

10 00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

EFFECTOS ECOLOGICOS Y GENETICOS DE LA FRAGMENTACION EN LAS POBLACIONES DE D. Seguine (Araceae) EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MEXICO.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS AMBIENTALES
P R E S E N T A
SANDRA EUGENIA CUARTAS HERNANDEZ

DIRECTOR DE TESIS DR. JUAN J. GÓMEZ FARFÁN



MEXICO, D.F.,

JUNIO DEL 2002

COORDINACIÓN



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 13 de mayo de 2002, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno(a) Cuartas Hernández Sandra Eugenia, con número de cuenta 500470860, y número de expediente 0, con la tesis titulada: "Efectos ecológicos y genéticos de la fragmentación en las poblaciones *Dieffenbachia seguine* (Araceae) en los Tuxtlas, Veracruz, México.", bajo la dirección del Dr. Juan Núñez Farfán.

Presidente:	Dr. Juan Núñez Farfán
Vocal:	Dra. María Teresa Valverde Valdés
Secretario:	Dr. Luis Enrique Eguarte Fruns
Suplente:	Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez
Suplente:	Dr. Jorge González Astorga

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 11 de junio de 2002


Dra. Tila María Pérez Ortiz
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo fue posible gracias a la beca otorgada por la División General de Estudios de Posgrado DGEP.

Agradezco al Dr. Juan Núñez Farfán por su apoyo, disponibilidad y paciencia.

Agradezco a los miembros de mi comité tutorial por sus aportes académicos:

Dra. Maria Teresa Valverde Valdés

Dr. Rodolfo Dirzo.

Agradezco a todos mis compañeros por su apoyo en el trabajo de campo, en el laboratorio y sobretodo, por brindarme su amistad y comprensión: Jesús Vargas, Juan Fornoni, Miguel Moreno, Guadalupe Andraca, Armando López, Ana Martínez, Alfredo Montero, Paloma Neuman, Alejandra Blanco, José Luis Ibarra y Lorena Ruíz.

ÍNDICE

RESUMEN	9
INTRODUCCIÓN GENERAL	11
CAPÍTULO I. EFECTOS GENÉTICOS DE LA FRAGMENTACIÓN EN POBLACIONES DE <i>Dieffenbachia seguine</i> L. (ARACEAE) EN LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO.	
INTRODUCCIÓN	17
MATERIAL Y MÉTODOS	21
Especie	21
Área de estudio	21
Poblaciones muestreadas	22
Electroforesis	24
Análisis de datos	25
Variación genética	25
Estructura genética	25
Diversidad genotípica	27
Flujo génico	27
Aislamiento por distancia	28
Distancias y similitudes genéticas	29
Relaciones genéticas entre poblaciones	29
Tamaño efectivo	29
RESULTADOS	31
Frecuencias alélicas	31
Variación genética	32
Equilibrio de Hardy-Weinberg	33
Estadísticos F de Wright	33
Diversidad genotípica	34
Similitud y distancia genética	35
Relaciones genéticas entre poblaciones	37

Flujo génico	38
Aislamiento por distancia	39
Tamaño efectivo del vecindario genético	39
DISCUSIÓN	41
APÉNDICE 1. Sistemas y enzimas	49
APÉNDICE 2. Frecuencias alélicas de nueve loci en 10 poblaciones de <i>Dieffenbachia seguine</i> en la región de Los Tuxtlas	51
CAPÍTULO II. EFECTOS DEMOGRÁFICOS DE LA FRAGMENTACIÓN EN POBLACIONES DE <i>Dieffenbachia seguine</i> L. (ARACEAE) EN LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO.	
INTRODUCCIÓN	53
MATERIAL Y MÉTODOS	57
Especie	57
Área de estudio	57
Poblaciones muestreadas	57
Categorías de estado	58
Probabilidades de transición	59
Fecundidad	60
Matrices de proyección poblacional	61
Análisis de sensibilidad y elasticidad	63
Intervalos de confianza de λ	64
Comparación de matrices	65
Tratamiento estadístico	66
RESULTADOS	67
Parámetros poblacionales	67
Densidad	67
Crecimiento: altura y número de hojas	68
Tamaño de los ramets	68
Reproducción sexual	68
Producción de hojas	71

Clonalidad	73
Mortalidad	74
Reproducción sexual vs. propagación clonal	75
Matrices de proyección poblacional	76
Tasa de crecimiento poblacional	79
Estructura estable de estados	79
Valor reproductivo	81
Comparación de matrices	82
Análisis de sensibilidad y elasticidad	83
DISCUSIÓN	90
DISCUSIÓN GENERAL	99
Riqueza genotípica	101
Éxito reproductivo	102
Establecimiento de plántulas de propágulos vegetativos	103
Demografía	103
Genética	103
Demografía y Genética	106
Conservación	108
Perspectivas	111
CONCLUSIONES GENERALES	112
BIBLIOGRAFÍA	114

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO I. EFECTOS GENÉTICOS DE LA FRAGMENTACIÓN EN POBLACIONES DE *Dieffenbachia seguine* L. (ARACEAE) EN LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO.

Tabla 1. Sitios de muestreo para <i>D. seguine</i>	24
Tabla 2. Estimadores de diversidad genética por población de <i>D. seguine</i>	32
Tabla 3. Índices de Fijación F por población de <i>D. seguine</i>	33
Tabla 4. Estadísticos F de Wright calculados para cada locus de <i>D. seguine</i>	34
Tabla 5. Valores promedio de F_{it} , F_{st} , F_{is} y tasa de entrecruzamiento (t) por grupo de poblaciones	34
Tabla 6. Medidas de diversidad genotípica por población de <i>D. seguine</i>	35
Tabla 7. Matriz de distancias e identidades genéticas entre poblaciones de <i>D. seguine</i>	36
Tabla 8. Promedio de las distancias e identidades genéticas dentro de cada grupo de poblaciones de <i>D. seguine</i> y entre selva y fragmentos	36
Tabla 9. Matriz de distancias geográficas entre las poblaciones de <i>D. seguine</i>	36
Tabla 10. Flujo génico promedio Nm de cada población de <i>D. seguine</i>	38
Tabla 11. Flujo génico M entre pares de poblaciones de <i>D. seguine</i>	38
Tabla 12. Tamaño efectivo promedio Nb para poblaciones de <i>D. seguine</i>	40

CAPÍTULO II. EFECTOS DEMOGRÁFICOS DE LA FRAGMENTACIÓN EN POBLACIONES DE *Dieffenbachia seguine* L. (ARACEAE) EN LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO.

Tabla 1. Poblaciones de <i>D. seguine</i> muestreadas en la región de Los Tuxtlas	57
Tabla 2. Categorías usadas para describir la dinámica de poblaciones de <i>D. seguine</i>	59
Tabla 3. Número de ramets por m^2 para cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	67
Tabla 4. Promedios de altura y número de hojas de cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	68
Tabla 5. Resumen sobre la actividad reproductiva de cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	69
Tabla 6. Resultados de los análisis de varianza para la producción de inflorescencias e infrutescencias por categoría de altura y de número de hojas	69
Tabla 7. Análisis de varianza para el número de hojas producidas durante un año por población y categoría de número de hojas	72

Tabla 8. Ajuste lineal para el número total de hojas producidas por cada ramet vs. número total de hojas de cada ramet para cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	72
Tabla 9. Resultados de los análisis de varianza para la producción de ramets entre poblaciones por categoría de altura y de número de hojas	73
Tabla 10. Matrices de proyección poblacional (altura) para cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	77
Tabla 11. Matrices de proyección poblacional (número de hojas) para cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	78
Tabla 12. Valores de <i>G</i> e índices de no-similitud para las comparaciones entre estructura observada vs. esperada para cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	80
Tabla 13. Resultados del análisis log-lineal de los efectos de los factores población y categoría inicial en el destino	83
Tabla 14. Matrices de sensibilidades y elasticidades (altura) para cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	85
Tabla 15. Matrices de sensibilidades y elasticidades (número de hojas) para cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	86

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO I. EFECTOS GENÉTICOS DE LA FRAGMENTACIÓN EN POBLACIONES DE *Dieffenbachia seguine* L. (ARACEAE) EN LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO.

Figura 1. Localización de los sitios de colecta de <i>D. seguine</i> en la región de Los Tuxtlas	23
Figura 2. Frecuencias alélicas de nueve loci enzimáticos en poblaciones de <i>D. seguine</i>	31
Figura 3. Fenograma de las poblaciones estudiadas de <i>D. seguine</i>	37
Figura 4. Regresión lineal de $\log M$ vs. $\log k$ (distancia geográfica) para pares de poblaciones de <i>D. seguine</i> en la región de Los Tuxtlas	39

CAPÍTULO II. EFECTOS DEMOGRÁFICOS DE LA FRAGMENTACIÓN EN POBLACIONES DE *Dieffenbachia seguine* L. (ARACEAE) EN LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO.

Figura 1. Ciclo de vida de <i>D. seguine</i> y su correspondencia con la matriz de proyección poblacional básica	63
Figura 2. Densidad de cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	67
Figura 3. Número total de ramets con inflorescencias e infrutescencias por categoría de altura y número de hojas en cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	70
Figura 4. Número de ramets reproductivos por censo y por población en cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	71
Figura 5. Producción de hojas en las poblaciones de <i>D. seguine</i>	72
Figura 6. Número promedio de hojas producidas por censo en cada población y en promedio por un ramet	73
Figura 7. Número total de ramets producidos por censo, categoría de altura y categoría de número de hojas en cada población de <i>D. seguine</i>	74
Figura 8. Mortalidad por categoría de altura y de número de hojas en cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	75
Figura 9. Proporción de ramets con inflorescencias y con propagación vegetativa y proporción de ramets infantiles establecidos producidos por propagación vegetativa	

y establecimiento estimado de plántulas en cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	76
Figura 10. Tasa de crecimiento poblacional de cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	80
Figura 11. Estructuras de población observadas y distribución estable de categorías	81
Figura 12. Valor reproductivo por categoría de altura y número de hojas de cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	82
Figura 13. Elasticidad por categoría de altura y número de hojas en cinco poblaciones de <i>D. seguine</i>	87
Figura 14. Elasticidades por proceso demográfico para la clasificación de las poblaciones por categoría de altura y número de hojas	87
Figura 15. Gráfica triangular de elasticidades: fecundidad, sobrevivencia y Crecimiento	89

DISCUSIÓN GENERAL

Figura 1. Promedios de la riqueza genotípica, éxito reproductivo y proporción de ramets producidos vegetativamente establecidos por grupo de poblaciones	106
Figura 2. Fenograma de los grupos de poblaciones	108
Figura 3. Flujo génico y tamaño efectivo para diez poblaciones de <i>D. seguine</i>	111

RESUMEN

Efectos genéticos y ecológicos de la fragmentación en poblaciones de *Dieffenbachia seguine* L. en la región de Los Tuxtlas.

La fragmentación del hábitat reduce el área total del hábitat y aumenta el aislamiento de las poblaciones naturales. Ambos efectos se expresan a través la subdivisión de las poblaciones y la imposición de barreras a la migración.

A nivel genético, se espera que en poblaciones pequeñas y aisladas, la deriva génica se convierta en la fuerza evolutiva más importante moldeando la estructura genética, conduciendo a la pérdida de alelos y a un aumento en el nivel de diferenciación entre poblaciones, dado un flujo génico restringido. A nivel demográfico, las diferencias en las condiciones ambientales pueden causar variación en los parámetros demográficos, ya que altera las probabilidades de sobrevivencia y fecundidad.

En esta tesis, se evaluaron las hipótesis de la reducción en variación genética, el aumento en el nivel de diferenciación interpoblacional y la reducción de la densidad y tasa de crecimiento como respuesta de las poblaciones a la fragmentación del hábitat. Estas hipótesis se evaluaron mediante electroforesis horizontal en geles de almidón (efectos genéticos) y censos trimestrales de poblaciones de *D. seguine* en selva continua y en fragmentos de diferente tamaño.

A nivel genético, no se detectó pérdida de variación genética (heterocigosis) ni un aumento en el nivel de diferenciación genética en las poblaciones de fragmentos respecto a la selva continua. A nivel demográfico, la densidad y la tasa de crecimiento mostraron tendencias a aumentar con la reducción del tamaño del fragmento. Estos hallazgos van en dirección opuesta a las predicciones, aunque a un nivel más fino se detectaron algunos efectos: la fragmentación del hábitat ha producido en las poblaciones de *D. seguine* que ocupan los fragmentos remanente, una reducción en la riqueza genotípica y en el éxito reproductivo ('fruit-set'). Además ha favorecido el establecimiento de plántulas producidas vegetativamente en los fragmentos, respecto a las plántulas producidas vía semilla. Dichos efectos podrían ser consecuencia directa o indirecta de los cambios en densidad y movilidad de los polinizadores, ya que estos parecen ser bastante sensibles a la reducción del hábitat.

A la luz de estos resultados, sería interesante evaluar los efectos de la fragmentación en la interacción planta-polinizador y sus consecuencias en el sistema de apareamiento para predecir con mayor certidumbre el umbral de tamaño del fragmento donde la persistencia de estas poblaciones no se vea afectada y determinar sus implicaciones en estrategias de conservación.

INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las poblaciones de plantas en condiciones naturales son genética y demográficamente dinámicas, cambiando en tamaño y composición genética en respuesta a una variedad de factores ecológicos y evolutivos. Las actividades humanas, a menudo exacerban los desafíos genéticos y demográficos experimentados por las especies alterando los procesos ecológicos y evolutivos que determinan la estructura de las poblaciones y las metapoblaciones (Templeton 1990, Real 1993, Vida 1994, Hanski & Ovaskainen 2000). La alteración del hábitat por actividades humanas constituye la primera causa de la disminución, amenaza y extinción de especies (Noss & Csuti 1997, Lande 1998). Los patrones actuales de uso de la tierra, sobreexplotación de recursos, introducción de especies exóticas y contaminación, son todas causas directas de la pérdida de biodiversidad (Myers 1997). Debido al desarrollo agrícola y urbano, la tasa de deforestación de los bosques tropicales ha aumentado dramáticamente en los últimos años. Los bosques húmedos tropicales tienen una tasa de deforestación mayor a la de los bosques tropicales montanos y estacionales (Whitmore 1997). La tasa promedio de deforestación de bosques húmedos tropicales es actualmente de 2 millones de ha al año (Laurance et al. 2001).

Una de las principales consecuencias de la deforestación es la creación de paisajes fragmentados en los que algunos remanentes del bosque original, de tamaños y formas variables, quedan inmersos en una matriz de hábitats transformados para la actividad agrícola y/o ganadera ó urbana (Kattan & Alvarez-López 1996, Noss & Csuti 1997). Tales reducciones drásticas del área de bosque, por ejemplo en el sur de Veracruz, pueden llevar a la extinción local de una proporción significativa (aprox. 50%) de las especies nativas, y disminuir la cobertura de los bosques a un 9% de su cobertura original (Sarukhán & Dirzo 2001).

A nivel regional, la persistencia de las poblaciones que presentan una dinámica metapoblacional está asociada a un equilibrio entre parches disponibles y parches ocupados y a la tasa de colonización y extinción (Hanski & Ovaskainen 2000). La fragmentación puede afectar la viabilidad de las metapoblaciones, ya que altera el patrón de movimiento de individuos a través de los parches, y reduce y aísla las fuentes de colonización,

produciendo un desequilibrio entre colonización y extinción (Wilcox 1980, Wilcox & Murphy 1985, Noss & Csuti 1997, Lande 1998).

La subdivisión de las poblaciones como resultado de la fragmentación, afecta la probabilidad de extinción de las subpoblaciones en función de su tamaño (Terborg & Winter 1980, Wilcox & Murphy 1985, Farigh & Merriam 1994, Noss & Csuti 1997, Lande 1998, 1999, Kattan 2002). El destino ecológico y genético a largo plazo de una población en un fragmento, depende críticamente de si hay o no aislamiento genético entre las nuevas subpoblaciones que se encuentran en los parches de hábitat (Templeton 1990). El grado de aislamiento de las poblaciones depende del tamaño, forma y posición de los fragmentos en la matriz del paisaje, del tiempo de separación del continuo de hábitat, y de la distancia entre los fragmentos remanentes (Saunders et al. 1991). El tipo de matriz que rodea los fragmentos influye también el aislamiento efectivo de los parches, debido a que pueden afectar en diferente magnitud la tasa de movimiento entre los fragmentos (Ricketts 2001).

De esta manera, la pérdida de especies como consecuencia de la fragmentación del hábitat, se da desde el momento que ocurre la reducción del hábitat (especies endémicas o de distribución restringida) (Wilcox 1980, Bierregaard 1992, Noss & Csuti 1997, Kattan & Alvarez-López 1994, Scariot 1999, Metzger 2000, Kattan 2002), afectando negativamente la diversidad a nivel de la comunidad (Hughes et al. 1997) y a nivel genético al interior de las poblaciones (Dolan 1994, Oostermeijer et al. 1996, Foré & Gutman 1999).

A corto plazo, la fragmentación del hábitat reduce el área total del hábitat y aumenta el aislamiento de las poblaciones que permanecen en los fragmentos remanentes (Wilcox 1980, Rolstad 1991, Young et al. 1996). Ambos efectos se expresan a través de la subdivisión de las poblaciones en unidades pequeñas y la imposición de nuevas barreras a la migración (Ledig 1992).

Las causas de extinción de poblaciones subdivididas pueden ser producto de la estocasticidad demográfica (cuando las poblaciones han alcanzado tamaños muy pequeños), alteraciones en las interacciones con polinizadores o dispersores (Terborg &

Winter 1980, Aizen & Feinsinger 1994, Olesen & Jain 1994, Murcia 1996, Lande 1998, Kruess & Tschardtke 2000) que conducen a fallas reproductivas tales como disminución en los niveles de polinización y producción de semillas (Aizen & Feinsinger 1994, Murcia 1996, Matsumura & Washitani 2000, Groom 2001), o reducción en adecuación por dificultad de encontrar parejas potenciales (efecto Allee) (Lande 1998).

La fragmentación antropogénica crea un paisaje diferente al moldeado por las perturbaciones naturales a las cuales las especies se han ido adaptando a través del tiempo evolutivo (Turner & Corlett 1996, Noss & Csuti 1997, Rosquist & Prentice 2000). La reducción repentina del tamaño de las poblaciones que ocurre como producto de la fragmentación antrópica, conduce a cambios en la dinámica genética y demográfica de las poblaciones. La teoría de genética de poblaciones predice que tamaños poblacionales pequeños conducen a la erosión de la variación genética y a un aumento en la divergencia genética entre poblaciones a través de un aumento en la deriva génica, la endogamia y la reducción del flujo génico entre poblaciones (Wright 1946, Ellstrand & Elam 1993, Young et al. 1996). Además, si las poblaciones sufren un impacto en su sistema de apareamiento, puede producirse un cambio en la frecuencia de genotipos (Ledig 1992). A nivel demográfico, las poblaciones pequeñas están sujetas en mayor medida a eventos de estocasticidad demográfica. Varios estados del ciclo de vida de las plantas pueden ser influenciados por la reducción del hábitat (Fahrig & Merriam 1985, Benitez-Malvido 1998) y la variación individual en las tasas de mortalidad y reproducción causan variación en la tasa de crecimiento poblacional (Lande 1998). La variación en los efectos de las enfermedades, la herbivoría o a cambios en la variación genética de las poblaciones (Hara & Wakahara 1994) debidas a las fluctuaciones espaciales y temporales en las condiciones ambientales causadas por la fragmentación (Saunders et al. 1991), también pueden afectar la tasa de crecimiento poblacional.

En las plantas tropicales, varias etapas en la reproducción involucran interacciones directas con animales. Entonces, procesos tales como la polinización, dispersión y producción de semillas pueden ser susceptibles a la fragmentación a través de sus efectos sobre las plantas, animales o ambos (Murcia 1996). Estos procesos difieren en el tipo de organismos

involucrados y en su naturaleza, lo que determina la forma en que cada organismo es afectado por la fragmentación (Rolstad 1991, Farigh & Merriam 1994, With & Crist 1995, Murcia 1996, Phillips 1997). Si el vector de dispersión es afectado por la fragmentación, entonces las poblaciones en los remanentes se volverán genéticamente independientes (Templeton 1990, Olesen & Jain 1994).

