J.G. Hawkes, eds. Crop genetic resources for today and tomorrow. Cambridge University Press. New York, pags. 15-36.
- 1978. Breeding system in Limnanthes alba: several alternative measures. Amer. J. Bot. 65:272-275.
- y D.R. Marshall. 1967. Populations studies in predominantly self-pollinating species. X. Variation in

- natural populations of Avena fatua and a. barbata. Amer. Natur. 101:19-33.
- y K.N. Rai. 1974. Population biology of Avena IV. Polymorphisms in small populations of Avena fatua. Theor. Appl. Genet. 44: 7-11.
- Jarret, R.L. y R.E. Litz. 1986. Enzyme polymorphism in Musa acuminata Colla. J.Hered. 71:183-188.
- Jones, D.A. 1962. Selective eating of a acyanogenic form of the plant Lotus corniculatus L., by various animals. Nature 193:1109-1110.
- Johnson, D.L. 1977. Inbreeding in populations with overlapping generations. Genetics 92:317-322.
- Kahler, A.L. Manuscrito. Barley, Gels and stains. 6 pags.
- M.T.Clegg y R.W. Allard. 1975. Evolutionary changes in the mating system of an experimental population of barley (Hordeum vulgare L.). Proc. Nat. Acad.Sci.USA. 46:1371-1377.
- Karron, J.D., Y.B. Linhart, C.A. Chaulk y C.A. Robertson. 1988. Genetic structure of populations of geographically restricted and widespread species of Astragalus (Fabaceae). Amer. J. Bot. 75:1114-1119.
- Kettlewell, H.B.D. 1958. A survey of the frequencies of Biston betularia L.(Lep.) and its melanic forms in Britain. Heredity 12:51-72.
- 1973. The evolution of melanism: the study of a recurring necessity. Oxford University Press, Oxford.
- Kimura M. 1956. A model of a genetic system which leads to closer linkage by natural selection. Evolution 10:278-287.
- 1968. Evolutionary rate at the molecular level. Nature 229:467-469.
- 1983. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- y J.F. Crow. 1963. The measurement of effective population number. Evolution 17:279-288.
- y T. Otha. 1971. Theoretical aspects of population genetics. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- King L.M. y B.A. Schaal. 1989. Ribosomal-DNA variation and distribution in Rudbeckia missouriensis. Evolution 43: 1117-1119.
- Klekowski, E.J. 1984. Mutation load in clonal plants: a study of two fern species. Evolution 38: 417-426.
- Knight S.E. y D.M. Waller. 1987. Genetic consequences of outcrossing in the cleistogamous annual, Impatiens capensis. I. Population genetic structure. Evolution 41: 969-978.
- Krebs, Ch.J. 1978. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Second edition. Harper and Row, New York.
- Krimbas, C.B. y S.Tsakas. 1971. The genetics of Dacus oleae V. Evolution 25: 454-460.
- Kubetin, W.R. y B.A. Schaal. 1979. Apportionment of isozyme variability in Polygonium pennsylvanicum (Polygonaceae). Syst. Bot. 4: 148-156.
- Lack, A.J. y Q.O.N.Kay. 1987. Genetic structure, gene flow and reproductive ecology in sand-dune populations of Polygala vulgaris. J.Ecol. 75: 259-276.
- Lande R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. Science 241:1455-1460.