Los efectos de la fragmentación tienen serias implicaciones sobre la persistencia de las especies: a nivel genético porque alteran la capacidad de las poblaciones de responder a cambios ambientales futuros (Falconer 1989, Rosquist & Prentice 2000), y a nivel demográfico, debido a que afectan negativamente la tasa de crecimiento de las poblaciones (Lande 1998).

La mayoría de los estudios en esta área evalúan los efectos de la fragmentación sobre la riqueza de especies, las interacciones bióticas y el papel de la estructura del paisaje (Debinski & Holt 2000). Aunque la tendencia ha sido investigar aspectos relacionados con la genética o la demografía en poblaciones fragmentadas, pocos estudios han examinado ambos tópicos. Además, la mayoría de éstos han sido realizados en herbáceas de zonas templadas (Oostermeijer et al. 1996, Menges & Dolan 1998). Sin embargo, en las herbáceas tropicales, aunque comprenden la mayor cantidad de especies de los bosques húmedos (Croat 1978, Ibarra-Manríquez et al. 1997), los efectos de la fragmentación no han sido evaluados (Debinski & Holt 1999). En particular, el grupo de herbáceas tropicales que se encuentran restringidas al piso del bosque, aunque está representado por un número pequeño de especies, constituye un componente estructural importante del bosque y son plantas típicas de estados sucesionales tardíos (Croat 1978, Smith 1987); sin embargo, ninguna ha sido estudiada en el contexto de la fragmentación. El estudio de los efectos de la fragmentación en plantas herbáceas es útil, ya que su ciclo de vida corto permite evaluar dichos efectos después de un número de generaciones mayor que en arbustos y en árboles, y pueden ser usadas posteriormente, dada su fácil manipulación, en estudios experimentales que permitan evaluar otros aspectos, por ejemplo, la adaptación local de las poblaciones y los efectos de la depresión por endogamia.

Para poder hacer inferencias sobre los efectos de la fragmentación, es necesario referirse a una condición no fragmentada, pues de otra manera se pueden sobreestimar los efectos de la fragmentación (Amos 1999). En este contexto, evaluar el estado de las poblaciones, tanto a nivel demográfico como genético, permite analizar los procesos que éstas sufren en respuesta a la fragmentación del hábitat a dos niveles: un nivel que involucra los cambios en las tasas vitales (demográfico) como resultado de los cambios en el ambiente biótico y abiótico, y otro nivel en el que se contemplan los efectos genéticos de la reducción del tamaño poblacional y el aislamiento. Conociendo ambos aspectos se puede describir de una manera más aproximada a la realidad el estado en que se encuentran las poblaciones, lo que permite establecer estrategias de conservación adecuadas (Álvarez-Buylla et al. 1996)

En este estudio se evaluó la hipótesis de la reducción en la variación genética, el aumento en el nivel de diferenciación interpoblacional, y la reducción en la tasa de crecimiento como respuesta de las poblaciones a la fragmentación del hábitat. Para esto, se utilizaron diez poblaciones de *Dieffenbachia seguine* en la región de Los Tuxtlas, en el Golfo de México.

La región de Los Tuxtlas ha sufrido alteraciones debido a las actividades humanas de desarrollo de la tierra. En esta zona está localizada la Reserva de la Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, UNAM, y un conjunto de fragmentos remanentes de bosque, en su mayoría ubicados en las zonas más pendientes de las montañas o en suelos pobres, como sucede en la mayoría de los trópicos (Dirzo et al. 1997). La presencia de selva continua y fragmentos, convierte este sistema en ideal para evaluar los efectos de la fragmentación del hábitat.

Dieffenbachia seguine es una herbácea típica de sotobosque de bosques húmedos tropicales, que se encuentra en el límite norte de su distribución en la región de Los Tuxtlas (Veracruz, México) (Mayo et al. 1997). Es polinizada por escarabajos (Kress & Beach 1994) y sus semillas son dispersadas por aves de sotobosque (R. Coates-Estrada com. per). El hecho de que la fragmentación tenga efecto sobre la polinización y la dispersión biótica (Murcia 1996), genera la expectativa planteada en la hipótesis, ya que se han reportado efectos de la fragmentación del hábitat tanto en escarabajos [reducción de especies (Klein

1989, Didham et al. 1996, 1998, Scariot 1999), movimiento a través de la matriz (McIntyre & Wiens 1999) y mayor diferenciación genética en fragmentos pequeños (Knutsen et al. 2000)] como en aves [reducción de especies (Kattan & Alvarez-López 1994) y mayor diferenciación genética en fragmentos (Bates 2000)].

El estudio de los efectos de la fragmentación del hábitat sobre las poblaciones constituye un aspecto importante a tener en cuenta para la conservación de hábitats naturales, porque aunque la fragmentación puede causar altos niveles de extinción, los remanentes de bosque constituyen refugios y reservorios importantes de la diversidad biológica (Shafer 1995, Kattan & Alvarez-López 1996, Dirzo et al. 1997), y porque actualmente ecosistemas como los bosques tropicales están representados en su mayoría por fragmentos, más que por reservas extensas (Shafer 1995, Turner & Corlett 1996). La conservación de los bosques tropicales en la región de Los Tuxtlas es de gran importancia, ya que por su posición latitudinal convergen allí muchas especies de origen tropical, de origen templado y endémicas (Dirzo et al. 1997).

CAPÍTULO I

EFFECTOS GENÉTICOS DE LA FRAGMENTACIÓN EN POBLACIONES DE *Dieffenbachia seguine* L. (Araceae) EN LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales están siendo alterados como resultado de los asentamientos humanos y la extracción de recursos, ya sea mediante la remoción total o la fragmentación de áreas continuas de bosque, convirtiéndolos en mosaicos de potreros, campos agrícolas, bosques secundarios y remanentes de bosques primarios (Nepstad et al. 1996, Noss & Csuti 1997). La fragmentación de los bosques reduce el hábitat y aumenta el aislamiento de los fragmentos remanentes (Wilcox 1980, Young et al. 1996). La fragmentación constituye una de las causas más importantes de la pérdida de especies y aumento del riesgo de extinción debido al efecto "Allee", efectos de borde y estocasticidad demográfica (Templeton 1990, Lande 1999). A nivel local, la persistencia de especies depende del grado de fragmentación de los bosques (tamaño de los fragmentos y grado de aislamiento) y de la transformación de la matriz circundante (Kattan & Alvarez-López 1996).

La fragmentación puede afectar la diversidad genética, la viabilidad demográfica e incluso el potencial evolutivo de las poblaciones, dependiendo del tipo de organismo, su especialización en el uso del hábitat, la longitud de su ciclo de vida, su sistema de apareamiento, distribución geográfica y estructura genética preexistente (Shelhas & Greenberg 1996, Noss & Csuti 1997, White et al. 1999). A nivel regional, la dinámica de especies que naturalmente presentan una estructura metapoblacional puede ser alterada por la fragmentación, a través de la disminución del número de hábitats disponibles y su efecto en la dispersión, alterando la viabilidad de las metapoblaciones (Lande 1999, Hanski & Ovaskainen 2000). Además, la fragmentación puede generar estructuras metapoblacionales en especies que originalmente no las presentaban y que no tienen una capacidad de dispersión que les permita sostener tal dinámica espacial.

La subdivisión de una población grande en poblaciones pequeñas y parcialmente aisladas (fragmentación), conduce a la diferenciación genética de esas poblaciones pequeñas, a través de procesos aleatorios que producen divergencia en las trayectorias evolutivas de las poblaciones (deriva génica) (Wright 1948). El grado de diferenciación genética puede ser intensificado por la selección natural (Wright 1948). Una vez que las poblaciones naturales son reducidas y aisladas, su tamaño efectivo puede ser tan pequeño que la deriva génica y

la endogamia se convierten en determinantes importantes de la estructura genética (Wright 1931, McCauley 1989, Templeton 1990, Ellstrand & Elam 1993, Young et al. 1996, Rosquist & Prentice 2000).

La deriva génica cambia la distribución de la variación genética de dos formas: 1) disminuye la variación genética en las poblaciones por pérdida de heterocigosidad y eventual fijación de alelos, y 2) produce cambios al azar en las frecuencias génicas, aumentando la diferenciación entre poblaciones (Crow & Kimura 1970, Ellstrand & Elam 1993).

La endogamia también conduce a la pérdida de varianza genética en la población (Hartl & Clark 1989). Tanto la deriva génica como la endogamia tienen el potencial para exacerbar los efectos del cuello de botella resultado de la fragmentación, reduciendo o eliminando la representación de algunas partes del 'pool' de genes que estarán representados en las generaciones futuras (Amos 1999). La pérdida de la diversidad genética es crítica, pues dicha diversidad es la materia prima para el cambio evolutivo, incluyendo la especiación y la capacidad de la población para mostrar respuestas adaptativas a los cambios ambientales (Falconer 1989, Templeton et al. 2001).

La probabilidad de que cualquiera de que ocurra deriva génica o endogamia depende críticamente de la cantidad de flujo genético -el movimiento de genes de una población a otra- que una población reciba (Slatkin 1985, Templeton 1990, Ellstrand 1991). La fragmentación puede restringir el flujo de genes entre poblaciones (Young et al. 1996) por disminución en la abundancia y número de especies de insectos, su movilidad y capacidad de atravesar la matriz (Klein 1989, Murcia 1996, Didham et al. 1996, 1998, Knutsen et al. 2000), y por la reducción en el número de especies de aves (Kattan & Alvarez-López 1994). También puede conducir a un incremento del flujo genético entre fragmentos (Foré et al. 1992) y mantener o incrementar los niveles de diversidad genética (White et al. 1999), en especies dispersadas por viento.

El efecto de la fragmentación sobre los niveles de variación genética es mejor conocido para especies de zonas templadas (Raijmann et al. 1994, Hollingsworth & Dickson 1997, Foré & Guttman 1999, Rosquist & Prentice 2000, Schmidt & Jensen 2000) y para árboles

tropicales (Prober & Brown 1994, Boshier et al. 1995, Hall et al. 1996, Aldrich et al. 1998, Shapcott 1998, Boshier & Powell 1999, White et al. 1999, Gonzáles-Astorga & Núñez-Farfán 2000), que para especies herbáceas tropicales (Young et al. 1999, Parra-Tabla et al. 2000). En este estudio, se evaluó el impacto de la fragmentación del hábitat en la diversidad y estructura genética de una herbácea tropical de la selva de la costa del Golfo de México. Dado el efecto de la fragmentación en el flujo génico (Young et al. 1996), hay razón para esperar, 1) una pérdida de la diversidad genética en las poblaciones fragmentadas y un aumento en el nivel de diferenciación genética y en el nivel de endogamia respecto a las poblaciones de selva continua, las cuales no han sido sometidas a la perturbación, y 2) que estos efectos estén correlacionados de manera positiva con el tamaño del fragmento.

Dieffenbachia seguine, es una especie típica del sotobosque de bosques lluviosos tropicales. Su límite norte de distribución se encuentra en la región de Los Tuxtlas (Veracruz), donde forma tapetes densos en el piso del bosque. En esta zona, los niveles de deforestación son altos y actualmente el paisaje ha pasado de ser un continuo de bosque a un conjunto de fragmentos aislados inmersos en una matriz de potreros y campos de cultivo (Dirzo et al. 1997), aunque también existe una gran extensión de selva continua que constituye la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" UNAM. La presencia de fragmentos y selva continua constituye un sistema ideal para explorar las hipótesis sobre los efectos de la fragmentación de poblaciones sobre su estructura genética y su evolución.

El estudio de las consecuencias genéticas de la fragmentación del hábitat sobre las poblaciones, además de que permite conocer sobre sus procesos evolutivos, también proporcionan información útil para la conservación de especies (Templeton 1990, Spencer 1997). Por su posición latitudinal, en la región de Los Tuxtlas convergen muchas especies de origen tropical, de origen templado y endémicas, por lo que la conservación de los bosques tropicales de esta zona es de gran importancia (Dirzo et al. 1997).

MATERIAL Y MÉTODOS

Especie

Dieffenbachia seguine L. Schott & Endl 1832 (Araceae) es una hierba de sotobosque de bosques húmedos tropicales primarios, casi siempre a bajas elevaciones. La forma de crecimiento consiste en ramets con tallos erectos, con 6-10 hojas y aproximadamente 40 cm de altura, conectados por rizomas gruesos. Los ramets están separados entre sí, ya que se ramifican poco y producen entrenudos largos. Son capaces de colonizar grandes extensiones, formando grupos densos. Los ramets nuevos crecen a partir de rizomas quebrados. Los genets son difíciles de distinguir debido a que los rizomas muchas veces están debajo del suelo, impidiendo así determinar la procedencia de cada ramet. Cada ramet reproductivo produce de 1 a 4 inflorescencias. Cada inflorescencia (espádice) tiene flores femeninas en la base y flores masculinas en el extremo superior. Cada flor femenina posee un grupo de 3-4 estaminodios. Las inflorescencias en un ramet no florecen sincrónicamente (obs. pers.). La polinización es realizada por escarabajos (Kress & Beach 1994). Los frutos son bayas rojas con una semilla redonda. Las semillas son dispersadas por aves del sotobosque (R. Estrada-Coates com. pers.). *D. seguine* está distribuida a través de las Indias Occidentales y América Central hasta las Guayanas, Brasil y Ecuador (Mayo et al. 1997).

Área de estudio

El estudio se realizó en la costa del Golfo de México, en el estado de Veracruz, dentro del área de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (Figura 1), de la cual la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT) UNAM forma parte (640 ha). La Estación está localizada al sur del estado de Veracruz entre los 95°04' y 95°09' de longitud oeste y los 18°34' y 18°36' de latitud norte. Las montañas de origen volcánico que allí se encuentran forman la sierra de Los Tuxtlas con orientación NW-SE; las elevaciones más conspicuas son el volcán San Martín (1780 msnm), volcán Santa Marta (1660 msnm) y volcán San Martín Pajapan (1245 msnm). La vegetación predominante en la EBT es selva alta perennifolia aunque existen algunas variantes, como la selva mediana en el cerro El Vigía y la selva alta sobre el Pedregal al oeste de la reserva. En gran parte los alrededores de la Reserva están convertidos en potreros y acahuales, como resultado del intenso uso de la tierra, excepto

hacia el flanco oeste, el cual está cubierto por selva que se extiende hacia el volcán San Martín. Lo que en un tiempo fue un continuo de bosque, en la actualidad se reduce a algunos remanentes aislados (Dirzo et al. 1997). La temperatura media anual de la región oscila entre 24 y 26°C . Debido a su situación con respecto a los vientos húmedos provenientes del golfo de México y el efecto de barrera climática que ejerce la propia sierra, la precipitación promedio anual es entre 3000 y 4000 mm. El mes más húmedo es septiembre y los meses más secos son marzo-mayo (Soto y Gama 1997). De acuerdo con el sistema de clasificación climática de Köppen modificada por García (1981), el clima en el área de la Estación es cálido húmedo. La expansión de la ganadería ha transformado el paisaje forestal en un mosaico de campos de cultivo, potreros, acahuales y remanentes de selva. Los acahuales son manchones de vegetación secundaria abandonados y los remanentes de selva son áreas de bosque original que se encuentran rodeadas de potreros o campos agrícolas y corresponden a sitios no aptos para las actividades agropecuarias, como cimas de cerros, laderas de mucha pendiente y zonas inundables o pedregosas (Guevara et al. 1997).

Poblaciones Muestreadas

Con el fin de detectar si debido a la fragmentación se ha producido una disminución real en heterocigocidad como producto de la deriva génica en *D. seguine*, se compararon poblaciones sin fragmentar (selva continua, S) con poblaciones fragmentadas (Fragmentos, F) (Amos 1999). Se colectó material de 10 poblaciones (manchones continuos de ramets de *D. seguine*) tanto en la estación de Biología Tropical "Los Tuxtles" UNAM (640 ha), como en los remanentes de bosque aledaños, abarcando un área geográfica amplia: cuatro poblaciones fueron muestreadas en la selva continua; cuatro poblaciones fueron muestreadas en fragmentos de tamaño variable cercanos a la Estación (F1, F2, F3, F4) y dos poblaciones fueron muestreadas en fragmentos alejados de la Estación (F5, F6), en las faldas del volcán Santa Marta, lo cual a su vez permitiría observar el efecto del aislamiento geográfico sobre la variación genética, ya que la Estación y el volcán están separados por una depresión en la que se asienta el lago de Catemaco (Figura 1 y Tabla 9).

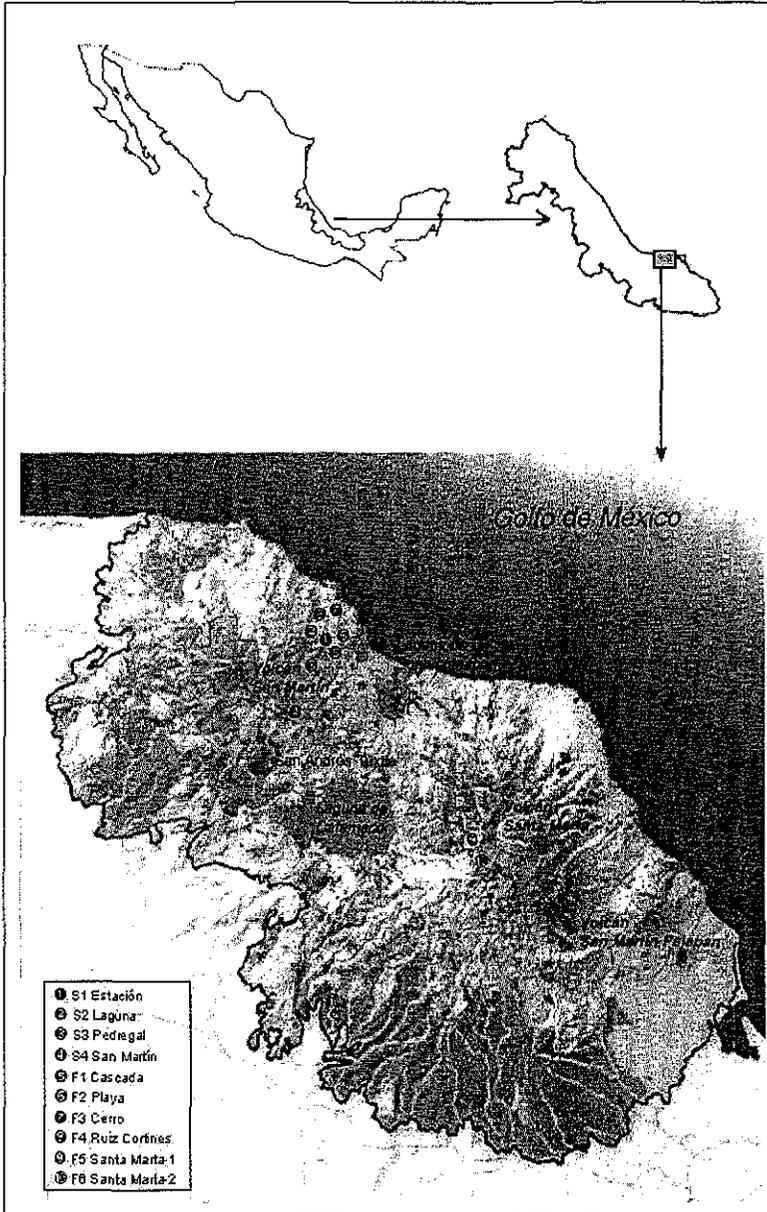


Figura 1. Localización de los sitios de colecta de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas.
Fuente: Tríptico Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. F. Ecardi (2000).

Tabla 1. Sitios de muestreo para *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

Población	Clave	Posición Geográfica	Area (ha) del Fragmento
Estación	S1	18°35'240 N - 95°04'620 W	640
Laguna	S2	18°35'245 N - 95°05'912 W	640
Pedregal	S3	18°34'347 N - 95°07'776 W	640
San Martín	S4	18°31'357 N - 95°10'675 W	640
Cascada	F1	18°34'692 N - 95°03'973 W	0.3
Playa	F2	18°35'050 N - 95°02'600 W	3
Cerro	F3	18°37'739 N - 95°05'157 W	37.4
Ruíz Cortínez	F4	18°36.730 N - 95°05.821 W	114.6
Santa Marta 1	F5	18°326'76 N - 95°07'328 W	5
Santa Marta 2	F6	18°22'025 N - 94°57'781 W	20

El muestreo se llevó a cabo en el centro de cada fragmento, colectando las muestras de individuos separados al menos 10 m entre sí, para reducir la probabilidad de coleccionar individuos del mismo clon. Este criterio de muestreo resultó ser apropiado, ya que los genotipos multilocus encontrados resultaron ser diferentes al interior de las poblaciones. En promedio, 35 plantas fueron analizadas en cada población y en total en todas las poblaciones se analizaron 349 individuos (Tabla 2). Se colectó la hoja más joven de cada individuo, se colocó en nitrógeno líquido para ser transportada al laboratorio y luego se almacenaron en un ultracongelador a -70°C para el análisis posterior de electroforesis.

Electroforesis

Para obtener los datos sobre la variación enzimática se utilizó la técnica de electroforesis horizontal en geles de almidón hidrolizado al 9% peso/vol. (Murphy et al. 1990, Soltis & Soltis 1989). Cada muestra de tejido fue macerada en un mortero agregando buffer de extracción (Aguirre-Planter 2000, Apéndice 1). El material extraído se almacenó en 'wicks' de papel filtro a -70°C . Se realizaron pruebas usando diferentes sistemas de buffer de los cuales dos permitieron mayor resolución. Siete enzimas fueron seleccionadas por tener buena actividad y ser polimórficas, presentando un total de nueve loci polimórficos que se usaron en el análisis genético. El sistema de buffer D de Maíz de Stuber et al. (1988) fue usado para las enzimas glutamato deshidrogenasa (GDH: E.C. 1.4.1.3), malato deshidrogenasa (MDH: E.C. 1.1.1.37) y enzima málica (ME: E.C. 1.1.1.40); el sistema de buffer Poulik de Hakim-Elahi (1976) fue usado para las enzimas peroxidasa anódica y catódica (PRX: E.C. 1.11.1.7), glutamato oxalacetato transaminasa (GOT: E.C. 2.6.1.1) y esterasa (EST: E.C. 3.1.1.-).

ANÁLISIS DE DATOS

Variación genética

Para cada individuo se obtuvieron los genotipos multilocus y a partir de sus frecuencias se calcularon las frecuencias alélicas por locus de cada población. La diversidad genética de cada población de *D. seguine* se describió mediante: 1) *La proporción de loci polimórficos*, $P = x/m$, donde x es el número de loci polimórficos y m es el número total de loci analizados, considerando un loci polimórfico cuando el alelo más raro tiene una frecuencia mayor a 0.05. Un valor de $P=1$ indica que todos los loci tienen dos o más alelos. 2) *La heterocigosis promedio*, H . Asumiendo el equilibrio de Hardy-Weinberg, la frecuencia de heterocigotos para cada locus es $H=1-\sum p_i^2$, donde p_i es la frecuencia del i -ésimo alelo y p_i^2 la frecuencia del homocigoto A_iA_i . El valor de H promediado para todos los loci es la *heterocigosis promedio*. Cuando $H=1$, indica que todos los individuos son heterocigotos (Hedrick 1983, Futuyma 1998). 3) *El número de alelos promedio por locus* $A=\sum (n_i / m)$, donde n_i es el número de alelos observados en el locus i y m es el número total de loci. Estos estimadores genéticos se calcularon en el programa Tools for Population Genetics Analysis TFPGA (Miller 1997).

Estructura genética

Los estadísticos F de Wright (1951), F_{is} , F_{it} y F_{st} fueron obtenidos para describir la distribución de la variación genética dentro y entre poblaciones, tanto de selva como de fragmentos y de todas las poblaciones en conjunto. Se obtuvo el índice de fijación $F = 1 - (H_{obs}/2pq)$ para dos alelos, donde H_{obs} es la heterocigosis observada y $2pq$ es la proporción de heterocigotos esperada. F es una medida de la desviación de las proporciones panmícticas. Valores de $F = 0$ indican que la población se encuentra en equilibrio Hardy-Weinberg, valores negativos indican un exceso de heterocigotos y valores positivos una deficiencia de heterocigotos (Hedrick 1983). Una población subdividida tiene tres niveles de complejidad: individual (I), subpoblaciones (S), y la población total (T).

F_{is} mide la reducción en heterocigosidad de un individuo debido a apareamiento no aleatorio al interior de su subpoblación; $F_{is}=(H_i - H_s)/H_s$, donde H_i es el promedio de la

heterocigosis observada de todos los genes en un individuo en una subpoblación, H_t representa la heterocigosis si todas las poblaciones tuvieran apareamiento al azar; a su vez, $H_t = 2p_0q_0$ donde p_0 es la frecuencia alélica promedio entre subpoblaciones.

F_{it} es el coeficiente total de endogamia de un individuo e incluye la contribución del apareamiento no aleatorio en subpoblaciones F_{is} y la contribución de la subdivisión F_{st} ; esta variable mide la reducción en heterocigosis de un individuo relativo a la población total: $F_{it} = (H_t - H_i) / H_t$. F_{it} y F_{is} toman valores de -1 a +1 y miden la desviación en las frecuencias genotípicas observadas respecto a una población ideal con las mismas frecuencias génicas, a nivel de toda la población y a nivel de la subpoblación, respectivamente.

F_{st} es una medida del nivel de diferenciación entre subpoblaciones y mide la reducción en heterocigosis de una subpoblación debido a la deriva génica, $F_{st} = (H_t - H_s) / H_t$, donde H_s representa el nivel de heterocigosis que sería encontrado en una subpoblación con apareamiento aleatorio; $H_s = 2p_iq_i$ para una subpoblación con frecuencia alélica p_i (Hartl & Clark 1989).

Weir & Cockerham (1984), considerando el tamaño finito de las poblaciones, el número de alelos por locus y el número de poblaciones, desarrollaron unos estimadores no sesgados F , θ , y f equivalentes a los estadísticos F_{it} , F_{st} y F_{is} de Wright, respectivamente. Por medio del Programa TFGPA se obtuvo el error estándar de F , θ , y f mediante un "Jackknife" sobre todos los loci y el intervalo de confianza de los estimados (al 95%) mediante la técnica de remuestreo denominada "Bootstrap". La significancia de dichos estimadores no sesgados para cada locus y para el promedio de todas las poblaciones se determinó mediante el estadístico de Chi-cuadrada: para F_{is} y F_{it} se obtuvo $X^2 = F(2N)(k-1)$ con $k(k-1)/2$ grados de libertad, donde N es el tamaño promedio de la muestra y k el número de alelos (Weir 1990); y para F_{st} se obtuvo $X^2 = (2N) F_{st} (k-1)$ con $(k-1)(s-1)$ grados de libertad, donde s el número de subpoblaciones (Workman & Niswander 1970).

Diversidad genotípica

La probabilidad de que dos genotipos multilocus sean idénticos si la reproducción es exclusivamente sexual es muy baja. Dado el hábito clonal de *D. seguine* se calculó su diversidad genotípica mediante una medida de diversidad genética usadas para especies clonales: G/N , donde G es el número de genotipos multilocus para una población y N es el número de individuos analizados. G/N representa la probabilidad de encontrar distintos genotipos en una población, por lo tanto si su valor es bajo, significa que la población es clonal, y si toma el valor de uno es porque no se repiten los genotipos (Pleasants & Wendel 1989). Se estimó también el número de genotipos posibles como $N_g = \prod_{i=1}^L [a_i(a_i+1)] / 2$, donde N_g es el número de genotipos únicos, a_i es el número de alelos detectados para el locus i y L es el número de loci analizados (Cheliak & Pitel 1984).

Flujo Génico

El flujo génico es un proceso que incluye todos los mecanismos que dan lugar al movimiento de genes de una población a otra (Slatkin 1985). Existen tres métodos indirectos para estimar el flujo génico: F_{st} , alelos raros y máxima verosimilitud (Slatkin & Barton 1989).

En este estudio se usó F_{st} para calcular de manera indirecta el flujo génico. Para el modelo de islas infinitas y alelos neutrales, $F_{st} \approx 1 / (4Nm+1)$, donde N es el número de individuos en cada subpoblación y m es la fracción de inmigrantes (Wright 1951). Este valor de F_{st} permite estimar de manera indirecta Nm , pues no hay un método para estimar m de manera independiente (Slatkin 1994). Los estimadores promedio de Nm para ser confiables, deben ser insensibles a la acción de otras fuerzas evolutivas como la mutación y la selección natural.

G_{st} , un estimador de F_{st} que combina información de loci y alelos múltiples (Nei 1984), no depende ni de la tasa de mutación μ , ni del número de alelos k , pero si del número de subpoblaciones. Así, $G_{st} = 1 / (1+4Nm\alpha)$, donde $\alpha = n/(n-1)$ y n es el número de subpoblaciones (Hartl & Clark 1989). Una vez estimado F_{st} , se puede obtener $Nm = \{(1/F_{st}) - 1\} / 4$. El estimado resultante es el valor que Nm tendría si la estructura de la población fuera

un modelo de islas y el valor de F_{st} fuera el mismo para cada alelo. Este valor se ve subestimado si la verdadera población presenta un modelo de flujo génico de tipo 'stepping-stone', aunque Crow & Aoki (1984) muestran que un modelo 'stepping-stone' en dos dimensiones produce resultados similares al del modelo de islas. Nm es el número de migrantes que llegan a una población cada generación. Valores de $Nm \ll 1$ producen una fuerte diferenciación entre las subpoblaciones, la deriva génica actúa independientemente en cada subpoblación (Slatkin 1994), mientras que si $Nm > 1$, las subpoblaciones se comportan como una sola población panmíctica y el flujo génico restringe el efecto de la deriva génica (Hartl & Clark 1989, Slatkin 1994).

Aislamiento por distancia

El concepto de aislamiento por distancia fue introducido por Wright (1943) para describir la acumulación de diferencias genéticas locales bajo restricciones de dispersión geográfica, y parte de la base de que la diferenciación genética entre poblaciones en loci neutrales aumenta con la distancia. El valor del flujo génico, Nm es estimado de los valores de F_{st} para cada par de poblaciones; dicho estimador se designa como M (Slatkin 1993) y depende de la distancia geográfica entre pares de poblaciones. En un modelo 'stepping-stone' en una dimensión, $M = 4Nm/k$, donde k es la distancia que separa a dos poblaciones, y en dos dimensiones $M = 4Nm/\sqrt{k}$. El patrón de equilibrio de M es una función de la distancia. Para poblaciones en equilibrio entre la deriva y la migración, la relación $\log M = a + b \log(k)$ predice una pendiente b de -1 y de -0.5 para flujo génico en una y dos dimensiones respectivamente (Slatkin 1994).

Los valores de F_{st} y G_{st} entre pares de poblaciones se estimaron mediante el programa desarrollado por Slatkin (1993), el cual está basado en métodos de coalescencia. Los valores de M entre pares de poblaciones se obtuvieron de manera indirecta de los valores de F_{st} y G_{st} . Las distancias lineales entre poblaciones se calcularon usando cartas geográficas (INEGI 1982) a una escala de 1:250,000, tomando el centro de cada fragmento como referencia.

Distancias y similitudes genéticas

Para estimar la distancia genética entre las poblaciones se usó el valor D de Nei (1972). Esta medida está basada en la identidad normalizada, $I = J_{xy} / \sqrt{(J_{xx} J_{yy})}$, donde $J_{xy} = \sum p_i q_i$ y expresa la probabilidad de que un alelo escogido al azar de cada una de dos poblaciones sean idénticos, relativo a $J_{xx} = \sum p_i^2$ y $J_{yy} = \sum q_i^2$, que expresa la probabilidad de que dos alelos tomados al azar de la misma población x o y , respectivamente, sean idénticos. Si las dos poblaciones tienen frecuencias alélicas idénticas, entonces $J_{xy} = J_{xx} = J_{yy}$, la identidad normalizada es uno y la divergencia genética $D = -\ln I$ entre poblaciones resulta en una distancia $D = 0$ (Hartl & Clark 1989). Si las poblaciones no comparten alelos $D \approx \infty$

Relaciones genéticas entre poblaciones

Se puede realizar un agrupamiento jerárquico de poblaciones usando cualquier medida de la cantidad de divergencia genética o distancia genética entre poblaciones (Hartl & Clark 1989). En este caso se usaron las identidades genéticas de Nei (1972) entre pares de subpoblaciones de *D. seguine*, para realizar un análisis UPGMA ('Unweighted-Pair-Group Method'). Este es un método que utiliza las matrices de distancias genéticas entre poblaciones para establecer las relaciones evolutivas entre dichas poblaciones, además asume una tasa evolutiva constante en el tiempo (Hedrick 2000). Este análisis se realizó mediante el programa TFGPA (Miller 1997), obteniendo el fenograma respectivo.

Tamaño efectivo

Existen diferentes métodos para estimar el tamaño efectivo de la población (Kimura & Crow 1963, Slatkin & Barton 1989, Husband & Barret 1992, Eguiarte et al. 1993, Nunney 1999). Los métodos directos usan estimadores ecológicos en términos de las características reproductivas y demográficas de la población (Husband & Barret 1992), mientras que los métodos indirectos usan datos sobre diferenciación genética (Eguiarte et al. 1993).

Se obtuvo un estimado indirecto del tamaño efectivo de las poblaciones estudiadas convirtiendo el valor de Nm en tamaño efectivo de la población de la vecindad, $N_{e_{vec}} = 2 \times 3.1416 \times Nm$ (Slatkin & Barton 1989, Eguiarte et al. 1993), considerando vecindad genética a un territorio con cierto radio R dentro del cual se pueden encontrar a ambos progenitores

de un individuo localizado en el centro de dicha área, y se puede considerar que ambos fueron tomados al azar. N_e es el número de individuos reproductivos en una población ideal en la que los individuos se aparean al azar; el número de hijos por padre tiene una distribución de Poisson y el tamaño es constante a través del tiempo (Wright 1931), aunque las poblaciones naturales rara vez satisfacen estas condiciones. Las medidas del tamaño efectivo de la población, N_e , son necesarias para evaluar los mecanismos de diferenciación genética entre poblaciones naturales. La magnitud de N_e determina la cantidad de error de muestreo entre generaciones que causa deriva génica o fluctuaciones al azar en la frecuencia de los genes (Husband & Barrett 1992). Si el tamaño efectivo es menor a 10 hay una gran diferenciación local debido a que la variación en las frecuencias depende del tamaño efectivo y no del tamaño de las subpoblaciones consideradas (Wright 1943, 1946). N_e representa el número de individuos en una población teórica que tendrían la misma varianza en frecuencias alélicas o el nivel de endogamia observado que la población estudiada (Kimura & Crow 1963).

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

RESULTADOS

Frecuencias alélicas

Se resolvieron cuatro loci para MDH, dos de ellos sin variación. En el análisis sólo se consideraron *Mdh-1y Mdh-2*. La enzima ME presentó dos loci, uno de ellos fijo. La enzima PRX anódica presentó dos loci: *Apx-1 y Apx-2*; las enzimas restantes presentaron solo un locus. Todos los loci presentaron dos alelos excepto *Est*, que presentó tres alelos.

Se encontró una alta heterogeneidad en las frecuencias alélicas para todos los loci entre poblaciones. Algunos alelos se han perdido en poblaciones tanto de selva como de fragmentos: el alelo 1 del locus *Gdh* en S1, F2 y F3, el alelo 2 del locus *Cpx-1* en S3 y F2, el alelo 2 del locus *Cpx-2* en F5, el alelo 1 del locus *Apx* en S2 y F2 y el alelo 2 del locus *Apx* en F3 (Fig. 2 y Apéndice 2).

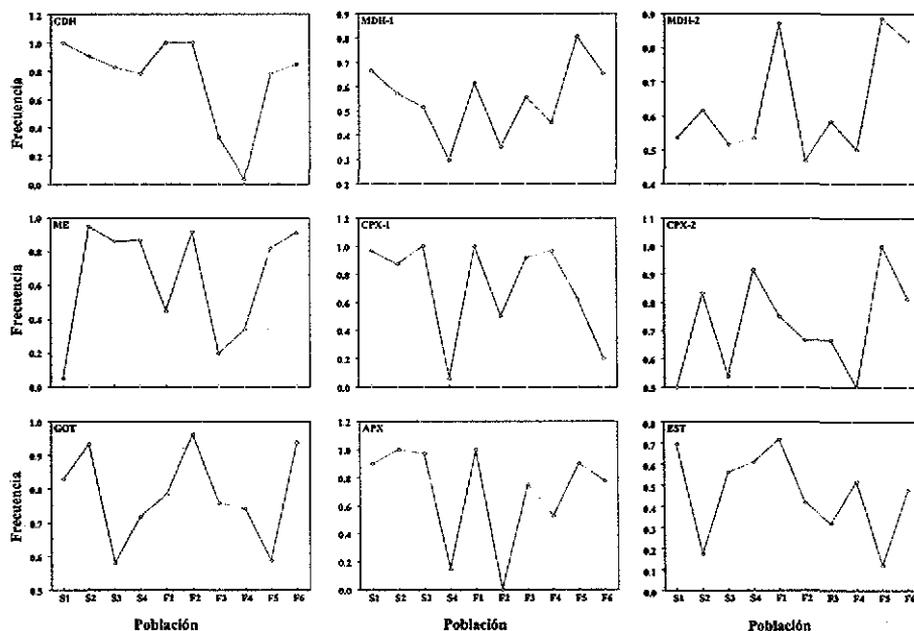


Figura 2. Frecuencias alélicas de nueve loci enzimáticos en poblaciones de *D. seguine* de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. Se graficó en cada locus la frecuencia del alelo más común.

Variación genética

Para calcular los estimadores de diversidad genética, se realizaron los análisis para cada población particular, para cada grupo de poblaciones (selva vs. fragmentos) y para todas las poblaciones (global). Los loci polimórficos analizados presentaron de dos a tres alelos. El número promedio de alelos por locus para todas las poblaciones fue 2.01 ± 0.03 . Las poblaciones de la selva tuvieron en promedio una riqueza alélica ($A = 2.03 \pm 0.06$) que no difiere significativamente de la de las poblaciones de los fragmentos ($A = 2.00 \pm 0.05$) ($F = 0.151$, $P < 0.7077$) (Tabla 2). El promedio de polimorfismo a nivel global ($P = 84.44\%$) no difirió significativamente del promedio de cada grupo de poblaciones analizados separadamente (selva vs. fragmentos), ni tampoco se detectaron diferencias significativas entre grupos de poblaciones ($F = 0.097$, $P < 0.7626$). Los valores de P oscilaron entre 66.66 % para los fragmentos de tamaño intermedio, F2 y F3, y 100% para las poblaciones S4, F4 y F6 (Tabla 2). El promedio de la heterocigosis observada fue significativamente menor que el de la heterocigosis esperada, tanto a nivel global como en selva y fragmentos (Global: $X^2 = 8.56$, $g.l = 1$, $P < 0.005$, Selva: $X^2 = 4.93$, $g.l = 1$, $P < 0.025$, Fragmentos: $X^2 = 3.95$, $g.l = 1$, $P < 0.05$). Los estimados de variación genética no mostraron diferencias significativas entre poblaciones de selva y de fragmentos (H_o : $F = 1.965$, $P < 0.1885$, H_e : $F = 0.848$, $P < 0.3839$) (Tabla 2).