- y D.W. Schemske. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. Evolution 39: 24-40.
- y G.F. Barrowclough. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management, en M.E. Soulé ed. Viable populations for conservation, Cambridge University Press, Cambridge, pages. 87-123.
- Layton C.R. y F.R. Ganders. 1984. The genetic consequences of contrasting breeding systems in Plectritis (Valerianaceae). Evolution 38: 1308-1325.
- Ledig, F.T. 1986. Heterozygosity, heterosis and fitness in outbreeding plants, en M.E. Soulé Conservation biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pages. 77-104.
- y M.T. Conkle. 1983. Gene diversity and genetic structure in a narrow endemic, Torrey pine (Pinus torreyana Parry ex Carr) Evolution 37: 70-85.
- , R.P. Guries y B.A. Bonefeld. 1983. The relation of growth to heterozygosity in pitch pine. Evolution 37: 1227-1238.
- Lee, J.M. y N.C. Ellstrand. 1987. Inheritance and linkage of isozymes in the cherimoya. J. Hered. 78:383-387.
- Levin, D.A. 1975. Genetic heterozygosity and protein polymorphisms among local populations of Oenothera biennis. Genetics 79:477-491.
- 1977. The organization of genetic variability in Phlox drummondii. Evolution 38:477-494.
- 1978. Genetic variation in annual phlox: self compatible versus self incompatible species. Evolution 31: 477-494.
- 1981. Gene flow versus dispersal in plants. Ann. Missouri Bot. Gard. 68:232-235.
- y H.W. Kerster. 1968. Local gene dispersal in Phlox. Evolution. 22: 130-139.
- y W.L. Crepet. 1973. Genetic variation in Lycopodium lucidulum: a phylogenetic relic. Evolution 22: 130-139.
- y H.W. Kerster. 1974. Gene flow in seed plants. Evolutionary Biology 7: 139-220.
- K. Ritter y N.C. Ellstrand. 1979. Protein polymorphism in the endemic Oenothera organensis. Evolution 33: 534-542.
- y Z. Bulinska-Radomska. 1988. Effects of hybridization and inbreeding on fitness in Phlox. Amer. J. Bot. 75: 1632-1639.
- Lewontin, R.C. 1974. La base genética de la evolución. Ediciones Omega S.A. Barcelona.
- 1985 a. Population genetics. Ann. Rev. Genet. 19:81-102.
- 1985 b. Population genetics, en P.J. Greenwood, P.H. Harvey y M. Slatkin eds. Evolution. Essays in honour of John Maynard Smith Cambridge University Press, Cambridge, pages. 3-18.
- y J.L. Hubby 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of Drosophila pseudoobscura. Genetics 54: 595-609.
- y J. Krakauer. 1973. Distribution of gene frequency as a test of the theory of the selective neutrality of polymorphisms. Genetics 74:175-195.
- Li, C.C. 1955. Population genetics. University of Chicago press,

- Chicago.
- y D.G. Horvitz. 1953. Some methods of estimating the inbreeding coefficient. American J. Hum. Genet. 5: 107-117.
- Linhart, Y.B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated Heliconia. Amer. Natur. 107:511-523.
- , J.B. Mitton, K.B. Sturgeon y M.L. Davis. 1981. Genetic variation in space and time in a population of ponderosa pine. Heredity 46:407-426.
- y J.B. Mitton. 1985. Relationships among reproduction, growth rates and protein heterozygosity in ponderosa pine. Amer. J. Bot. 72: 181-184.
- , W.H. Busby, J.H. Beach y P. Feinsinger. 1987. Forager behavior, pollen dispersal and inbreeding in two species of hummingbird-pollinated plants. Evolution 41: 679-682.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La estación de biología tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro, en A. Gomez-Pompa, C. Vazquez-Yanes, S. Del Amo y A. Butanda, eds. Regeneración de selvas. CECSA, México, pags. 31-69.
- Loveless, M.D. y J.L. Hamrick. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 65-95.
- y ----. 1987. Distribución de la variación en especies de árboles tropicales. Rev. Biol. Trop. 35 (Supl.1) :165-175.
- Lundquist, K. 1979. Allozyme frequency distributions in four Swedish populations of Norway spruce (Picea abies Ok.). I. Estimations of genetic variation within and among populations, genetic linkage and a mating system parameter. Hereditas 90: 227-235.
- Malécot, G. 1948. Les mathematiques de l'hérédité. Masson, Paris.
- Martinez-Ramos, M. 1985. Claros, historia de vida de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias, en A. Gómez-Pompa y S. del Amo, eds. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México II. Ed. Alhambra, México, pags. 191-239.
- y E. Alvarez-Buylla. 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of Cecropia obtusifolia at Los Tuxtlas, Mexico, en A. Estrada y T.H. Fleming, eds. Frugivores and seed dispersal. Junk. Dordrecht, pags. 333-346.
- , ----, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988 a. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. J. Ecol. 76:700-716.
- , J. Sarukhán y D. Piñero. 1988 b. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics, en A.J. Davy, M.J. Hutchings y A.R. Watkinson. eds. Plant Population Ecology Blackwell, London, pags. 293-313.
- Marshall, D.F. y R.J. Abbott. 1982. Polymorphism for outcrossing frequency at the ray floret locus in Senecio vulgaris L. I. Evidence. Heredity 48:227-235.
- Marshall, D.R. y S. Jain. 1969. Genetic polymorphism in natural populations of Avena fatua and A. barbata. Nature 221:276-278.
- y R.W. Allard. 1970 a. Isozyme polymorphism in natural populations of Avena fatua and A. barbata. Heredity 25: 373-382.