Tabla 2. Estimadores de diversidad genética por población de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas. N =número de individuos analizados por población, N_p =número promedio de individuos analizados por locus, A =riqueza alélica, P =polimorfismo (95 %), H_o =heterocigosis esperada, H_e =heterocigosis observada.

Población	N	N_p	A	P	H_o	H_e
S1	40	27.22	2.00	77.77	0.1961	0.2883
S2	30	21.22	2.00	88.88	0.2069	0.285
S3	40	27.33	2.00	77.77	0.2357	0.3548
S4	39	26.44	2.11	100.00	0.2150	0.3343
F1	30	22.55	2.11	77.77	0.2594	0.3630
F2	30	20.33	1.78	66.66	0.2175	0.2718
F3	30	19.33	1.88	66.66	0.2460	0.3329
F4	30	21.22	2.11	100.00	0.3759	0.4326
F5	40	26.55	2.00	88.88	0.2812	0.3334
F6	40	27.55	2.11	100.00	0.1863	0.3267
Promedio \pm E.S						
Selva	159	102.22	2.03 ± 0.06	86.11 ± 6.88	0.2134 ± 0.026	0.3156 ± 0.023
Fragmentos	200	137.55	2.00 ± 0.05	83.33 ± 5.61	0.2610 ± 0.022	0.3434 ± 0.019
Global	249	239.77	2.01 ± 0.03	84.44 ± 4.13	0.2420 ± 0.018	0.3323 ± 0.015

Equilibrio de Hardy- Weinberg

Analizando todas las poblaciones como un conjunto, se encontraron desviaciones significativas de las proporciones panmícticas ($X^2=164.80$, $g.l=18$, $P=0.0000$) y el análisis de cada grupo de poblaciones mostró también desviaciones del equilibrio Hardy-Weinberg (Selvas: $X^2=106.39$, $g.l=18$, $P=0.0000$; Fragmentos: $X^2=161.85$, $g.l=18$, $P=0.0000$). En cada población se encontraron desviaciones del equilibrio para algunos loci. A nivel global el índice de fijación fue positivo ($F = 0.275 \pm 0.029$), y de igual manera en los grupos de poblaciones y en cada población particular. Los valores promedio de F no difirieron significativamente entre grupos de poblaciones ($F=1.855$, $P<0.2103$). En todas las poblaciones F refleja una desviación del equilibrio e indica una deficiencia de heterocigotos (Hartl & Clark 1989) (Tabla 3).

Tabla 3. Índices de Fijación F por población de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas.

Selvas		Fragmentos	
Población	F	Población	F
		F1	0.285
S1	0.320	F2	0.200
S2	0.274	F3	0.261
S3	0.336	F4	0.131
S4	0.357	F5	0.157
		F6	0.430
Promedio	0.322±0.044	Promedio	0.244±0.036

Estadísticos F de Wright

Los estimados de F_{it} , F_{st} y F_{is} para cada loci y en promedio para todas las poblaciones fueron significativamente diferentes de cero ($X^2 (F_{it})= 644.23$, $g.l= 171$, $P<0.0001$; $X^2 (F_{st})= 385.30$, $g.l= 162$, $P<0.0001$; $X^2 (F_{is})= 372.96$, $g.l =171$, $P<0.0001$). El F_{st} promedio (0.3052) reveló un nivel de diferenciación alto entre las poblaciones de *D. seguine*, indicando que el 30.52% de la variación genética se encuentra distribuida "entre poblaciones" (Tabla 4). El F_{is} (0.2905) indica un exceso de homocigotos alto, debido probablemente al mecanismo de dicogamia presente en *D. seguine* que reduce la probabilidad de autofertilización y consecuentemente el nivel de endogamia (Young 1988). Además, la tasa de entrecruzamiento en el equilibrio, $t=(1-f)/(1+f)$ (Haldane 1924), bajo el supuesto de que la única fuente de endogamia es por autofertilización, fue de 0.5432, sugiriendo que *D. seguine* tiene un sistema de apareamiento mixto. El nivel de endogamia

no difirió significativamente entre los grupos de poblaciones y el valor de t fue menor en poblaciones de selva que en poblaciones de fragmento (Tabla 5). Los valores promedio de los estadísticos F -Wright estimados para cada grupo de poblaciones no difirieron significativamente (Tabla 5).

Tabla 4. Estadísticos F de Wright calculados para cada locus y en promedio para *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas. *** $P < 0.0001$.

Locus	F_{it}	F_{st}	F_{is}
<i>Gdh</i>	0.7447***	0.4612***	0.5261***
<i>Mdh-1</i>	0.9387***	0.0595***	0.9348***
<i>Mdh-2</i>	0.7585***	0.0873***	0.7354***
<i>ME</i>	0.7578***	0.4779***	0.5360***
<i>Cpx-1</i>	0.7870***	0.7013***	0.2871***
<i>Cpx-2</i>	0.2875***	0.0580***	0.2437***
<i>Got</i>	-0.1097***	0.0992***	-0.232***
<i>Apx</i>	0.7515***	0.7100***	0.1431***
<i>Est</i>	-0.2297***	0.1067***	-0.3765***
Promedio	0.5113***	0.3058***	0.2960***
Jackknife \pm D.S.	0.5082 \pm 0.1600	0.3052 \pm 0.0964	0.2905 \pm 0.2125

Tabla 5. Valores promedio de F_{it} , F_{st} , F_{is} y tasa de entrecruzamiento (t) por grupo de poblaciones (selva vs. fragmentos). * $P < 0.05$.

Población	F_{it}	F_{st}	F_{is}	t
Selva	0.5314 \pm 0.1644*	0.3154 \pm 0.1326*	0.3157 \pm 0.2088*	0.5201
Fragmentos	0.4825 \pm 0.1779*	0.3121 \pm 0.0922*	0.2420 \pm 0.2335*	0.6103

Diversidad genotípica

El número de genotipos multilocus distintos (G) para todas las poblaciones en promedio fue 29.60 \pm 1.61 y la riqueza genotípica G/N promedio fue 0.853 \pm 0.025, sugiriendo que los genotipos se encuentran distribuidos uniformemente en las poblaciones, aunque en las poblaciones F5 y F6 ciertos genotipos fueron más abundantes (Tabla 6). Ambos parámetros (G y G/N) fueron estadísticamente distintos entre selvas y fragmentos (G : $F=7.811$, $P < 0.0234$, G/N : $F=5.629$, $P < 0.0451$), indicando un efecto negativo de la fragmentación sobre la diversidad genotípica.

Tabla 6. Medidas de diversidad genotípica por población de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas. *G* número de genotipos únicos, *G/N* riqueza genotípica.

Selvas			Fragmentos		
Población	G	G/N	Población	G	G/N
			F1	27	0.931
S1	35	0.875	F2	25	0.833
S2	27	0.900	F3	22	0.733
S3	36	0.923	F4	26	0.867
S4	37	0.949	F5	31	0.775
			F6	30	0.750
Promedio	33.75±1.92	0.912±0.032	Promedio	26.83±1.56	0.815±0.026

Se observaron 296 genotipos multilocus, ninguno de los cuales se repite entre las poblaciones de un total de 39366 genotipos posibles considerando 9 loci y 19 alelos. Debido a que cada subpoblación muestreada fue de entre 30 y 40 individuos, la diversidad genotípica es muy elevada.

Similitud y distancia genética

Los estimadores de distancia genética entre poblaciones presentaron un intervalo amplio de valores ($0.0430 < D < 0.4916$). Los valores más altos de *D* se observaron entre la población F1 (fragmento de menor área) y las otras poblaciones analizadas ($D_{prom} = 0.358$). Los valores máximos de *D* se observaron entre poblaciones de fragmentos, F1 y F6 ($D = 0.4916$), y entre poblaciones de selva, S1 y S4 ($D = 0.4866$), aún cuando no son las más distantes geográficamente (Tabla 7). La distancia genética mínima ($D = 0.0430$) se observó entre las poblaciones S4 y F3, aunque no son las más cercanas geográficamente. Las poblaciones F5 y F6 que son las más cercanas geográficamente y también presentaron una distancia genética muy pequeña ($D = 0.0678$).

La distancia genética promedio entre poblaciones de selva ($D = 0.250$) y de fragmentos ($D = 0.241$) y entre los 2 grupos de poblaciones ($D = 0.209$), no difirió significativamente, indicando que las poblaciones son muy distintas entre sí, sin tomar en consideración si su hábitat está perturbado o no (Tabla 8).

Tabla 7. Matriz de distancias (bajo la diagonal) e identidades genéticas (sobre la diagonal) entre poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas.

Población	S1	S2	S3	S4	F1	F2	F3	F4	F5	F6
S1	****	0.8265	0.8762	0.6147	0.7132	0.9567	0.6989	0.9083	0.7777	0.7505
S2	0.1906	****	0.9532	0.7416	0.6389	0.9236	0.8206	0.8508	0.9552	0.9137
S3	0.1322	0.0479	****	0.7107	0.7061	0.9425	0.7864	0.8710	0.8900	0.8438
S4	0.4866	0.2989	0.3415	****	0.6947	0.6809	0.9579	0.6747	0.7714	0.8959
F1	0.3381	0.4479	0.3480	0.3643	****	0.6754	0.7617	0.9024	0.6303	0.6117
F2	0.0443	0.0795	0.0593	0.3844	0.3925	****	0.7408	0.8945	0.8989	0.8552
F3	0.3582	0.1978	0.2402	0.0430	0.2722	0.3000	****	0.7207	0.7695	0.8713
F4	0.0962	0.1615	0.1381	0.3935	0.1027	0.1115	0.3275	****	0.8451	0.7722
F5	0.2514	0.0458	0.1166	0.2596	0.4616	0.1066	0.2620	0.1682	****	0.9344
F6	0.2870	0.0903	0.1699	0.1099	0.4916	0.1564	0.1377	0.2586	0.0678	****

Tabla 8. Promedio de las distancias e identidades genéticas dentro de cada grupo de poblaciones (selvas vs. fragmentos) de *D. seguine* y entre selva y fragmentos.

Población	No. de poblaciones	Selva		Fragmentos	
		Distancia	Identidad	Distancia	Identidad
Selva	4	0.250±0.064	0.787±0.049	0.209±0.026	0.817±0.021
Fragmentos	6			0.241±0.034	0.792±0.026

La distancia geográfica promedio que separa las poblaciones de *D. seguine* estudiadas en la región de Los Tuxtlas es de $12,550 \pm 1,545.74$ m, aunque dichas distancias son muy diferentes cuando se consideran solamente poblaciones de selva o de fragmentos ($6,083.33 \pm 1,562.14$ m y $15,666.67 \pm 3,177.18$ m, respectivamente). En general, las poblaciones F5 y F6 son las más alejadas del resto de las poblaciones, pero las más cercanas entre ellas (Tabla 9).

Tabla 9. Matriz de distancias geográficas (m) entre las poblaciones estudiadas de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas.

Población	S1	S2	S3	S4	F1	F2	F3	F4	F5	F6
S1	****									
S2	1750	****								
S3	4000	2750	****							
S4	11000	9750	7250	****						
F1	1250	3000	5000	11750	****					
F2	2000	3750	6250	13250	1500	****				
F3	4250	4250	6750	13750	5250	4250	****			
F4	3000	2500	3500	11500	4250	4000	2250	****		
F5	25000	25500	24500	22750	23000	25750	29250	27500	****	
F6	25500	26000	25000	23250	23500	26250	29750	28000	500	****

Relaciones genéticas entre poblaciones

El fenograma (Figura 3) muestra las relaciones genéticas entre poblaciones. No existe una tendencia clara en relación al tipo de hábitat (selva vs. fragmentos) y a la distancia que separa a las poblaciones. Las poblaciones se separan en cuatro grupos: El primer grupo está conformado por las poblaciones S1, F2 y F4; el segundo por las poblaciones S2, S3, F5 y F6; el tercero por las poblaciones S4 y F3 y el último muestra la población F1 diferenciada considerablemente del resto de las poblaciones. En el primer grupo la población F4 se encuentra diferenciada de las poblaciones S1 y F2, lo que coincide con las distancias geográficas entre las tres poblaciones. El segundo grupo está formado por dos subgrupos de poblaciones que están alejados geográficamente: las poblaciones S2 y S3 forman un subgrupo, y las poblaciones F5 y F6 forman otro; ambos subgrupos tienen una alta identidad genética entre sí ($I=0.9532$ y 0.9344 respectivamente) y sus poblaciones son muy cercanas geográficamente. La población F1 corresponde al fragmento más pequeño y es el que tiene mayores distancias genéticas con las otras poblaciones.

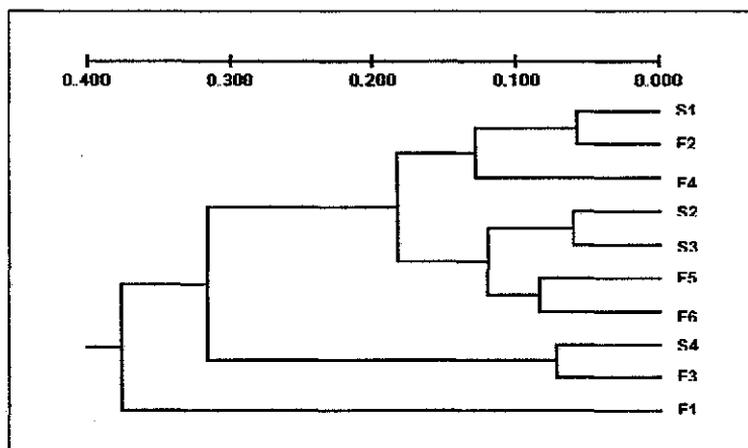


Figura 3. Fenograma de las poblaciones estudiadas de *D. seguine* obtenido por el método de promedio aritmético no ponderado par-grupo utilizando los estimadores insesgados de distancia genética de Nei (1972).

Aislamiento por distancia

Teniendo en cuenta los valores de M (flujo génico) obtenidos para pares de poblaciones estimados indirectamente de F_{st} y las distancias geográficas (Tabla 11), se realizó el análisis para detectar si las poblaciones presentan un patrón de aislamiento por distancia. Las pendientes obtenidas de la regresión lineal entre $\log M$ y $\log K$ (distancia geográfica) no son significativas, aún cuando se analicen las poblaciones de manera global ($m=-0.0617$, $r^2=-0.012$, $F=0.437$, $P=0.512$), o por separado las poblaciones de selva ($m=-0.641$, $r^2=0.363$, $F=2.280$, $P=0.205$) o de fragmentos ($m=-0.363$, $r^2=0.003$, $F=0.141$, $P=0.709$). Esto indica que el patrón de diferenciación genética no está asociado a la distancia geográfica entre poblaciones (Figura 4). Estos resultados son consistentes con los valores obtenidos de G_{st} o θ como estimadores de F_{st} .

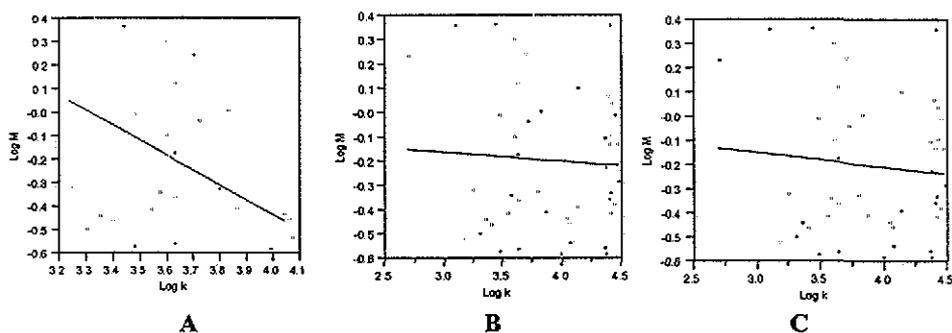


Figura 4. Regresión lineal de $\log M$ vs. $\log k$ (distancia geográfica) para pares de poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas. A) para poblaciones de selva, B) para poblaciones de fragmentos y C) para todas las poblaciones.

La prueba de Mantel que correlaciona las matrices de distancias genéticas y geográficas, indica que éstas no están correlacionadas ($r = -0.1515$, Z después de 1000 permutaciones=413170.27, $P=0.8030$) lo que es consistente con los anteriores resultados.

Tamaño efectivo del vecindario genético

Los estimados indirectos de Nm promedio para cada población usando F_{st} , permiten obtener, también de manera indirecta, el tamaño efectivo promedio del vecindario genético (Nb). A nivel global el tamaño efectivo del vecindario fue $Nb=4.924\pm 0.387$. A nivel de grupo de poblaciones y de subpoblación, los valores de Nb estimados fueron pequeños

(Tabla 12), indicando que todas las poblaciones sufren una gran diferenciación local, independientemente de su tamaño, ya que para $Nb < 10$ se espera que la deriva aumente los niveles de diferenciación poblacional (Wright 1946). Los tamaños efectivos no difirieron significativamente entre grupos de poblaciones ($F=1.4975$, $P<0.2559$).

Tabla 12. Tamaño efectivo promedio del vecindario Nb para poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas.

Selvas		Fragmentos	
Población	Nb	Población	Nb
		F1	2.739
S1	4.084	F2	5.806
S2	6.315	F3	4.015
S3	6.428	F4	3.814
S4	5.133	F5	5.894
		F6	5.020
Promedio	5.490±0.596	Promedio	4.548±0.467

DISCUSIÓN

Dieffenbachia seguine presentó altos niveles de variación y estructura genética tanto en poblaciones de selva continua como en poblaciones de fragmentos, lo que hace posible interpretar que la fragmentación del hábitat, a la escala de tiempo estudiada, no ha producido un efecto a nivel genético en esta especie. Estos resultados contrastan ampliamente con las predicciones sobre las consecuencias genéticas de la fragmentación del hábitat, pues se espera pérdida de la varianza genética (Loveless & Hamrick 1984, Lande 1999) y un aumento de la divergencia genética interpoblacional en las poblaciones fragmentadas, a través de un aumento de la deriva génica, la endogamia y la reducción del flujo génico (Templeton 1990, Ellstrand & Elam 1993, Young et al. 1996).

Variación genética

El polimorfismo, la riqueza alélica y la diversidad genética son altos en *D. seguine*, comparados con los valores observados en otra especie de la familia Araceae [*Arisaema dracontium* (Boles et al.1999)], en otras especies clonales [*Vallisneria americana* (Lokker et al. 1994), *Quercus havardii* (Mayes et al. 1998) y *Pueraria lobata* (Pappert et al. 2000)] y a los valores promedio encontrados por Hamrick & Godt (1996), en especies ampliamente distribuidas, perennes o con sistema de apareamiento mixto (Loveless & Hamrick 1984), sugiriendo que la clonalidad en este caso, evita el decaimiento de la varianza genética, ya que permite la persistencia de los genotipos más exitosos (McLellan et al. 1997).

Ninguno de los estimados de diversidad genética difirió significativamente entre las poblaciones de selva y de los fragmentos. Los valores de heterocigosis más altos fueron encontrados en las poblaciones de fragmentos F1 y F4, que son las más cercanas a la EBT Los Tuxtlas y que corresponden al fragmento más pequeño (0.3 ha) y al más grande (114.6 ha), respectivamente, y en la población F5, uno de los fragmentos más distantes geográficamente a la EBT. Considerando estos resultados, puede decirse que no hay un efecto del paisaje (selva vs. fragmentos) ni del tamaño del fragmento en la diversidad genética de las poblaciones. Esta respuesta de las poblaciones a la fragmentación ha sido

encontrada también en el árbol tropical *Symphonia globulifera* en hábitats fragmentados en Costa Rica (Aldricht et al. 1998), mientras que en *Salvia pratensis* y *Scabiosa columbaria* (van Treuren et al. 1991), *Eucalyptus albens* (Prober & Brown 1994), *Gentiana pneumonanthe* (Rajman et al. 1994), *Pithecellobium elegans* (Hall et al. 1996), *Swetenia humilis* (White et al. 1999) y *Rutidosia leptorrhynchoides* (Young et al. 1999), se encontró una relación entre la variación genética y el tamaño de la población. Los cambios en heterocigocidad no son de respuesta inmediata a la fragmentación; más bien dependen de los cambios en el sistema de apareamiento, el aumento en la autofecundación o la endogamia biparental en poblaciones pequeñas, debido a cambios en el comportamiento de los polinizadores (Young et al. 1999).

Equilibrio de Hardy-Weinberg

Todas las poblaciones evaluadas presentaron F positivos, lo que indica una desviación de las proporciones panmícticas y un déficit de heterocigotos que además, es de la misma magnitud en ambos grupos de poblaciones (selva vs. fragmentos), lo que es consistente con un alto nivel de estructura genética encontrado, en el que tanto la diferenciación entre poblaciones como la endogamia al interior de cada población han jugado un papel importante. Las desviaciones de Hardy-Weinberg no mostraron tendencias a estar concentradas en una población o locus particular.

Variación genotípica

D. seguine es una planta rizomatosa clonal y perenne, lo que sugeriría baja diversidad de genotipos, debido a que el crecimiento del genet a través de la propagación vegetativa a menudo conduce a una vecindad de ramets genéticamente uniformes (McLellan et al. 1997); sin embargo, en otras especies se ha encontrado alta diversidad genotípica (Pappert et al. 2000) que también es el caso de *D. seguine*. Los datos contradicen la expectativa de que la propagación clonal conduce a una homogeneidad genética dentro de las poblaciones, más bien indican que las poblaciones no son dominadas por unos pocos individuos clonales, ya que muchos genotipos multilocus fueron observados, la mayoría de los cuales estaban representados por sólo un ramet, como en el caso de *Helianthus occidentalis* (Foré & Guttman 1999).

Ambos parámetros, G y G/N , fueron significativamente menores en las poblaciones de fragmentos, indicando un efecto negativo de la fragmentación del hábitat sobre la diversidad genotípica.

La cantidad de genotipos en una población puede estar determinada por la cantidad de propágulos que llegan de otras partes al momento de la fragmentación, por el número de fuentes de las que provienen los propágulos y por el número de genets que originalmente estaban establecidos (McLellan et al. 1997). La diversidad y distribución de los genotipos en una población dependen también de los mecanismos de formación y unión de gametos (sistema de apareamiento) y de la diversidad alélica (Tomiuk & Workmann 1988, Loveless & Hamrick 1989, Ledig 1992). Un alto número de genotipos en cada población puede ser el resultado de un alto grado de entrecruzamiento, el cual está determinado por el número y posición de las flores (Handel 1985, Goulson 2000) y la sincronía en la floración (Loveless & Hamrick 1989). La tasa de entrecruzamiento obtenida para *D. seguine* que sugiere un sistema de apareamiento mixto, presenta un valor un poco menor en selva que en fragmentos, resultado que es consistente con el grado de heterocigosis ligeramente más elevado en algunos fragmentos. En *D. seguine*, las flores masculinas y femeninas están separadas espacialmente (Young 1988) y la floración aunque presenta un pico entre julio y octubre se extiende hasta enero con un número reducido de flores (obs. pers.), forzando a los polinizadores a moverse entre inflorescencias distantes. Ambos aspectos contribuyen a una alta tasa de entrecruzamiento (Loveless & Hamrick 1984, Young 1988, Eguiarte et al. 1992).

La gran diversidad genotípica encontrada en las poblaciones de *D. seguine*, puede estar mantenida por la contribución del establecimiento de plántulas vía semilla, aunque dicha contribución sea muy pequeña (Cap. II), ya que aún una pequeña cantidad de reproducción sexual permite suficiente recombinación para preservar la variación genotípica (McLellan et al. 1997)

Estructura genética

La varianza en las frecuencias alélicas entre poblaciones fue grande y en algunos casos se fijaron alelos alternos. Contradictoriamente, se encontraron alelos cercanos a la fijación con mayor frecuencia en las poblaciones de selva que en las de fragmentos, lo que se refleja en un nivel de polimorfismo menor en la selva que en los fragmentos. El ligero aumento en heterocigosis en algunas poblaciones de los fragmentos se debió a la presencia de alelos raros en frecuencias altas. Esto puede ser efecto de la deriva génica (van Treuren 1991).

La gran variación observada en las frecuencias alélicas entre poblaciones producen subsecuentemente un alto nivel de diferenciación, aunque las poblaciones están separadas por cortas distancias geográficas. Comparando el valor estimado de F_{st} , con los valores de diferenciación encontrados en plantas monocotiledóneas con sistema de cruzamiento mixto y de distribución amplia (Hamrick & Godt 1996), o de la misma familia taxonómica (Boles et al. 1999), se observa que las poblaciones de *D. seguine* están altamente diferenciadas. Esto probablemente es el resultado de una cantidad significativa de deriva génica en las poblaciones, ya que los valores de F_{st} son homogéneos en todos los loci, sugiriendo que la diferenciación es producto de procesos al azar, más que de fuerzas selectivas, ya que afecta a todos los loci simultáneamente (van Treuren et al. 1991). La gran distancia genética que presenta la población más pequeña con respecto a las otras poblaciones, sugiere que la intensidad de la deriva en dicha población es mayor, quizá como consecuencia de la reducción drástica en el tamaño poblacional. Los niveles de diferenciación encontrados entre grupos de poblaciones fueron altos y no difirieron significativamente, aunque la distancia geográfica promedio que separa las poblaciones de selva es bastante menor que la que separa a los fragmentos.

Los altos niveles de diferenciación entre las poblaciones de selva continua, indican la restricción de flujo génico, incluso en hábitat no perturbado donde la distribución de la especie es más continua; aún así las poblaciones muestran diferenciación a distancias cortas. Además, probablemente *D. seguine*, presenta eventos fundadores, ya que su dinámica demográfica parece depender de la dinámica de claros en el bosque (Núñez-Farfán & Dirzo 1988, Cap. II), lo que podría estar acentuando la diferenciación entre

poblaciones. En conjunto, el reducido flujo génico y los eventos fundadores producirían un alto grado de diferenciación.

Endogamia

D. seguine muestra un alto nivel de endogamia comparado con algunas plantas herbáceas perennes (Eguiarte 1990, Foré & Guttman 1999, Young et al. 1999, Neel & Ellstrand 2001). Dicho nivel de endogamia puede ser resultado de autopolinización, un efecto de consanguinidad generado por el flujo génico limitado, endogamia biparental, propagación clonal y/o deriva génica, ya que todos estos son factores que aumentan la frecuencia de homocigotos en las poblaciones. La autopolinización es la forma más extrema de endogamia y puede ser prevenida en plantas por autoincompatibilidad o dioicismo. *D. seguine* es una planta dicógama, por lo que es probable que los niveles de autofecundación no sean muy altos. La densidad de ramets reproductivos determina en gran parte los movimientos de los polinizadores, produciendo más apareamientos entre individuos emparentados cuando dicha densidad es alta, como sucede en la temporada de máxima floración (Goulson 2000). La endogamia biparental se da en poblaciones pequeñas o con estructura genética espacial, que se desarrolla debido a que la dispersión de genes vía polen y semillas es muy restringida (Ellstrand & Elam 1993). Es posible que exista un efecto de endogamia biparental en *D. seguine*, y para responder a ese interrogante es necesario investigar sobre los patrones de distribución genotípica y del movimiento de genes. La propagación clonal produce un efecto parecido al de la endogamia (Boles et al. 1999), ya que no se da recombinación genética y conduce a la producción de descendencia genéticamente idéntica a la de la planta 'madre' (Abrahamson 1980), aunque se puede suponer que dicho efecto no es grande en *D. seguine* dada la alta variedad de genotipos encontrados.

Relaciones genéticas entre poblaciones

La poblaciones de selva y de fragmentos mostraron entre sí una similitud del 81.7%, la cual no difiere significativamente de la similitud genética dentro de los grupos. Las poblaciones se agruparon independientemente de si están en selva continua o en fragmentos, posiblemente debido a que estas poblaciones podrían provenir de una población ancestral o

con vínculos históricos (Rosquist & Prentice 2000) y a que la subdivisión ha ocurrido recientemente, o a que tal vez *D. seguine* presente una dinámica de poblaciones que conduzca a un alto nivel de diferenciación (probablemente una dinámica con eventos de colonización complejos). La población F1 que corresponde al fragmento más pequeño, muestra mayor distancia genética con el resto de las poblaciones, debido tal vez a una mayor intensidad de la deriva en dicha población. Algunas poblaciones muestran una alta identidad genética, aunque no en todos los casos son las más cercanas geográficamente. La diferenciación de las poblaciones no está asociada a la distancia geográfica entre ellas, lo que sugiere que hay flujo génico en todas las direcciones y en diferente intensidad entre las poblaciones. Los datos sugieren que aunque el flujo génico es bajo, a largo plazo ha permitido mantener considerable diversidad genética entre las poblaciones fragmentadas, como sucede en *Carpentaria acuminata*, una palma del norte de Australia (Shapcott 1998), permitiendo contrarrestar los efectos de la deriva.

Flujo génico

En *D. seguine* el flujo génico estimado varió entre todas las poblaciones y fue de la misma magnitud entre las poblaciones de selva continua y los fragmentos. Los valores de Nm estimados indican que las poblaciones intercambian menos de un migrante por generación, explicando así el alto grado de diferenciación, ya que es necesario el intercambio de al menos un individuo en cada generación para que las poblaciones se comporten como panmícticas (Wright 1931). Aunque la fragmentación restringe tanto la polinización (Aizen & Feinsinger 1994, Didham et al. 1996, 1998) como la dispersión (Lande 1999), a la escala de tiempo en la que se evaluaron los efectos de la reducción de hábitat en este estudio no se detecta tal efecto, pues la estructura genética de *D. seguine* no varía significativamente entre selvas y fragmentos. Sin embargo, el 'fruit-set' reducido en fragmentos pequeños (Cap. II), podría estar indicando una deficiencia de polinizadores en estas poblaciones, lo que traería como consecuencia mayor grado de autopolinización, endogamia, y tal vez de depresión por endogamia.

Tanto la reducción en el 'fruit-set' y en el flujo génico, como el aumento en la distancia genética de la población del fragmento más pequeño con respecto a las demás poblaciones,

sugieren que tamaños muy pequeños de los remanentes de bosque podrían acelerar el efecto del aislamiento de las poblaciones y de la reducción del tamaño poblacional, como lo predice teoría de genética de poblaciones. Estos resultados indican que probablemente existe un umbral a escala espacial (Farigh 2001), en el que las poblaciones son capaces de amortiguar los impactos de la fragmentación. Estos son aspectos que pueden ser analizados posteriormente para determinar su efecto a largo plazo en la persistencia de las poblaciones, ya que en poblaciones con reducción de tamaño repentina se espera una reducción sustancial en la adecuación, a menos que la población se recobre numéricamente con rapidez (Lande 1999).

Tamaño efectivo del vecindario

Los tamaños efectivos de vecindarios genéticos en otras herbáceas son ampliamente variables, y en muy pocas especies alcanzan tamaños tan pequeños como los encontrados en *D. seguine*, aunque dichos valores fueron estimados indirectamente de F_{st} (Crawford 1984), lo que es consistente con el alto nivel de diferenciación en esta especie en comparación a otras herbáceas (Hamrick & Godt 1996). La disponibilidad reducida de parejas, la deriva génica como consecuencia de los tamaños efectivos del vecindario pequeños y el escaso flujo génico entre poblaciones son los factores con mayor efecto en el nivel de endogamia, ya probablemente el movimiento de los escarabajos polinizadores de esta especie a través de la matriz es reducido (Klein 1989, Knutsen et al. 2000), promoviendo apareamientos entre individuos emparentados, aunque puedan moverse distancias moderadas (Young 1988). *D. seguine* presenta un pico de floración (Cap. II), lo que reduce el tamaño efectivo de la población y aumenta el nivel de diferenciación genética, ya que los polinizadores no necesitan desplazarse largas distancias, aumentando la posibilidad de apareamiento entre individuos emparentados (Loveless & Hamrick 1984). El déficit de heterocigotos en *D. seguine* es probablemente el resultado del alto grado de endogamia, más que de una función directa de la reducción en la diversidad genética (Young et al. 1996).

En general, los niveles de diversidad y estructura genética mostrados por *D. seguine* presentan un patrón diferente al esperado (Templeton 1990, Young et al. 1996): no señalan

una pérdida de diversidad ni un aumento en diferenciación genética en las poblaciones de fragmentos comparado con las de selva continua. Sin embargo, la reducción en los tamaños poblacionales asociados a la fragmentación del hábitat (Young et al. 1996) pueden conducir a una intensificación de la deriva génica en las poblaciones, con consecuencias a largo plazo, que no sólo dependen del tamaño de la población sino de la interacción con los polinizadores (Aizen & Feinsinger 1994, Murcia 1996) y dispersores, y de los cambios en la estructura reproductiva producidos por la fragmentación, influenciando a la vez la estructura genotípica a corto plazo y la estructura genética a largo plazo (Tomiuk & Workmann 1988).

Dado que los polinizadores de *D. seguine* son escarabajos y pueden ser susceptibles a los efectos de la fragmentación del hábitat (Klein 1989, Didham et al. 1996, 1998, Golden & Crist 2000), la estabilidad genética proporcionada por el flujo génico (Templeton 1990), aunque limitado en estas poblaciones, puede verse amenazada, comprometiendo así, a largo plazo, la capacidad de las poblaciones para responder a cambios ambientales estocásticos y antropogénicos. Las estrategias de conservación en esta especie deben dirigirse a mantener muchos parches de áreas grandes y detener la deforestación, para evitar la continua reducción en el tamaño de las poblaciones, y la consecuente reducción en sus tamaños efectivos, preservando así la variación genética que se encuentra distribuida dentro y entre poblaciones y reduciendo la intensidad de la deriva génica que sufren las poblaciones de *D. seguine* en fragmentos muy pequeños. Además, grandes extensiones de hábitat, evitan la desestabilización de las poblaciones de polinizadores (Klein 1989, Didham et al. 1998, Steffan-Dewender & Tshamtke 2002), contribuyendo de esta manera a la preservación de las interacciones planta-animal, la cual es crítica en la persistencia de las poblaciones a largo plazo.

APÉNDICE I

SISTEMAS Y ENZIMAS

Buffer de extracción para *Abies*
(¾ de buffer YO y ¼ de buffer VEG II)

Buffer YO (Yeh & O'Malley 1980)
10 ml de solución Tris-ácido cítrico:
1.57 g Trizma base, 0.83 g de ácido cítrico
Aforar a 100 ml con H₂O destilada
Ajustar el pH a 7.0
0.05 g de NADP
0.05 g de NAD
0.018 g de ácido ascórbico
0.034 g de EDTA
0.10 g de albúmina sérica
0.33 ml de 2-Mercaptoetanol
Aforar a 100 ml con H₂O destilada

Buffer VEG II (Cheliak & Pitel 1984)

0.31 g de ácido bórico
2 ml de tergitol 15-S-9
2 g de PEG 8000
7 g de PVP 40
1 g de PVP 360
0.88 g de ácido ascórbico
0.02 g de NAD
0.1 g de albúmina sérica bovina
0.005 g de piridoxal 5 fosfato
0.27 g de sucrosa
0.19 g de Cisteína-HCl
0.66 ml de 2-Mercaptoetanol
Aforar a 100 ml con H₂O destilada
Ajustar el pH a 7.1 con NaOH

Sistemas

Sistema D de Maíz (Stuber et al. 1988)

Buffer del electrodo (pH 6.5)
0.065 M Histina (H8000)
10.088 g
0.007 M Ácido cítrico (monohidratado) 1.5 g
Ajustar el pH a 6.5
Aforar a 1000 ml con H₂O destilada

Buffer del gel
1 parte de buffer del electrodo
3 partes de H₂O destilada

Correr a 30 mA durante 7 horas

Sistema POULIK (Hakim-Elahi 1976)

Buffer del electrodo (pH 8.6)
Ácido bórico 18.55 g
NaOH 4 g
Ajustar el pH con 1M Ácido bórico o 1M NaOH
Aforar a 1000 ml con H₂O destilada

Buffer del gel
Ácido cítrico monohidratado 0.63 g
Sigma 7-9 2 g
Ajustar el pH con 4M Ácido cítrico
Aforar a 1000 ml con H₂O destilada

Correr a 60 mA durante 4-5 horas.

Enzimas**GDH (Glutamato deshidrogenasa E.C. 1.4.1.3)**

Pesar	
Ácido L-Glutámico sal monosódica	1 g
B-NAD (DPN)	10 mg
Añadir	
1 M Tris-HCl pH 8	10 ml
H ₂ O destilada	40 ml
MTT 1% o NBT 1%	1.5 ml
PMS 1%	0.5 ml

Incubar en la oscuridad a 37°C

ME (Enzima málica E.C. 1.1.1.40)

Mezclar	
0.2 M Tris-HCl pH 8.0	40 ml
1 M DL-Malato pH 8.0	5 ml
1 M MgCl ₂	1 ml
TPN 1%	
1 ml	
MTT 1%	1 ml
PMS 1%	0.2 ml

Incubar en la oscuridad a 30°C

GOT (Glutamato oxalacetato transaminasa E.C. 2.6.1.1)

Pesar	
Pyridoxal 5 fosfato	4 mg
Fast blue BB	150 mg
Añadir	
0.2 M Tris-HCl pH 7.0	50 ml
Sustrato GOT pH 7.0	5 ml

Incubar en la oscuridad a 37°C durante 30 minutos

MDH (Malato deshidrogenasa E.C. 1.1.1.37)

Pesar	
β-NAD (DPN)	8 mg
NBT	8 mg
NaCN	25 mg
Añadir	
0.2 M Tris-HCl pH 8.0	50 ml
1 M DL-Malato pH 7.8	5 ml
PMS 1%	0.1 ml

Incubar en la oscuridad a temperatura ambiente

PRX (Peroxidasa anódica y catódica E.C. 1.11.1.7)

Pesar	
3-Amino-9-etilcarbazol	50 mg
Añadir	
Dimetilformamida	3.5 ml
H ₂ O destilada	45 ml
Peróxido de Hidrógeno 3%	0.5 ml
Ca ₂ Cl 1%	1 ml
1 M Acetato de Sodio pH 5.0	2.5 ml

Incubar en la oscuridad a temperatura ambiente

EST (Esterasa E.C. 3.1.1.-)

Pesar	
Fast blue BB	50 mg
Añadir	
0.2 M Tris-HCl pH 7.0	50 ml
Acetato de α-naftilo 1%	
3 ml	

Incubar en la oscuridad a temperatura ambiente

APÉNDICE 2

Frecuencias alélicas de nueve loci en 10 poblaciones de *Dieffenbachia seguine* en la región de Los Tuxtlas.