- y -----, 1970 b. Maintenance of isozyme polymorphisms in natural populations of Avena barbata. Genetics 66:393-399.
- Mather, K. 1949. Biometrical genetics. Methuen, London.
- McClenaghan, L.R. y A.C. Beuchamp. 1986. Low genetic differentiation among isolated populations of the California Fan Palm (Washingtonia filifera) Evolution 10:315-322.
- Mendoza, A., D. Piñero y J.Sarukhán. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of Astrocaryum mexicanum. J. Ecol. 75:545-554.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx. 28: 29-179.
- Mitton, J.B. 1983. Conifers, en S..D. Tanksley y T.J.Orton, eds. Isozymes in plant genetics and breeding. Part B, Elsevier, Amsterdam, pags. 443-473.
- , Y.B. Linhart, J.L. Hamrick y J.S. Beckman. 1977. Observations on the genetic structure and mating system of Ponderosa Pine in the Colorado Front Range. Theor. Appl. Genet. 51: 5-13.
- y M.C. Grant. 1980. Observations on the ecology and evolution of quaking aspen. Populus tremuloides in the Colorado Front Range. Am. J. Bot. 67:200-209.
- y B.A. Pierce. 1980. The distribution of individual heterozygosity in natural populations. Genetics 95: 1043-1054.
- , P. Knowles, K.B.Sturgeon, Y.B. Linhart y M.Davis. 1981. Associations between heterozygosity and growth rate variables in three western forest trees, en M.T. Conkle ed., Isozymes of North America forest trees and forest insects. USA Dept.of Agriculture, Berkeley, Cal., pags. 27-34.
- , y M.C. Grant. 1984. Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 479-499
- Moran, G.F. y S.D. Hopper. 1983. Genetic diversity and the insular population structure of the rare granite rock species, Eucalyptus caesia Benth. Aust. J. Biol.Sci. 30: 337-344.
- , Muona O. y J.C.Bell. 1989a. Acacia mangium: a tropical forest tree of the costal lowlands with low genetic diversity. Evolution 43:231-235.
- , ----- y -----, 1989b. Breeding systems and genetic diversity in Acacia auriculiformis and A.crassicarpa. Biotropica 21:250-256.
- Mulchay, D.L. y S.M.Kaplan. 1979. Mendelian ratios despite nonrandom fertilization? Amer. Natur. 113:419-425.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. Amer. Natur. 105:385-398.
- 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. Ann. Human Genet. 41: 225-233.
- 1987. Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press, New York.
- y Y. Imaizumi. 1966. Genetic structure of human populations II. Differentiation of blood group frequencies among isolated human populations. Heredity 21: 183-190.
- y F.Tajima. 1981. Genetic drift and estimation of effective population size. Genetics 98: 625-640.
- Nevo E. 1978. Genetic variation in natural populations:Patterns

- and theory. Theoretical population biology 13: 121-177.
- Nic Lughadha E.M. y J.A.N. Parnell. 1989. Heterostyly and gene flow in Menyanthes trifolita L. (Menyanthaceae). Biol. J. Linn. Soc. 100: 337-354.
- O'Brien, S.J., D.E. Wildt, D. Goldman, D.R. Merrill y M. Bush. 1983. The cheetah is depauperate in genetic variation. Science 22:459-462.
- O'Malley D.M. y K.S. Bawa. 1987. Mating systems of a tropical rain forest tree species. Amer. J. Bot. 74:1143-1149.
- , D.P. Buckley, G.T. Prance y K.S. Bawa. 1988. Genetics of Brazil nut (Bertholletia excelsa Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae) 2. Mating system. Theor. Appl. Genet. 76: 929-932.
- Patty L.R., J.M. Lee y N.C. Ellstrand. 1988. Interpretation of Triose Phosphate Isomerase isozymes in the Cherimoya (Annona cherimoya Mill.) Biochemical Genetics 26: 123-130.
- Pérez, R. 1990. Caracterización del micro-clima lumínico y sus efectos en el comportamiento reproductivo de una palma tropical. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Pérez de la Vega, M. y R.W. Allard. 1984. Mating system and genetic polymorphism in populations of Secale cereale y S.vavilovii. Canad. J. Genet. Cytol. 26:308-317.
- Phillips, M.A. y A.H.D. Brown. 1977. Mating system and hybridity in Eucalyptus pauciflora. Aust. J. Biol. Sci. 30 337-344.
- Piñero, D. 1979. El presupuesto energético y sus consecuencias demográficas en una palma tropical Tesis de maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- 1982. Correlation between enzyme phenotypes and physical environment in California populations of Avena barbata and Avena fatua. Ph.D. Thesis. University of California, Davis.
- , J. Sarukhán y E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas. Astrocaryum mexicanum Liebm. Estructura de las poblaciones. Bol. Soc. Bot. Méx. 37:69-118.
- y ----- . 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, Astrocaryum mexicanum. J. Ecol. 70:461-472.
- y P. Alberdi. 1982. The costs of reproduction in a tropical palm, Astrocaryum mexicanum. J. Ecol. 70:473-481.
- , M. Martínez-Ramos y J. Sarukhán. 1984. A population model of Astrocaryum mexicanum and a sensitivity analysis of its finite relative rate of increase. J. Ecol. 72:977-991.
- , M. Martínez-Ramos, A. Mendoza, E. Alvarez-Buylla y J. Sarukhán . 1986. Demographic studies in Astrocaryum mexicanum an their use in understanding community dynamics. Pincipes 30:108-116.
- y L. Eguiarte. 1988. The origin and biosystematic status of Phaseolus coccineus spp. polyanthus: electrophoretic evidence. Euphytica 37: 199-203.
- Popma J., F. Bongers y J. Meave del Castillo. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Vegetatio 74:81-91.
- Provine, W.B. 1971. Origins of theoretical population genetics. University of Chicago Press, Chicago.

- 1986. Sewall Wright and evolutionary biology. University of Chicago Press, Chicago.
- Read, R.W. 1966. New chromosome counts in the Palmas. Pincipes 10:55-62.
- Richards, A.J. 1986. Plant breeding systems. George Allen and Unwin, London.
- y H.Ibrahim. 1978. Estimation of neighbourhood size in two populations of Primula veris, en A.J. Richards ed. The pollination of flowers by insects Symposia of the Linnean society of London, vol. 6. Academic Press, London. pags. 165-174.
- Richardson, B.J., P.R.Baverstock y M. Adams. 1986. Allozyme electrophoresis. Academic press, Melbourne.
- Rick, C.M., J.F. Forbes y M. Holle. 1977. Genetic variation in Lycopersicon pimpinellifolium:evidence of evolutionary change in mating systems. Plant, Syst. Evol. 127:139-170.
- Ritland, K. 1983. Estimation of mating systems, en S.D. Tanksley y T.J. Orton, eds. Isozymes in plant genetics and breeding. Part A. Elsevier, Amsterdam, pags. 289-302.
- 1989 a. Correlated mating in the partial selfer Mimulus guttatus. Evolution 43: 848-859.
- 1989 b. Gene identity and the genetic demography of plant populations, en A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler y B.S. Weir, Plant population genetics, breeding, and genetic resources. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pags. 181-199.
- y S.K. Jain. 1981 A model for the estimation of the outcrossing and gene frequencies using n independent loci. Heredity 47:35-52.
- y F.R. Ganders. 1987 a. Covariation of selfing rates with parental gene fixation indices within populations of Mimulus guttatus. Evolution 41: 760-771.
- y ----- 1987 b. Crossability of Mimulus guttatus in relation to components of gene fixation. Evolution 41:772-780.
- Rohlf F.J. y G.D.Schnell. 1971. An investigation of the isolation-by-distance model. Amer. Natur. 105:295-324.
- Roose, M.L. y L.D.Gottlieb. 1980. Alcohol dehydrogenase in the diploid plant Stephanomeria exigua (Compositae): Gene duplication, mode of inheritance and linkage. Genetics 95: 171-196.
- Roughgarden, J. 1979. Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction. Macmillan, New York.
- Rudin D., G.Ericksson I.Ekberg y M.Rasmuson. 1974. Studies of allele frequencies and inbreeding in scots pine populations with the aid of the isozyme technique. Silviae Genet. 23: 10-13.
- Sanders, T.B. y J.L. Hamrick. 1980. Variation in the breeding system of Elymus canadensis. Evolution 34: 117-122.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees, en P.B. Tomlinson y M.H. Zimmermann, eds. Tropical trees as living systems Cambridge University press, Cambridge, pags. 161-188.
- 1980. Demographic problems in tropical systems, en O. Solbrig ed. Demography and evolution in plant populations Blackwell Scientific Publications, Oxford, pags. 161-188.
- , M. Martínez-Ramos y D. Piñero. 1984. The analysis of