Locus	Población									
	S1	S2	S3	S4	F1	F2	F3	F4	F5	F6
Gdh	0.0000	0.0962	0.1750	0.2179	0.9655	0.0000	0.0000	0.6667	0.2179	0.1538
	1.0000	0.9038	0.8250	0.7821	0.0345	1.0000	1.0000	0.3333	0.7821	0.8462
Mdh-1	0.6667	0.5714	0.5161	0.2955	0.4500	0.6154	0.3500	0.5556	0.8065	0.6538
	0.3333	0.4286	0.4839	0.7045	0.5500	0.3846	0.6500	0.4444	0.1935	0.3462
Mdh-2	0.5375	0.6167	0.5156	0.5333	0.5000	0.8704	0.4655	0.5833	0.8857	0.8194
	0.4625	0.3833	0.4844	0.4667	0.5000	0.1296	0.5345	0.4167	0.1143	0.1808
ME	0.9487	0.0500	0.1375	0.1316	0.6607	0.5500	0.0833	0.8000	0.1795	0.0875
	0.0513	0.9500	0.8625	0.8684	0.3393	0.4500	0.9167	0.2000	0.8205	0.9125
Apx-1	0.9667	0.8750	1.0000	0.0588	0.9643	1.0000	0.5000	0.9167	0.6250	0.2000
	0.0333	0.1250	0.0000	0.9412	0.0357	0.0000	0.5000	0.0833	0.3750	0.8000
Apx-2	0.5000	0.8333	0.5385	0.9167	0.5000	0.7500	0.6667	0.6667	1.0000	0.8125
	0.5000	0.1667	0.4615	0.0833	0.5000	0.2500	0.3333	0.3333	0.0000	0.1875
Got	0.1714	0.0667	0.4211	0.2821	0.2586	0.2167	0.0385	0.2414	0.4125	0.0625
	0.8286	0.9333	0.5789	0.7179	0.7414	0.7833	0.9615	0.7586	0.5875	0.9375
Cpx	0.1000	0.0000	0.0313	0.8500	0.9474	0.0000	1.0000	0.2500	0.1111	0.2222
	0.9000	1.0000	0.9688	0.1500	0.0526	1.0000	0.0000	0.7500	0.8999	0.7778
Est	0.0972	0.4828	0.3333	0.2973	0.3103	0.2000	0.4833	0.4833	0.5000	0.4000
	0.6944	0.1724	0.5606	0.6081	0.5172	0.7167	0.4167	0.3167	0.1184	0.4750
	0.2083	0.3448	0.1061	0.0946	0.1724	0.0833	0.1000	0.2000	0.3816	0.1250

CAPÍTULO II

EFFECTOS DEMOGRÁFICOS DE LA FRAGMENTACIÓN EN POBLACIONES DE *Dieffenbachia seguine* L. (Araceae) EN LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO

INTRODUCCIÓN

La fragmentación del hábitat genera diferencias, con respecto a la condición no fragmentada, en las condiciones ambientales y algunos factores bióticos (polinización, competencia, patógenos, herbivorismo) (Saunders et al. 1991, Aizen & Feinsinger 1994, Kruess & Tshamtko 2000), produciendo variación espacial y temporal en los parámetros demográficos de las poblaciones, como consecuencia de cambios en las probabilidades de germinación, sobrevivencia y fecundidad (Menges 1991, Kalisz & McPeck 1992, Aizen & Feinsinger 1994, Oosteirmeijer et al. 1996, Laurance et al. 1997, Wijesinghe & Hutchings 1997, Benitez-Malvido 1998, Jules 1998, Sizer & Taner 1999, Matsumura & Washitani 2000, Groom 2001). El efecto del ambiente sobre una población se da a través de sus efectos sobre los procesos particulares, que son los que determinan la dinámica de la población en el tiempo ecológico y la evolución de las historias de vida en el tiempo evolutivo (Caswell 1989). La fragmentación reduce la viabilidad de las poblaciones debido a la reducción y aislamiento del hábitat (Lande 1988, Saunders et al. 1991, Meffe & Carroll 1997), lo que provoca una disminución en la tasa de crecimiento poblacional, por problemas tales como la dificultad de encontrar pareja. La reducción del hábitat lleva a las poblaciones a una disminución del tamaño que afecta la probabilidad de extinción de las poblaciones (Gilpin & Soulé 1986), como consecuencia de las fluctuaciones estocásticas en los parámetros demográficos que disminuyen la tasa de crecimiento de la población (Lande 1987). Además de los efectos del área, la fragmentación puede producir efectos que son más probables de ser detectados a una escala de paisaje, tales como las alteraciones en los patrones de dispersión, que a su vez influyen en la dinámica y persistencia de las poblaciones (Fahrig & Merriam 1985, Rolstad 1991).

La germinación en algunas herbáceas y el establecimiento de plántulas de especies arbóreas es menor en fragmentos pequeños, aunque el tiempo de aislamiento de las poblaciones sea corto (Menges 1991, Benitez-Malvido 1998, Jules 1998), aunque otros reportes indican un reclutamiento de plántulas de árboles de especies de estados sucesionales tempranos más elevado en fragmentos de bosque y en el borde en comparación con el interior del bosque continuo (Laurance et al. 1997, Sizer & Taner 1999). La acción del viento en los fragmentos (Saunders et al. 1991), aumenta la mortalidad, el daño y la caída de árboles, y

como consecuencia, acelera la dinámica del bosque por la formación de claros (Ferreira & Laurance 1997, Laurance et al. 1998). Los efectos de la fragmentación en la reproducción han sido detectados a nivel de la producción de semillas, la cual se ve reducida en fragmentos pequeños y ha sido asociada a menor disponibilidad de polinizadores, poblaciones pequeñas y aislamiento (Aizen & Feinsinger 1994, Matsumura & Washitani 2000, Groom 2001).

Las condiciones ecológicas y ambientales pueden determinar diferencias en la probabilidad de establecimiento de la descendencia clonal o sexual en una población (Barkham 1980, Newell et al 1981, Nault & Gagnon 1993, McLellan 1997, Mandujano et al. 1998), afectando su tasa de crecimiento. El balance entre la propagación vegetativa y por semilla puede ser afectado también por los efectos de la densidad (Abrahamson 1980). Cuando la densidad de la población es baja y la propagación clonal es posible, la propagación vegetativa es más ventajosa y facilita la dispersión del genet. Sin embargo, cuando la densidad de la población es alta, la reproducción por semillas es más ventajosa, permitiendo dispersión a sitios nuevos y tal vez más favorables. Entonces, en especies perennes y hábitats estables, podría esperarse un cambio de propagación vegetativa bajo condiciones de baja densidad a reproducción por semillas bajo condiciones de alta densidad (Abrahamson 1980). Además, la propagación vegetativa y la reproducción sexual representan claras disyuntivas de historia de vida, y dado el efecto de la fragmentación del hábitat en la reproducción sexual y la disponibilidad de polinizadores (Aizen & Feinsinger 1994, Matsumura & Washitani 2000), podría esperarse una compensación a través del aumento en la propagación clonal (Abrahamson 1980, Lovett-Doust 1989, Eriksson 1997).

Los estudios de la dinámica de poblaciones que han sido sujetas a la fragmentación del hábitat son pocos y en su mayoría se han desarrollado con animales. Se ha evaluado el efecto de la fragmentación en aves (Rolstad 1991) y mamíferos pequeños (Mahan & Yahner 1997, Wolf et al. 1997, Dooley & Bowers 1998, Bowers & Dooley 1999, Bentley et al. 2000). En plantas, se ha evaluado una especie arbórea en la Amazonía (Chambers et al. 2001), y en herbáceas se han realizado estudios en *Gentiana pneumonanthe* (Oostermeijer et al. 1994), *Silene regia* (Menges & Dolan 1998) y *Trillium ovatum* (Jules 1998), todas especies de zonas templadas. En este estudio, se aborda el efecto de la fragmentación del

hábitat sobre una herbácea perenne del sotobosque de selvas tropicales en el Golfo de México.

En la región de Los Tuxtlas (Veracruz), los niveles de deforestación son altos y actualmente el paisaje ha pasado de ser un continuo de bosque a un conjunto de fragmentos aislados inmersos en una matriz de potreros y campos de cultivo (Dirzo et al. 1997). En esta región se localizan la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, (EBT UNAM) (640 ha de selva continua no perturbada) y un conjunto de fragmentos remanentes de bosque (Dirzo et al. 1997), constituyendo un sistema con características ideales para evaluar los efectos de la fragmentación del hábitat, comparando la dinámica de las poblaciones entre fragmentos de diferente tamaño y la selva continua.

En este estudio se evaluó la hipótesis de que como respuesta a la fragmentación del hábitat, se da una disminución en la densidad y la tasa de crecimiento poblacional. Así mismo, se evaluó la posible existencia de un patrón entre la fragmentación y el balance entre la reproducción sexual y la propagación vegetativa. De acuerdo con lo observado anteriormente se espera que en las poblaciones de hábitat fragmentado el crecimiento clonal contribuya en mayor proporción a la tasa de crecimiento poblacional que en las poblaciones de selva continua.

Para poner a prueba estas hipótesis se utilizaron análisis matriciales de proyección poblacional como herramienta para analizar la dinámica de las poblaciones. Los modelos matriciales integran toda la información demográfica y revelan las tendencias de la población; además ofrecen una medida de la contribución relativa de cada carácter de historia de vida al crecimiento de la población e identifican las transiciones en el ciclo de vida que son más críticas para la persistencia y crecimiento de la población (Horvitz & Schemske 1986, Caswell et al. 1997, Nault & Gagnon 1993). La dinámica de las poblaciones de plantas con ciclos de vida complejos, con reclutamiento sexual y clonal, puede ser descrita adecuadamente usando los modelos matriciales (van Groenendael et al. 1988, Caswell 1989). Por medio del modelo matricial se pueden hacer comparaciones de los patrones demográficos entre las poblaciones estudiadas (Silvertown et al. 1993)

permitiendo en este caso, determinar en cuáles procesos demográficos difieren las poblaciones, y si existen diferencias en la contribución de la reproducción vegetativa y sexual entre las poblaciones de selva continua y las de los fragmentos.

Para llevar a cabo este estudio se eligió a *Dieffenbachia seguine*, una especie herbácea que se propaga vegetativamente a través de la producción de ramets a partir de rizomas y que presenta poblaciones numerosas tanto en la selva continua como en los fragmentos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Especie

Dieffenbachia seguine (Descripción en el Cap. I).

Area de estudio

El estudio se realizó en la costa del Golfo de México, dentro del área de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, de la cual la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas forma parte (640 ha). La Estación está localizada al sur del estado de Veracruz, entre los 95°04' y 95°09' de longitud oeste y los 18°34' y 18°36' de latitud norte. (Descripción más completa en el Cap. I).

Poblaciones muestreadas

Para estudiar la variación espacial en la demografía de *D. seguine*, asociada a la fragmentación del hábitat, se seleccionaron cinco sitios en la región de Los Tuxtlas, dos de los cuales están situados en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, considerada como el sitio no fragmentado (selva continua, S), y los otros tres son fragmentos (F) que conservan las características estructurales de la selva, difieren en área (0.3-37.4 ha) y se localizan cerca a la Estación (Tabla 1).

El muestreo de las poblaciones se realizó en el centro de cada fragmento con el objetivo de evitar efectos de borde. Durante cuatro censos trimestrales, entre octubre de 2000 y octubre de 2001, se mapearon y marcaron todos los ramets en transectos de 25 x 10 m hasta completar muestras de aproximadamente 300 ramets por sitio (Bierzychudek 1982, Valverde & Silvertown 1998) (Tabla 1). El número de transectos por población varió de uno a cinco, dependiendo de la densidad de ramets de *D. seguine*.

Tabla 1. Poblaciones de *D. seguine* muestreadas en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

Población	Símbolo	N	Posición Geográfica	Area (ha)
Estación	S1	320	18°35'240 N - 95°04'620 W	640
Laguna	S2	307	18°35'245 N - 95°05'912 W	640
Cascada	F1	313	18°34'692 N - 95°03'973 W	0.3
Playa	F2	298	18°35'050 N - 95°02'600 W	3
Cerro	F3	311	18°37'739 N - 95°05'157 W	37.4

En cada planta se colocó una marca con el número del individuo en la hoja más nueva, con la finalidad de contar las hojas producidas entre los censos; esta marca fue removida y colocada de nuevo en la hoja más joven durante el tercer censo. *D. seguine*, como otras monocotiledóneas, produce una hoja a la vez, desde un meristemo central, lo que facilita el conteo de hojas nuevas. En cada censo se registraron las características de cada planta, tales como la altura, el número de hojas producidas, el estado reproductivo (número de inflorescencias o infrutescencias) y la producción de ramets vegetativos. La propagación vegetativa se siguió en detalle, registrando el ramet "madre" del cual provenía el ramet "hijo" o si crecía a partir de un trozo de rizoma sin identidad. Se realizaron observaciones fenológicas de reproducción (inflorescencias e infrutescencias). En cada censo se registró además, la muerte de los ramets.

Los registros obtenidos permitieron obtener estimados de sobrevivencia, crecimiento y reproducción en estas poblaciones durante un año, para construir las matrices de proyección para cada población.

Categorías de estado

En herbáceas perennes la plasticidad en el crecimiento, la propagación vegetativa y la imposibilidad de determinar su edad, hace difícil estudiar la dinámica de las poblaciones con base en la edad de los individuos. En este tipo de plantas, el tamaño es mejor predictor de la sobrevivencia y reproducción que la edad (Newell et al. 1981, Bierzychudek 1982, Pitelka et al. 1985, Moloney 1988, Hara & Wakahara 1994). Por lo tanto, un análisis enfocado en la estructura de tamaños, es más apropiado para entender la dinámica de la población (Caswell 1989).

En este estudio se definieron las categorías de acuerdo a una aproximación biológica (modelo de Usher) (Manly 1990, Horvitz & Schemske 1995), y no a una aproximación numérica (Moloney 1986). La clasificación se basó en el tamaño de los individuos y en sus atributos biológicos, y fue usada para caracterizar la estructura de la población. Las plantas fueron agrupadas en seis categorías que reflejan los estados naturales de *D. seguine* (Tabla 2) y la relación entre el tamaño y la reproducción. El estado de semilla fue omitido para la

construcción de las matrices, ya que es poco probable que *D. seguine* forme banco de semillas, debido a que éstas son recalcitrantes (Henny & Rasmussen 1980), y por lo tanto se espera que la contribución reproductiva de los adultos se dé directamente a la categoría de plántula.

Las plantas reproductivas se dividieron en diferentes categorías de acuerdo a su tamaño. Los tamaños de muestra de cada categoría fueron suficientes como para permitir estimados satisfactorios de las probabilidades de transición entre categorías para el período estudiado. Se utilizaron tanto el número de hojas como la altura para clasificar las plantas en las diferentes categorías.

Tabla 2. Categorías usadas para describir la dinámica de poblaciones de *D. seguine*

Categoría	Altura (cm)	Número de hojas	Estado
Plántula	0-5		Cotiledón
Infantil	6-20	1-3	No reproductiva
Juvenil	21-40	4-6	Potencialmente reproductiva
Adulto 1	41-60	7-9	Reproductiva
Adulto 2	61-80	10-12	Reproductiva
Adulto 3	>80	>12	Reproductiva

Probabilidades de transición

Los destinos potenciales de cada ramet de *D. seguine* en diferentes estados se muestran en la gráfica del ciclo de vida (Figura 1), en la que las flechas indican las probabilidades de transición para un período de un año. Entre estos destinos están la sobrevivencia (permanecer en la misma categoría), el crecimiento que para el caso de *D. seguine* se refiere tanto al paso a las categorías siguientes como a la producción de ramets a través de propagación vegetativa, la reproducción a través de la producción de plántulas, el retroceso a la categoría anterior y la muerte.

Debido a la rareza de las plántulas producidas a través de semilla, y a la dificultad de observarlas en campo, tanto las semillas como las plántulas fueron excluidas del análisis demográfico directo, aunque se utilizaron estimaciones para cubrir estas fases. Se realizaron los análisis matriciales con varias probabilidades de transición de la categoría de plántula a la categoría infantil. La variación en dichas probabilidades no produjo cambios

en los valores de λ obtenidos. Finalmente se eligió una probabilidad del 1% para esta transición ($G_{01}=0.01$).

Fecundidad

Para estimar la producción de semillas a partir de las diferentes categorías de tamaño definidas, se usó una muestra de 80 plantas localizadas cerca de los transectos (todas las infrutescencias disponibles), durante el período estudiado. Se realizó un conteo de los frutos maduros y los frutos abortados, que fue posible debido a la presencia de cicatrices de los frutos no desarrollados en la infrutescencia y a que *D. seguine* produce una sola semilla por cada fruto. Se registraron para estas plantas altura y número de hojas. Con estos datos se estimó la producción de semillas promedio por infrutescencia y por categoría. Una vez estimado este valor, se calculó el total de semillas producidas por categoría en cada población (multiplicando por el número de individuos reproductivos en cada categoría). Luego se estimó el número promedio de semillas producidas por un individuo de cada categoría (dividiendo por el total de individuos en esa categoría). Finalmente, el número promedio de semillas de plántulas que un individuo de cada categoría aporta a la durante el período de tiempo estudiado (fecundidad) se estimó como:

$$F_x = (S_x) \times (P_g) \times (P_e)$$

donde F_x es el aporte a la categoría de plántulas de un organismo promedio de la categoría x , S_x es el número de semillas producidas por un individuo de la categoría x , P_g es la probabilidad de germinación y P_e es la probabilidad de establecimiento.

Las probabilidades de germinación y de establecimiento fueron estimadas mediante un experimento, en el cual 50 semillas tomadas al azar de varias poblaciones se desinfectaron en una solución de cloro al 10% y luego se sembraron en cajas de petri en un medio de cultivo de agar al 1%. Se llevaron a una cámara con luz y humedad controlada, bajo condiciones ambientales constantes (28°C y 90% de humedad). Todas las semillas germinaron. Las plántulas fueron transplantadas, llevadas al invernadero y seguidas durante un período de 4 meses, al cabo de los cuales se registró su sobrevivencia (establecimiento).

Matrices de proyección poblacional

Se usó un modelo matricial lineal invariante en el tiempo, es decir, un modelo en el que las tasas vitales son independientes de la densidad y de los cambios temporales en el ambiente, es decir, son constantes. Dicho modelo está basado en la clasificación de las plantas por tamaño o categorías de estado y se ha utilizado para analizar la demografía de especies con ciclos de vida complejos (Lefkovich 1965). El modelo tiene la forma $n(t+1) = A n(t)$, donde $n(t)$ es un vector que describe la abundancia de los individuos en cada categoría en la población en el tiempo t y A es una matriz no-negativa, cuadrada, de dimensiones $S \times S$ (número de categorías) representando la dinámica poblacional. Las entradas de la matriz, a_{ij} , representan la contribución de un individuo del estado j al estado i en un intervalo de tiempo discreto, de t a $t+1$ (Caswell 1989, Caswell 1997, Horvitz & Schemske 1995, Horvitz et al. 1997).

El eigenvector dominante derecho de la matriz corresponde a la estructura estable de estados y su eigenvalor asociado es la tasa finita de incremento de la población, λ ; el eigenvector izquierdo representa los valores reproductivos específicos de cada estado.

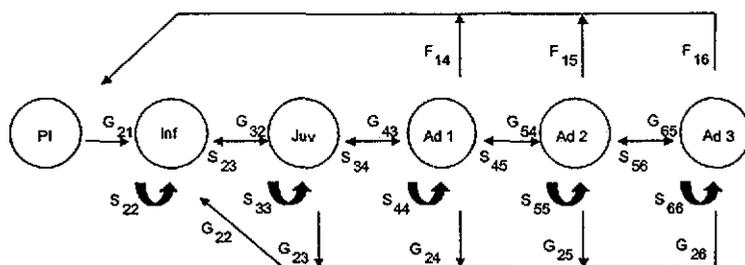
Después de varias iteraciones, la población converge a una distribución estable (W) caracterizada por una distribución fija de valores reproductivos (V) y una tasa de crecimiento constante. La tasa asintótica de crecimiento, λ , es una medida de la adecuación promedio (o éxito demográfico) de los individuos en un determinado ambiente y proyecta el crecimiento futuro de la población cuando el comportamiento demográfico definido por la matriz es invariante en el tiempo (Caswell 1989). La distribución estable de categorías se refiere a la estructura poblacional que se encontraría bajo esas condiciones. El valor reproductivo de cada categoría es una medida que refleja la "utilidad" relativa de un individuo en ese estado como un padre en el año actual o en el futuro (Horvitz & Schemske 1995).

El modelo matricial se construye a partir de la información que proporcionan las variables de estado (tamaño o edad) sobre la respuesta de los individuos al ambiente en un intervalo de tiempo determinado. El modelo trata a todos los individuos en una categoría como

idénticos, así que dividir la población en pocas categorías que contienen muchos individuos reduce la exactitud de la descripción de la dinámica de la población. Por otro lado, crear muchas categorías hace difícil estimar los valores de los parámetros debido a que los tamaños de muestra en cada categoría son pequeños (Caswell 1997).