- demographic variability at the individual level and its population consequences, en R. Dirzo y J. Sarukhán, eds. Plant population ecology. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pags. 83-106.
- Schaal, B.A. 1974. Isolation by distance in Liatris cylindraceae. Nature 252:703.
- 1975. Population structure and local differentiation in Liatris cylindraceae. Amer. Natur. 109:511-528.
- 1980. Measurement of gene flow in Lupinus texensis. Nature 284:450-451.
- y D.A. Levin. 1976. The demographic genetics of Liatris cylindracea Michx. (Compositae). Amer. Natur. 110:191-206.
- y W.G. Smith. 1980. The apportionment of genetic variation within and among populations of Desmodium nudiflorum. Evolution 34:214-221.
- Schemske, D.W. y R.L. Lande. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observation. Evolution 39:41-52.
- Schoen, D.J. 1982. Genetic variation and the breeding system of Gilia archilleifolia. Evolution 36: 361-370.
- y M.T. Clegg. 1984. Estimation of mating system parameters when outcrossing events are correlated. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 81:5258-5262.
- y ----. 1985. The influence of flower color on outcrossing rate and male reproductive success in Ipomoeae purpurea. Evolution 39: 1242-1249
- y ----. 1986. Monte Carlo studies of plant mating system estimation models: the one-pollen parent and mixed mating models. Genetics 112: 927-945.
- Schonewald-Cox, C.M., S.M. Chambers, B. MacBryde y I. Thomas, eds. 1983. Genetics and conservation: a reference for managing wild animal and plant populations. Benjamin/Cummings, Menlo Park, California.
- Schmitt, J. 1980. Pollinator foraging behavior and gene dispersal in Senecio (Compositae) Evolution 34: 934-943.
- Schwaegerle K.E. y B.Schaal. 1979. Genetic variability and founder effect in the Pitcher Plant Sarracenia purpurea L. Evolution 33: 1210-1208.
- , K.Garbutt y F.A. Bazzaz. 1986. Differentiation among nine populations of Phlox. I. Electrophoretic and quantitative variation. Evolution. 40:506-517.
- Schwartz, D. y T.Endo. 1966. Alcohol dehydrogenase polymorphisms in maize-simple and compound loci. Genetics 53: 709-715.
- Scogin, R. 1969. Isoenzyme polymorphism in natural populations of the genus Baptisia (Leguminosae). Phytochemistry 8: 1733-1737.
- Scott, J.K. 1980. Estimation of the outcrossing rate for Banksia attenuata R.Br. and Banksia menziesii R.Br. (Proteaceae) Aust.J.Bot. 28:53-59.
- Selander, R.K., D.A.Caugant, H.Ochman, J.M. Musser, M.N.Gilmour y T.S. Whittam. 1986. Method of multilocus enzyme electrophoresis for bacterial population genetics and systematics. Appl. and Environ. Microbiol. 5:873-884.
- Shaw, D.V. y R.W. Allard. 1981. Analysis of mating system parameters and population structure in Douglas-Fir using single locus and multiloci methods, en M.T. Conkle ed.,

- Isosymes of North America forest trees and forest insects.
USA Dept. of Agriculture, Berkeley, Cal., pags. 18-22.
- , A.L. Khaler y R.W. Allard. 1981. A multilocus estimator of mating system parameters in plant populations. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 78:1298-1301.
- y A.H.D. Brown. 1982. Optimum number of marker loci for estimating outcrossing in plant populations. Theor. Appl. Genet. 61:321-325.
- Shea, K.L. 1987. Effects of population structure and cone production on outcrossing rates in Engelmann Spruce and Subalpine Fir. Evolution 41: 124-136.
- Shields, C.R., T.J. Orton y C.W. Stuber. 1983. An outline of general resources needs and procedures for the electrophoretic separation of active enzymes from plant tissues, en S.D. Tanksley y T.J. Orton eds. Isozyme in plant genetics and breeding. Part A. Elseiver, Amsterdam, pags. 443-468.
- Simberloff D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18:474-511.
- Slatkin, M. 1981. Estimating levels of gene flow in natural populations. Genetics 95:503-523.
- 1985 a. Rare alleles as indicators of gene flow. Evolution 39:53-65.
- 1985 b. Gene flow in natural populations. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16:393-430.
- 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. Science 236: 787-792.
- 1989. Population structure and evolutionary progress. Genome 196-202.
- y N.H. Barton. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. Evolution 43:391-365.
- Smouse, P.E. 1986. The fitness consequences of multiple-locus heterozygosity under multiplicative overdominance and inbreeding depression models. Evolution 40: 945-957.
- Smyth, C.A. y J.L. Hamrick. 1984. Measurement of outcrossing in natural population of musk thistle, Carduus nutans L. J. Hered. 75: 303-307.
- y ---- 1987. Realized gene flow via pollen in artificial populations of Musk Thistle, Carduus nutans L. Evolution 41: 613-619.
- Smythe, N. 1989. Seed survival in the palm Astrocaryum standleyanum: Evidence for dependence upon its seed dispersal. Biotropica: 21:50-56.
- Soltis, D.E., C.H.Haufler, D.C. Darrow y G.J.Gastony. 1983. Starch gel electrophoretic of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. American Fern Journal 73: 9-27.
- Soltis, P.S. y D.E. Soltis. 1987. Population structure and estimates of gene flow in the homosporous fern Polystichum munitum. Evolution 41: 620-629.
- Sokal R.R. y J.F.Rohlf. 1969. Biometry. W.H. Freeman, San Francisco.
- Sokal, R.R., G.M.Jacquez y M.C.Wooten. 1989. Spatial autocorrelation analysis of migration and selection.

Genetics 121: 845-855.

- Soberón, J., A.M. Escalante y G. Coello. Manuscrito. Lack of genetic variation in the neotropical extreme endemic Lacandonia schismatica.
- Stansfield W.D. 1970. Teoría y problemas de Genética, edición revisada. McGraw-Hill, México.
- Stebbins, G.L. 1979. Fifty years of plant evolution, en O.T. Solbrig, S.Jain, G.B. Johnson y P.H. Raven. Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York, pags. 18-41.
- Steel R.G.D. y J.H.Torrie. 1980. Principle and procedures of statistics. A biometrical approach. 2nd. edition. McGraw-Hill. Tokyo.
- Strauss, S.H. 1986. Heterosis at allozyme loci under inbreeding and crossbreeding in Pinus attenuata. Genetics 113:115-134.
- 1987. Heterozygosity and development stability under inbreeding and crossbreeding in Pinus attenuata. Evolution 41: 331-339.
- Sun M. 1989. The genetic consequences of colonization and the effect of ray florets on outcrossing rate in populations of Bidens pilosa L., en P.E. McGuire ed. Population genetics and germplasm resources in crop improvement, University of California, Oakland, pag. 53.
- y F.R. Ganders. 1988. Mixed mating systems in Hawaiians Bidens (Asteraceae) Evolution 42:516-527.
- Sytsma K.J. y B.A. Schaal. 1985. Genetic variation, differentiation, and evolution in a species complex of tropical shrubs based on isozymic data. Evolution 39:582-593.
- Templeton A.R. 1982. Adaptation and the integration of evolutionary forces, en Milkman ed. Perspectives on evolution, Sinauer, Sunderland Massachusetts, pags. 15-31.
- y B.Read. 1983. The elimination of inbreeding depression in a captive herd of Speke's gazelle, en C.M.Schnewald-Cox, S.M.Chambers, B.MacBryde y W.L.Thomas, eds. Genetics and conservation. A reference for managing wild animal and plant populations. Benjamin/Cummings, Menlo Park, California, pags. 241-261.
- Terborgh J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest, en M.E. Soulé ed. Conservation biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer. Sunderland, Massachusetts, pags. 330-344.
- Toledo, V. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico, en G.T. Prance, ed. Biological diversification in the tropics. Columbia University Press, New York, pags. 93-111.
- Torres, A.M., T. Mau-Lastovicka, T.E.Williams y R.K.Soost. 1985. Segregation distortion and linkage in Citrus and Poncirus hybrids. J. Hered. 76:289-294.
- Turner, M.E., J.C. Stephens y W.W. Anderson. 1982. Homozygosity and patch structure in plant populations as a result of nearest-neighbor pollination. Proc.Nat. Acad.Sci. USA 79: 203-207.
- van Delden W. 1988. Multigenic selection in Plantago and Drosophila, two different approaches, en G. de Jong ed. Population genetics and evolution, Springer-Verlag, Berlin, pags. 173-183.