La gráfica del ciclo de vida es una herramienta importante para traducir los cambios o contribuciones entre categorías al modelo matricial, ya que describe las transiciones que un individuo puede realizar entre las diferentes categorías que definen al ciclo de vida. En la Figura 1, las contribuciones de un estado a otro pueden resultar del movimiento de individuos a la categoría superior (crecimiento, G), de la permanencia en la misma categoría (sobrevivencia, S) o de la producción de nuevos individuos (fecundidad, F). El modelo matricial representa un sistema de ecuaciones derivadas del gráfico del ciclo de vida, que se escriben de una manera más simple como una matriz (Caswell 1997).

La investigación sobre las características demográficas en plantas clonales presenta la dificultad de definir al individuo, es por esta razón que el estudio sobre la demografía de *D. seguine* se realizó básicamente a nivel de ramets. Los métodos matriciales, han sido adaptados para el análisis de la demografía de organismos capaces de propagarse sexual y clonalmente (Caswell 1985).



Estado en tiempo t

Estado en tiempo $t+1$	Pl	Inf	Juv	Ad 1	Ad 2	Ad 3
	Pl	Inf	Juv	Ad 1	Ad 2	Ad 3
	0	0	0	F_{14}	F_{15}	F_{16}
	Inf	G_{21}	S_{22}	S_{23}	0	0
	Juv	0	G_{32}	S_{33}	S_{34}	0
	Ad 1	0	G_{42}	G_{43}	S_{44}	S_{45}
	Ad 2	0	0	G_{53}	G_{54}	S_{55}
	Ad 3	0	0	0	G_{65}	S_{66}

Figura 1. Ciclo de vida de *D. seguine* y su correspondencia con la matriz de proyección poblacional básica. Los círculos corresponden a los estados de la planta, las flechas representan las posibles transiciones entre estados y las letras muestran las conexiones entre cada transición y su correspondiente entrada en la matriz. Las entradas de la matriz están subdivididas en F fecundidad, G crecimiento y S sobrevivencia. Pl=Plántula Inf=Infantil proveniente de plántulas establecidas o ramets producidos vegetativamente, Juv=Juvenil; Ad=Adulto.

Análisis de sensibilidad y elasticidad

Se realizaron análisis de sensibilidad y elasticidad, que pertenecen a la categoría de prospectivos, es decir, evalúan qué cambios en las tasas vitales producirán cambios en las tasas de crecimiento poblacional (Horvitz et al. 1997) y determinan la importancia relativa de las diferentes fases del ciclo de vida en la dinámica de la población. La sensibilidad es una medida *absoluta* del cambio producido en λ por un cambio en cada una de las entradas a_{ij} de la matriz, y es dada por $s_{ij} = \delta\lambda / \delta a_{ij} = v_i w_j / \langle vw \rangle$, donde v_i y w_j corresponden al valor i y j de los vectores dominantes izquierdo (v) y derecho (w) y $\langle vw \rangle$ es el producto escalar de estos dos eigenvectores. Una medida de sensibilidad *proporcional* está dada por la elasticidad ($e_{ij} = \delta \ln \lambda / \delta \ln a_{ij} = a_{ij} s_{ij} / \lambda$) que calcula la contribución proporcional de cada elemento de la matriz a λ (expresada como una proporción). La suma de todas las elasticidades de la matriz es igual a la unidad, lo cual permite comparaciones entre

diferentes especies o poblaciones de la misma especie (de Kroon et al. 1986, Caswell 1989, Silvertown et al. 1993).

La sensibilidad y elasticidad dan la pendiente de λ o $\log \lambda$ como una función de a_{ij} o $\log a_{ij}$, respectivamente (Horvitz et al. 1997). Los ejes logarítmicos son útiles porque intervalos iguales corresponden a proporciones iguales, lo que es útil para evaluar patrones que involucran cambios proporcionales en las tasa vitales (elasticidad). Intervalos iguales en ejes aritméticos implican cambios iguales, es decir, cambios a escala lineal que permiten evaluar aspectos evolutivos, interpretando la pendiente como gradientes de selección. Una alta sensibilidad para una transición determinada, significa que pequeños cambios en su valor tendrá efectos grandes en λ (Horvitz et al. 1997).

Intervalos de confianza de λ

Los intervalos de confianza de λ se pueden calcular usando métodos de remuestreo ('Bootstrap' y 'Jackknife') ó el método analítico (Alvarez Buylla y Slatkin 1991). La relación no lineal entre los elementos de A y λ , hace complicado conocer la distribución de λ . Los elementos a_{ij} de A son estimados de los datos demográficos colectados de las poblaciones y cada estimado a_{ij} , es la suma del valor actual de a_{ij} más un término desconocido e_{ij} , el cual representa el error en su estimación ($a_{ij} = a_{ij} + e_{ij}$).

En este estudio los intervalos de confianza de λ fueron calculados usando el método analítico, el cual supone que si los errores en los a_{ij} son pequeños (coeficientes de variación menores a 50%) y se distribuyen normalmente, λ tendrá también una distribución aproximadamente normal, en cuyo caso el intervalo de confianza del 95% es aproximadamente dos veces el error estándar a ambos lados del estimado ($\lambda \pm 2\sigma$). Este método proporciona intervalos de confianza confiables (Álvarez-Buylla & Slatkin 1994).

Las varianzas para las probabilidades de transición fueron estimadas de acuerdo a una distribución binomial como $Var [a_{ij}] = a_{ij} [1 - a_{ij}] / n$, donde a_{ij} es la probabilidad de transición del estado j al estado i en la matriz A y n es el número de individuos usados para calcular dicha transición. Las covarianzas entre pares de transiciones de la misma categoría a cualquier otra categoría (a_{ij} y a_{kl}) fueron estimadas como $Cov [a_{ij}, a_{kl}] = -(a_{ij})(a_{kl}) / n$.

Una vez estimada la varianza de λ , el error estándar, σ , es calculado como su raíz cuadrada (para detalles ver Alvarez-Buylla & Slatkin 1991, 1994).

Comparación de Matrices

Para determinar la significancia de las diferencias en las probabilidades de transición entre poblaciones, se usó un análisis log-lineal, el cual permite comparar las matrices completas a través de la evaluación de la dependencia entre las variables explicativas y la variable de respuesta en una tabla de contingencia, determinando si las probabilidades de transición varían en el espacio (Caswell 1989, Silva et al 1990, Gotelli 1991, Valverde & Silvertown 1998, Moloney 1988, Horvitz & Schemske 1995). Log-lineal se refiere a un procedimiento en el que una relación multiplicativa es transformada en una relación lineal de los factores definiendo la tabla y sus interacciones (Zar 1984). Para evaluar el efecto de diferentes factores (el grado de independencia entre ellos) se consideran modelos jerárquicos, en los cuales la presencia de una interacción entre dos o más factores implica la presencia de todas las interacciones de orden mas bajo que incluyen los factores en cuestión (Silva et al. 1990, Valverde & Silvertown 1998).

En este estudio, las variables explicativas fueron el tamaño del fragmento y la categoría inicial de los individuos, y la variable de respuesta fue el destino del individuo (permanencia, crecimiento o muerte). Los datos de transición se presentan en una tabla de contingencia de tres vías: población (P), categoría inicial (I), y destino (D); se incluyeron ceros estructurales para las celdas que correspondían a transiciones que no se observaron. Una constante de 0.5 se sumó a todas las celdas antes del análisis (Silva et al. 1990, Nault & Gagnon 1993).

El modelo genera un conjunto particular de frecuencias y éste es comparado con las frecuencias observadas. El ajuste del modelo log-lineal se mide por X^2 , con grados de libertad igual a la diferencia entre el número de celdas en la tabla y el número de parámetros en el modelo. La significancia de una interacción particular se evalúa por la reducción en X^2 cuando la interacción es añadida a un modelo que la excluye (Silva et al. 1990, Horvitz & Schemske 1995, Valverde & Silvertown 1998).

En el análisis anterior la hipótesis nula fue que el destino de los individuos es independiente del tamaño del fragmento y de la categoría inicial. Si el modelo PI, D se ajusta a los datos, se puede concluir que tanto el tamaño del fragmento como la categoría inicial tiene un efecto en el destino, pero sus efectos son separables. Este análisis permite responder si existe un efecto significativo del factor "población" sobre la tabla completa de transiciones categoría-destino.

Tratamiento estadístico

Las diferencias entre el tamaño de los individuos, tanto en altura como en número de hojas entre poblaciones fueron evaluadas mediante un análisis de varianza.

Para evaluar las diferencias entre la proporción de individuos que se propagaron vegetativamente y que produjeron inflorescencias entre poblaciones se usó una prueba de X^2 para comparación de proporciones. Para evaluar dichas diferencias entre poblaciones de selva continua y fragmentos se usó una prueba de t (Zar 1984).

Para cuantificar los efectos de la categoría y la población en la variación espacial de la producción de hojas, producción de ramets y producción de inflorescencias e infrutescencias, se usó el análisis de varianza. Solamente se evaluaron los factores principales (población y categoría) y no su interacción, debido a que los grados de libertad no fueron suficientes dado el tamaño de la muestra.

Las estructuras observada vs. esperada (obtenida de la distribución estable de estados) fueron evaluadas usando una prueba de G ('log likelihood ratio'), que es una prueba más robusta que X^2 para evaluar bondad de ajuste (Zar 1984). Estas pruebas se realizaron en los programas JMP Statistical Package (SAS Institute, 1995) y STATISTICA.

RESULTADOS

Parámetros poblacionales

Densidad

Las poblaciones de la selva continua, S1 y S2, y del fragmento de mayor tamaño F3, presentaron densidades bastante menores que las poblaciones de los fragmentos más pequeños F1 y F2, de las cuales la población F2 tuvo más del doble de la densidad de la población F1. Los cambios netos en densidad, incluyendo la mortalidad de los ramets ya establecidos y los producidos durante el periodo de estudio, fueron positivos para las poblaciones S1, F1 y F3, y negativos en las poblaciones S2 y F2 (Figura 2). Los cambios en densidad entre el primero y el último censo fueron pequeños, o sea que la tasa de reemplazamiento de ramets mantuvo a las poblaciones cercanas a la densidad inicial (Tabla 3).

Tabla 3. Número de ramets por m^2 para cinco poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas. El cambio en densidad de ramets se estimó considerando el número inicial de ramets, el número de ramets muertos y el número de ramets nuevos establecidos durante un periodo de un año.

Población	Área muestreada (m^2)	Cambio en densidad (%)
S1	1250	2.8
S2	250	-5.5
F1	125	2.2
F2	50	-8.3
F3	250	6.1

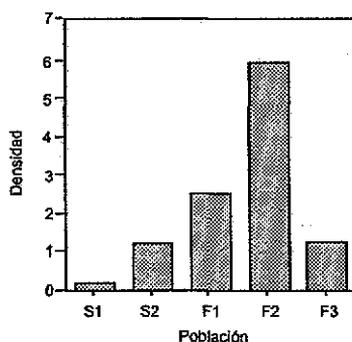


Figura 2. Densidad (ind/m^2) de cinco poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas.

Crecimiento: Altura y Número de Hojas

Las variables altura y número de hojas estuvieron correlacionadas de manera significativa ($r^2=0.64$, $P<0.0001$), es decir, mostraron un patrón de variación conjunto y puede esperarse que los análisis con cualquiera de estas variables muestren tendencias similares.

Tamaño de los ramets

Los ramets difirieron significativamente en su tamaño promedio entre las poblaciones, considerando tanto altura como número de hojas, aunque el número de hojas explicó una mayor fracción de la varianza entre poblaciones (Tabla 4). Las poblaciones S2 y F3 fueron las que presentaron las plantas más altas y las poblaciones S1 y F3 presentaron ramets con mayor número de hojas. Esta tendencia se mantuvo en las poblaciones para el primero y el último censo (Tabla 4).

Tabla 4. Promedios de altura y número de hojas para el primer y último censo de cinco poblaciones de *D.seguine* en la región de Los Tuxtlas.

Población	Censo 1 – Octubre 2000		Censo 5 – Octubre 2001	
	Altura (cm)	No hojas	Altura (cm)	No hojas
S1	39.49±1.096	9.49±0.199	48.27±0.923	10.20±0.197
S2	45.11±1.119	6.77±0.203	54.44±0.959	5.60±0.215
F1	43.74±1.108	7.46±0.201	48.10±0.916	6.87±0.195
F2	30.31±1.136	6.04±0.206	44.42±1.008	6.53±0.215
F3	47.19±1.112	9.83±0.201	53.07±0.913	9.69±0.194
ANOVA	F=35.16, P<0.0001	F=67.86, P<0.0001	F=17.72, P<0.0001	F=103.44, P<0.0001

Reproducción sexual

En promedio, las poblaciones S1 y F3 tuvieron mayor producción floral anual y en conjunto con la población S2 tuvieron una mayor proporción de ramets que florecieron dos veces en un año. El número promedio de infrutescencias producidas fue mayor en las poblaciones S1 y F3. La proporción de inflorescencias que se convirtieron en infrutescencias fue casi tres veces mayor en las poblaciones de selva continua, S1 y S2, y en el fragmento de mayor área, F3 (Tabla 5). De los ramets que produjo inflorescencias, el 57% produjo una y el 35% produjo dos. En promedio para todas las poblaciones, el 31.6% de las inflorescencias se convirtieron en infrutescencias. El 73.6% de los ramets produjeron una infrutescencia y el 21.6% produjo dos. Los ramets que alcanzaron a producir tres infrutescencias o más, fueron individuos de la última categoría de adultos

(Ad3) y principalmente en las poblaciones S1 o F3. El número de inflorescencias producidas fue una función lineal del número total de hojas de cada ramet ($r^2=0.019$, $F=6.096$, $P\leq 0.01$).

Tabla 5. Resumen sobre la actividad reproductiva de cinco poblaciones de *D. seguine* durante un período de un año en la región de Los Tuxtlas. Las proporciones son estimadas con base en el número total de individuos en cada población. RR: ramets reproductivos.

Población	Proporción RR/año <i>Inflorescencias</i>	Proporción RR que florecieron 2 veces	Proporción RR/año <i>Infrutescencias</i>	Proporción <i>Infr./Infl.</i>
S1	0.234	0.218	0.121	0.443
S2	0.166	0.227	0.068	0.373
F1	0.169	0.145	0.028	0.141
F2	0.124	0.195	0.023	0.152
F3	0.273	0.370	0.125	0.444

El número promedio de inflorescencias producidas por población difirió marginalmente entre poblaciones ($F=2.23$, $P=0.0662$), en contraste, no hubo diferencias significativas en la producción de infrutescencias ($F=1.542$, $P=0.194$). Cuando se consideró la clasificación de ramets de acuerdo a la altura, sí hubo diferencias significativas en el número de infrutescencias entre poblaciones. Para ambas variables, el número de inflorescencias e infrutescencias difirieron de manera significativa entre categorías (Tabla 6).

Tabla 6. Resultados de los análisis de varianza para la producción de inflorescencias e infrutescencias por categoría de altura (A y B) y por categoría de número de hojas (C y D).

A: Inflorescencias (Altura)

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	F	P
Población	4	301.76	1.55	0.2341
Categoría	4	14.85	14.86	<0.0001

B: Infrutescencias (Altura)

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	F	P
Población	4	242.00	3.32	0.0473
Categoría	3	387.35	7.09	0.0054

C: Inflorescencias (Número de hojas)

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	F	P
Población	4	301.76	0.60	0.6658
Categoría	4	2444.56	4.88	0.0091

D: Infrutescencias (Número de hojas)

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	F	P
Población	4	343.20	1.49	0.2640
Categoría	3	373.80	3.07	0.0689

En su mayoría los ramets reproductivos fueron los pertenecientes a la categoría de adultos, aunque algunos individuos de las categorías de plántula y juvenil produjeron inflorescencias (Figura 3), de las cuales muy pocas se convirtieron en infrutescencias. En el análisis de varianza para producción de inflorescencias e infrutescencias no se incluyeron ni plántulas reclutadas vía semilla (Pl) ni infantiles (Inf).

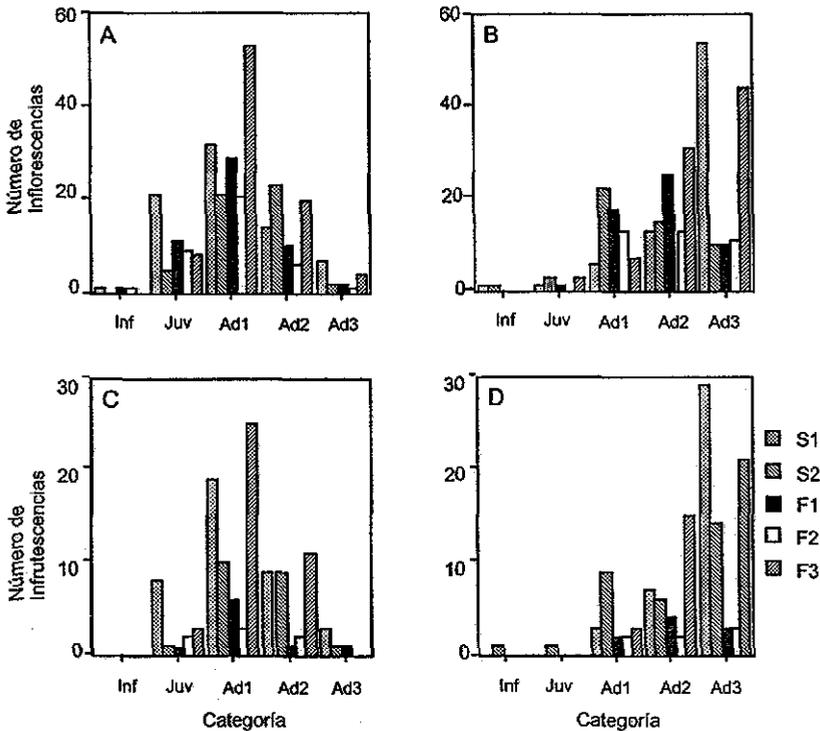


Figura 3. Número total de ramets con inflorescencias por categoría de altura (A), inflorescencias por categoría de número de hojas (B), infrutescencias por categoría de altura (C) e infrutescencias por categoría de número de hojas (D), en cinco poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas.

De acuerdo con los registros efectuados sobre número de individuos reproductivos en las poblaciones de *D. seguine*, su periodo de floración más intenso se presentó durante los meses de julio a octubre, los cuales corresponden a los meses de mayor precipitación. La fructificación se dio entre enero y marzo que son los meses de menor precipitación (Figura 4).

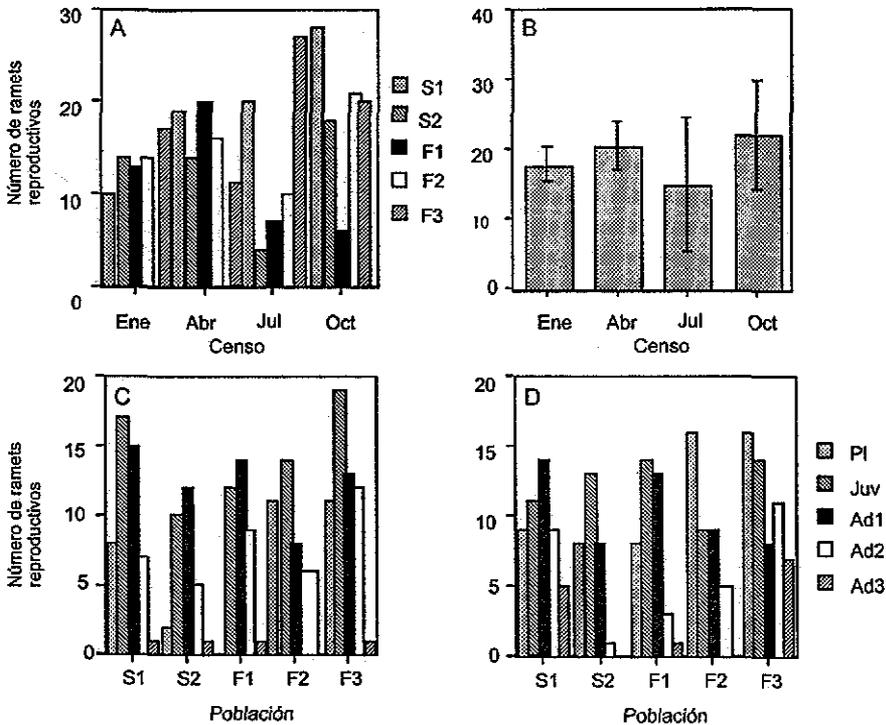


Figura 4. Número de ramets reproductivos (con inflorescencias o infrutescencias) por fecha de censo y por población (A), número total de ramets reproductivos en todas las poblaciones por fecha de censo (B), número de ramets reproductivos por categoría de altura y por población (C) y número de ramets reproductivos por categoría de número de hojas y por población (D), en cinco poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas.