- Van Dijk, H. 1985. The estimation of gene flow parameters from a continuous population structure, en P. Jaquard et al. eds. Genetic differentiation and dispersal in plants. Springer-Verlag, Berlin, pags. 311-325.
- 1987. A method for the estimation of gene flow parameters from a population structure caused by restricted gene flow and genetic drift. Theor. Appl. Genet. 73:724-736.
- Valizadeh, M. 1977. Esterase and acid phosphatase polymorphism in the fig tree (Ficus carica L.). Biochem. Genet. 15:1037-1048.
- Vallejos, C.E., 1983. Enzyme activity staining, en S.D. Tanksley y T.J. Orton, eds. Isozymes in plant genetics and breeding. Part A. Elsevier, Amsterdam, pags. 469-516.
- Vargas, M., C.F. 1988. Determinación del tamaño efectivo en una población de Echeveria gibbiflora D.C., en el Pedregal de San Angel, C.U., México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Vite, F. 1985. La estrategia de asignación de energía de Astrocaryum mexicanum Liebm. (Palmae). Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Waller, D.M., D.M. O'Malley y S.C. Gawler. 1987. Genetic variation in the extreme endemic Pedicularis furbishiae (Scrophulariaceae) Conservation biology 1: 335-340.
- y D.M. Knight. 1989. Genetic consequences of outcrossing in the cleistogamous annual, Impatiens capensis. II. Out crossing rates and genotypic correlations. Evolution 43: 860-869.
- Waser N.M. 1982. A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. Oecologia (Berl.) 62:262-268.
- 1987. Spatial genetic heterogeneity in a population of the montane perennial plant Delphinium nelsonii. Heredity 58:249-256.
- 1988. Comparative pollen and dye transfer by pollinators of Delphinium nelsonii. Functional ecology. 2:41-48.
- y M. Price. 1983. Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant-pollinator interactions, en C.E. Jones y R.J. Little, eds. Handbook of experimental pollination biology. Van Nostrand Reinhold, New York, pags. 341-359.
- Webb, C.J. y K.S. Bawa. 1983. Pollen dispersal by hummingbirds and butterflies: a comparative study of two lowland tropical plants. Evolution 37: 1258-1270.
- Weir, B.S. y C.C. Cockerham. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. Evolution 38:1358-1370.
- Werner, P.A. y H. Caswell. 1977. Population growth rates and age-versus stage-distribution models for teasel (Dipsacus sylvestris Huds.). Ecology 58: 1103-1111.
- Wilson, E.O. y W.H. Bossert. 1971. A primer of population biology Sinauer, Sunderland Massachusetts.
- Wood J.W. 1987. The genetic demography of the Gainj of Papua New Guinea. 2. Determinants of effective population size. Amer. Natur. 129: 165-187.
- Workman, P.L. y J.D. Niswander. 1970. Population studies on southwestern Indian tribes. II. Local genetic differentiation

- in the Papago. Amer. J. Human Genet. 22:24-49.
- Wright, S. 1921. Systems of mating. Genetics 6:111-178.
- 1931. Evolution in Mendelian populations. Genetics 16:97-159
- 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics 1: 356-366.
- 1938. Size of population and breeding structure in relation to evolution. Science 87:430-431.
- 1939. The distribution of self-sterility alleles in populations. Genetics 24:538-552.
- 1940. Breeding structure of populations in relation to speciation. Amer. Natur. 74:232-248.
- 1943 a. Isolation by distance. Genetics 28:114-138.
- 1943 b. Analysis of local variability of flower color in Linanthus parryae. Genetics 28:114-138.
- 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating. Genetics 31:39-59.
- 1951. The genetic structure of populations. Ann. Eugen. 15:322-354.
- 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. Evolution 19:355-420
- 1968. Evolution and genetics of populations, vol 1: Genetics and biometric foundations. University of Chicago press, Chicago.
- 1969. Evolution and genetics of populations, vol 2: The theory of gene frequencies University of Chicago press, Chicago.
- 1977. Evolution and the genetics of populations, vol 3: Experimental results and evolutionary deductions. University of Chicago press, Chicago.
- 1978. Evolution and the genetics of populations, vol. 4: Variability within and among natural populations. University of Chicago press, Chicago.
- Yeh, F.C. 1981. Analyses of gene diversity in some species of conifers, en M.T. Conkle ed., Isosymes of North America forest trees and forest insects. USA Dept. of Agriculture Berkeley, Cal, U.S.A. pags.48-52.
- , A.Brune. W.M.Cheliak y D.C. Chipman. 1983. Mating system of Eucalyptus citriodora in a seed production area. Can. J. For. Res. 13: 1051-1055.
- , M.Sun y V.J. Loeffers. 1989. Genetic structure of peatland and upland black spruce, en P.E. McGuire Population genetics and germplasm resources in crop improvement. University of California, Oakland, California, pag. 54.
- Ziehe M. y J.H.Roberds. 1989. Inbreeding depression due to overdominance in partially self-fertilizing plant populations. Genetics 121: 861-868.

RESUMEN

En este trabajo se estudió la variación genética de la palma tropical *Astrocaryum mexicanum* en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México, utilizando electroforesis en gel de almidón. La tesis se encuentra dividida en nueve capítulos y dos apéndices. En el primer capítulo se presenta una introducción a la genética de poblaciones desde una perspectiva histórica. En el siguiente capítulo se describen tanto las características físicas y bióticas de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, como la ecología de la especie de estudio. En el tercer capítulo se obtienen los estimadores de variación genética, los cuales resultaron elevados ($H=0.135$, $P=31.8\%$). En el siguiente capítulo se discuten los patrones de herencia de 5 enzimas polimórficas (MDH, LAP, PGI, ADH, 6-PGD), las cuales se comportan en términos generales de manera mendeliana. En el capítulo cinco se analiza la estructura genética de la población, tanto para los adultos como para las semillas, a partir de las frecuencias alélicas y genotípicas con los estadísticos F de S.Wright y con las distancias genéticas de Nei; este análisis muestra que en la población existe un exceso de heterocigos y que esta población presenta baja diferenciación geográfica (F_{is} adultos = -0.452, semillas = -0.193; F_{st} adultos = 0.0425, semillas = 0.0085). En este capítulo también se presenta una revisión de valores de estadísticos F calculados para otras especies de plantas. El capítulo seis discute las estimaciones de la tasa de polinización cruzada (t), las cuales indican que la planta no se autopoliniza (t multiloci = 0.998), y las compara con otras de la literatura. En el siguiente capítulo se presentan estimaciones del movimiento de polen y semillas, y se calcula la vecindad genética ($= 2,552 \text{ m}^2$) y el tamaño efectivo ($N_e = 437$ individuos), ambas relativamente grandes. El capítulo ocho explora la posibilidad de heterosis en *A. mexicanum*, o sea la existencia de un mayor vigor en los individuos heterocigos para un mayor número de genes. El último capítulo consiste en una discusión general y en él se sugiere que la mejor estrategia para la conservación genética *in situ* de los árboles tropicales es la de tener áreas de reserva muy grandes del orden de decenas de miles de hectáreas, para de esta forma minimizar la pérdida de variación genética y los posibles efectos de la depresión endogámica. Por otra parte, la baja diferenciación geográfica que presentan estas especies sugiere que no son necesarias gran cantidad de reservas, pero sería importante mantener las posibilidades de flujo génico entre las áreas protegidas, preservando sitios que funcionen como corredores o estaciones de paso que faciliten el flujo génico entre áreas protegidas. En el primer apéndice se describen los métodos electroforéticos utilizados y en el siguiente se presentan una serie de simulaciones con computadora para explorar los efectos del movimiento del polen y la tasa de polinización cruzada en la estructura genética de las plantas.

SUMMARY

In this thesis the genetic variation of the tropical palm Astrocaryum mexicanum at Los Tuxtlas Biological Station, Veracruz, Mexico, was studied using starch gel electrophoresis. This work is divided in nine chapters and two appendixes. In the first chapter an introduction to population genetics from a historical perspective is presented. In the second chapter descriptions of physical and biotic characteristics of Los Tuxtlas Biological Station and of the ecology of A. mexicanum are presented. Third chapter presents the estimations of the genetic variation in this palm, which were high ($H=0.135$, $P=31.8\%$). In the next chapter the heredity patterns of five polymorphic enzymes (MDH, LAP, PGI, ADH, 6-PGD) are discussed; they were found to behave, in general terms, in a mendelian way. In chapter five the genetic structure of the population is analyzed, for both adults and seeds, using the allelic and genotypic frequencies, the F statistics of S. Wright and the genetic distances of Nei; this analysis shows that the populations present an excess of heterozygotes and low geographic differentiation (F_{is} adults = -0.452, seeds = -0.193; F_{st} adults = 0.0425, seeds = 0.0085). This chapter also includes a review on the F statistics computed for other plant species. Chapter six discusses the estimation of the outcrossing rate for this palm (t), which indicates that the plant never self-pollinates (t multiloci = 0.998) and compares it with others from the literature. The next chapter presents the estimations of the pollen and seed movements, using them the genetic neighborhood (2552 square meters) and the effective populations size ($N_e=437$ individuals) were obtained, both were relatively large. Chapter eight explores the possibilities of heterosis (higher fitness for heterozygote individuals at more loci) in A. mexicanum. The last chapter is the general discussion and is suggested that the best in situ genetic conservation strategy for the tropical trees is to maintain very large preserved areas of about tens of thousands hectares in order to minimize the rate of loss of genetic variation and the possible effects of inbreeding depression. On the other hand, the low geographic differentiation shown by these species suggests that it is not necessary to have many preserves but instead that it would be important to maintain the possibilities of gene flow, through corridors or stepping stones and to facilitate the genetic flow between protected areas. The first appendix describes the electrophoretic methods and the second presents a series of computer simulations to explore the effects of pollen movement and outcrossing rate on the genetic structure of plants.

EFL
674L
1990



222



UNAM

FECHA DE DEVOLUCIÓN

El lector se obliga a devolver este libro antes del vencimiento de préstamo señalado por el último sello

	17 ABR. 2006	
23 FEB. 2006		24 ABR. 2005
		05 MAYO 2005
10 MAR 2006		
16 MAR 2006		
12 MAYO 2006		27 JUL 2009
16 MAYO 2006		31 ENE 2002
23 MAYO 2006		
12 SET. 2006		
17 NOV. 2006		
27 Nov 06		