Producción de hojas

El número de hojas producidas por ramets (hpt) a lo largo del periodo de crecimiento evaluado difirió entre poblaciones y entre categorías (Tabla 7). El número total de hojas producidas fue una función del número total de hojas (ht) de cada ramet en todas las poblaciones (Tabla 8 y Figura 5). Las pendientes de la relación entre ht y hpt indican el nivel de productividad de cada población, siendo más productivas las poblaciones de fragmento que las de selva, lo que significa que aunque los ramets en los fragmentos más pequeños tuvieron menor número de hojas, éstas se renovaron más rápidamente que en la selva (Tabla 8 y Figura 5).

Los intervalos de confianza del coeficiente de regresión (pendiente) muestran que las poblaciones S1 y S2 no difirieron con respecto al número de hojas producidas y que la población S1 no difirió de la población en el fragmento de mayor tamaño, F3, pero sí de las poblaciones en los fragmentos más pequeños, F1 y F2. Las poblaciones de fragmento no difirieron entre ellas (Tabla 9).

Tabla 7. Análisis de varianza para el número de hojas producidas durante un año por población y categoría de número de hojas

Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	F	P
Población	4	0.856	11.04	<0.0001
Categoría	5	6.960	359.09	<0.0001
Población x Categoría	4	0.779	10.06	<0.0001

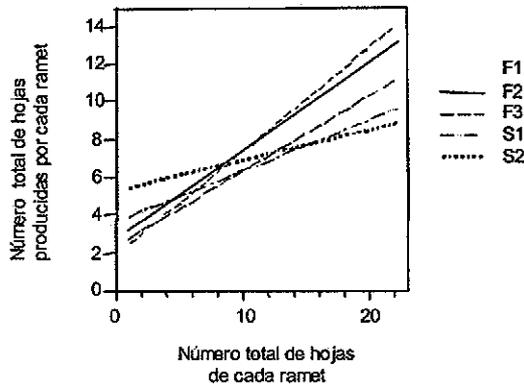


Figura 5. Producción de hojas en un periodo de un año en las poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas.

Tabla 8. Ajuste lineal para el número total de hojas producidas por cada ramet vs. número total de hojas de cada ramet (con altura como covariable) para cinco poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas

Población	r^2	F	P	m	Intervalo de confianza (95%) de m
F1	0.35	139.45	<0.0001	0.037	0.030 – 0.043
F2	0.35	105.84	<0.0001	0.031	0.024 – 0.038
F3	0.25	92.62	<0.0001	0.026	0.021 – 0.031
S1	0.20	67.20	<0.0001	0.018	0.013 – 0.022
S2	0.08	18.63	<0.0001	0.009	0.002 – 0.016

La producción de hojas fue mayor entre abril y julio y disminuyó entre octubre y enero (Figuras 6A y 6B) cuando fue mayor la producción de inflorescencias. Este comportamiento lo presentaron todas las poblaciones. Los ramets produjeron en promedio de cuatro (población F2) a seis hojas (población F3) por año.

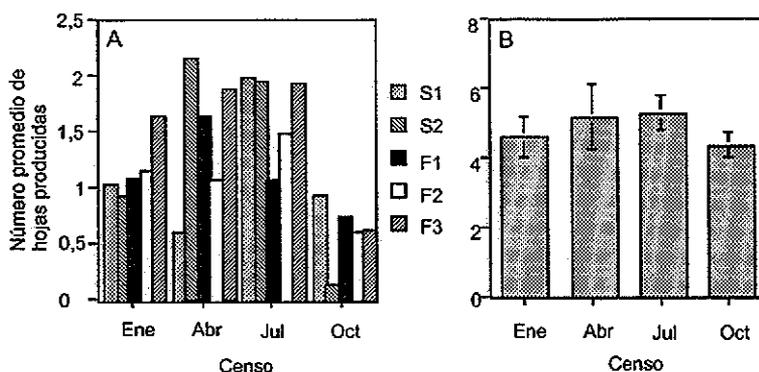


Figura 6. Número promedio de hojas producidas por fecha de censo en cada población (A) y en promedio por un ramet (B).

Clonalidad

La producción de ramets no difirió significativamente entre poblaciones pero sí entre categorías, lo que es consistente cuando se considera tanto altura como número de hojas de los ramets progenitores (Tabla 9).

Tabla 9. Resultados de los análisis de varianza para la producción de ramets entre poblaciones por categoría de altura y B- por categoría de número de hojas.

A				
Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	F	P
Población	4	84.16	2.49	0.0800
Categoría	4	570.56	16.90	<0.0001
B				
Fuente de variación	g.l.	Suma de cuadrados	F	P
Población	4	84.16	1.94	0.1519
Categoría	4	356.56	8.24	0.0008

La producción de ramets fue constante a lo largo de todo el año, con un pequeño pico en el mes de octubre (Figura 7A). Los ramets se propagan vegetativamente a través de la producción de nuevos ramets desde la categoría de infantil, aunque las categorías que producen un mayor número de ramets fueron los juveniles y adultos (Ad1 y Ad2). En la clasificación por número de hojas, los infantiles fueron los que más se propagaron vegetativamente en las poblaciones F2 y F3 (Figura 7B y 7C).

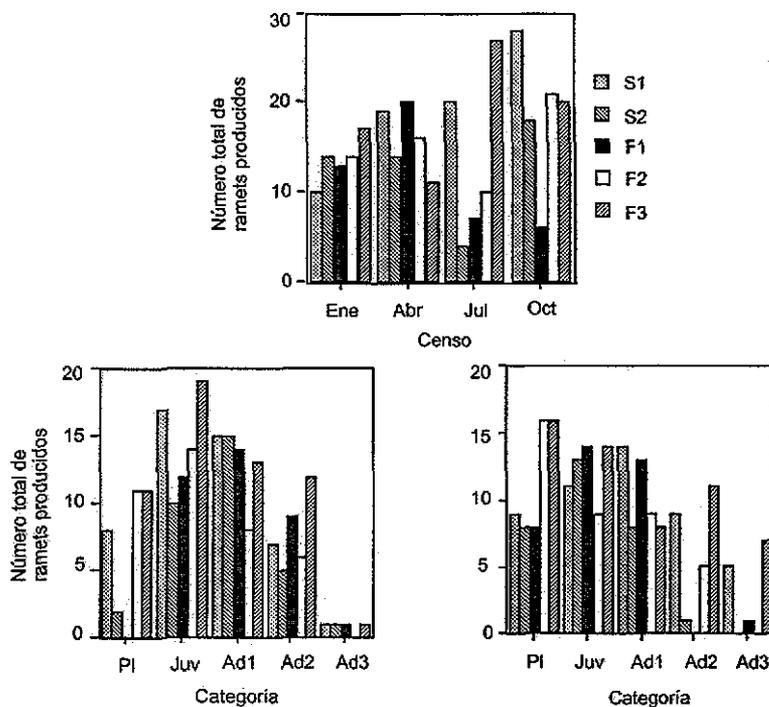


Figura 7. Número total de ramets producidos por fecha de censo (A), por categoría de altura (B) y por categoría de número de hojas (C) en cada población de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas.

Mortalidad

La mortalidad estuvo fuertemente asociada al tamaño, siendo muy alta en la categoría infantil (Inf) y baja en los adultos (Ad) (Figura 8). Las diferencias entre categorías fueron significativas tanto en la clasificación por altura como por número de hojas (altura: $F=4.14$, $P<0.0133$ y hojas: $F=3.06$, $P<0.0402$) y no se detectaron diferencias significativas en la mortalidad por categoría en poblaciones de selva y fragmentos.

La proporción de ramets "hijos" muertos respecto al número total de ramets "hijos" producidos, a través del periodo anual fue alta ($S1=0.36$, $S2=0.42$, $F1=0.19$, $F2=0.34$, $F3=0.39$), comparable a la mortalidad de las plántulas y en algunos casos mayor (Tablas 10 y 11).

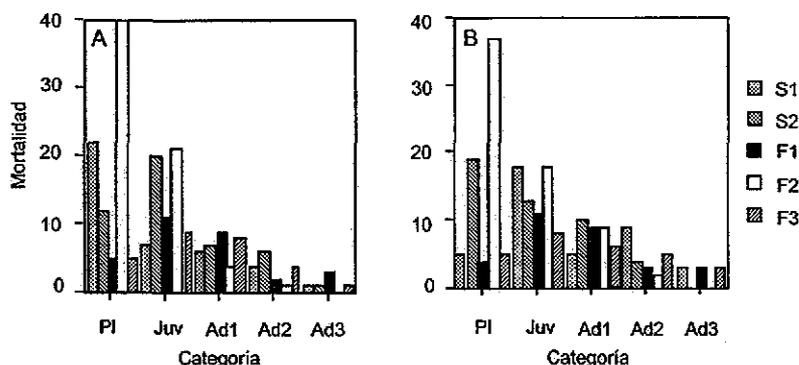


Figura 8. Mortalidad por categoría de altura (A) y por categoría de número de hojas (B) en cinco poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas.

Reproducción sexual vs. propagación clonal

Tanto la proporción de individuos propagándose vegetativamente como el número de individuos produciendo inflorescencias difirió significativamente entre poblaciones (vegetativos: $\chi^2=27.62$, $P=0.0000$, inflorescencias: $\chi^2=14.82$, $P=0.005$). La propagación clonal (proporción de ramets que produjeron ramets "hijos") no difirió significativamente de la reproducción sexual (ramets que produjeron inflorescencias) ($t=0.170$, $P<0.08692$) (Figura 9A). El establecimiento de plántulas vía semilla fue menor que la contribución vía propagación vegetativa de manera marginalmente significativa ($t=2.262$, $P<0.0535$) (Figura 9B). Las poblaciones S1 y F3 presentaron mayor cantidad de plantas con propagación vegetativa y con inflorescencias que las otras poblaciones (Figura 9A). El establecimiento de infantiles producidos vegetativamente fue mayor para las poblaciones de fragmentos. Las poblaciones S2 y F2 mostraron un establecimiento de plántulas producidas vía semilla menor que las otras poblaciones (Figura 9B).

La probabilidad de establecimiento de los ramets "hijos", para un período de un año, varió entre poblaciones (S1=0.20, S2=0.07, F1=0.77, F2=0.50, F3=0.82), pero en la mayoría de los casos fue mayor que la probabilidad de establecimiento de plántulas producidas por semilla ($P=0.140$), obtenida de los experimentos en el invernadero. La proporción de plántulas establecidas durante el periodo de estudio, se estimó así: $Pl_{estabi} = S_p \times P_{infl} \times P_g \times P_s$, donde Pl_{estabi} es la proporción de plántulas establecidas, S_p es el número promedio de

semillas producidas por individuo en cada población, P_{infl} es la proporción de ramets con inflorescencias en cada población, P_g es la probabilidad de germinación (estimada en el invernadero) y P_e es la probabilidad de establecimiento.

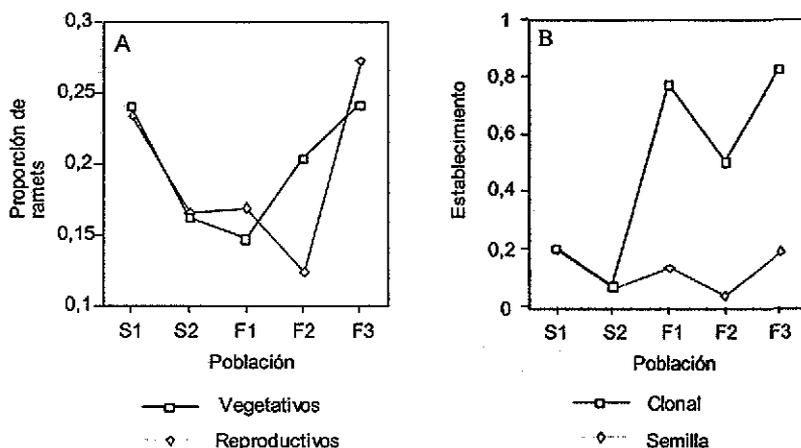


Figura 9. Proporción de ramets con inflorescencias (reproductivos) y proporción de ramets con propagación vegetativa (vegetativos) con respecto al total de individuos de cada población (A) y proporción de ramets infantiles establecidos con respecto al total de ramets producidos por propagación vegetativa y establecimiento estimado de plántulas (B), en cinco poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas.

Matrices de proyección poblacional

Los procesos demográficos (permanencia, crecimiento y fecundidad) de los individuos de las cinco poblaciones de *D. seguine* se encuentran resumidos en matrices de transición considerando la clasificación de los individuos tanto por altura como por número de hojas. Algunos procesos mostraron tendencias similares en todas las poblaciones. En general, muchos ramets permanecieron a permanecer en la misma categoría. El crecimiento fue más importante en las plántulas, juveniles y adultos 1. La mortalidad fue mayor para las plántulas. Todas las categorías, a partir de plántula contribuyeron al proceso de propagación clonal.

En las Tablas 10 y 11 se presentan los principales resultados del análisis de las matrices: la tasa de crecimiento poblacional, la estructura estable de estados y los valores reproductivos por categoría.

Tabla 10. Matrices de proyección poblacional, tasa de crecimiento poblacional, distribución estable de estados (D.E.E.) y valor reproductivo (V.R.) por categoría de altura para cinco poblaciones de *Dieffenbachia seguine* estudiadas durante un período de un año en la región de Los Tuxtlas. Q_x =mortalidad, N =número de individuos. Para detalles sobre los valores estimados de fecundidad ver materiales y métodos. Pl=Plántula Inf=Infantil proveniente de plántulas establecidas o ramets producidos vegetativamente, Juv=Juvenil; Ad=Adulto.

		Pl	Inf	Juv	Ad 1	Ad 2	Ad 3	$n_{(t+1)}$	D.E.E	V.R.
S1 $\lambda = 1.107$	Pl	0	0.016	0.356	0.825	1.288	1.742	0	0.4	0
	Inf	0.01	0.127	0.069	0.056	0.111	0.031	0.197	0.04	0.12
	Juv	0	0.397	0.394	0.218	0.303	0.19	0.413	0.16	0.21
	Ad 1	0	0.111	0.538	0.557	0.488	0.452	0.256	0.27	0.23
	Ad 2	0	0.016	0.091	0.268	0.279	0.278	0.078	0.11	0.23
	Ad 3	0	0	0	0.049	0.001	0.111	0.056	0.01	0.21
	Q_x		0.349	0.053	0.073	0.168	0.056			
	N	0	63	132	82	25	18			
S2 $\lambda = 0.993$	Pl	0	0	0.059	0.041	0.764	0.747	0	0.23	0
	Inf	0.01	0	0.02	0.03	0.017	0.083	0.117	0.02	0.14
	Juv	0	0.458	0.293	0.213	0.149	0.013	0.326	0.16	0.19
	Ad 1	0	0.167	0.44	0.46	0.339	0.333	0.326	0.31	0.23
	Ad 2	0	0.028	0.12	0.31	0.39	0.333	0.192	0.22	0.22
	Ad 3	0	0.056	0	0.05	0.102	0.25	0.039	0.05	0.22
	Q_x		0.333	0.200	0.070	0.102	0.083			
	N	0	36	100	100	59	12			
F1 $\lambda = 1.037$	Pl	0	0	0.025	0.215	2.147	0.815	0	0.31	0
	Inf	0.01	0.043	0.053	0.035	0.062	0.101	0.073	0.03	0.15
	Juv	0	0.696	0.52	0.228	0.204	0.206	0.374	0.23	0.21
	Ad 1	0	0.043	0.396	0.54	0.491	0.276	0.393	0.3	0.22
	Ad 2	0	0	0.052	0.22	0.282	0.182	0.125	0.11	0.25
	Ad 3	0	0	0	0	0.154	0.091	0.035	0.02	0.17
	Q_x		0.217	0.094	0.073	0.051	0.273			
	N	0	23	117	123	39	11			
F2 $\lambda = 1.442$	Pl	0	0.009	0.196	0.372	0.716	0	0	0.14	0
	Inf	0.01	0.143	0.131	0.721	0.204	0	0.352	0.17	0.09
	Juv	0	0.371	0.403	1.583	0.495	0	0.352	0.42	0.19
	Ad 1	0	0.076	0.389	0.512	0.564	0	0.265	0.22	0.41
	Ad 2	0	0.029	0.094	0.047	0.34	0	0.03	0.05	0.31
	Ad 3	0	0	0	0	0.001	0	0	0	0
	Q_x		0.381	0.200	0.051	0.111	0			
	N	0	105	105	79	9	0			
F3 $\lambda = 1.112$	Pl	0	0	0.188	0.584	0.787	1.28	0	0.32	0
	Inf	0.01	0.023	0.076	0.045	0.045	0.023	0.071	0.03	0.16
	Juv	0	0.409	0.332	0.214	0.2	0.116	0.302	0.15	0.19
	Ad 1	0	0.37	0.549	0.484	0.495	0.435	0.437	0.3	0.21
	Ad 2	0	0.097	0.08	0.337	0.451	0.506	0.145	0.18	0.23
	Ad 3	0	0	0	0.022	0.022	0	0.045	0.01	0.21
	Q_x		0.227	0.096	0.059	0.089	0.071			
	N	0	22	94	136	45	14			

Tabla.11. Matrices de proyección poblacional, tasa de crecimiento poblacional, distribución estable de estados (D.E.E.) y valor reproductivo(V.R.) por categoría de número de hojas para cinco poblaciones de *Dieffenbachia seguine* estudiadas durante un período de un año en la región de Los Tuxtlas. Q_x =mortalidad, N =número de individuos. Para detalles sobre los valores estimados de fecundidad ver materiales y métodos. Pl=Plántula Inf=Infantil proveniente de plántulas establecidas o ramets producidos vegetativamente, Juv=Juvenil; Ad=Adulto

		Pl	Inf	Juv	Ad 1	Ad 2	Ad 3	$n_{(t+1)}$	D.E.E	V.R.
$\lambda = 1.001$	S1 Pl	0	0.147	0.03	0.148	0.352	2.134	0	0.37	0
	Inf	0.01	0.211	0.204	0.126	0.116	0.118	0.059	0.1	0.12
	Juv	0	0.421	0.332	0.169	0.042	0.051	0.216	0.11	0.17
	Ad 1	0	0.105	0.326	0.417	0.136	0.083	0.259	0.13	0.24
	Ad 2	0	0	0.032	0.34	0.503	0.18	0.219	0.15	0.23
	Ad 3	0	0	0	0.084	0.243	0.646	0.247	0.13	0.24
	Q_x		0.263	0.261	0.060	0.129	0.038			
	N		19	69	83	70	79			
$\lambda = 0.846$	S2 Pl	0	0	0	0.417	0.803	1.715	0	0.09	0
	Inf	0.01	0.439	0.344	0.177	0.131	0	0.182	0.38	0.16
	Juv	0	0.235	0.509	0.183	0.293	0.375	0.303	0.36	0.23
	Ad 1	0	0.071	0.118	0.302	0.373	0.188	0.313	0.14	0.14
	Ad 2	0	0	0.032	0.031	0.152	0.313	0.15	0.02	0.21
	Ad 3	0	0	0	0	0.022	0.125	0.052	0	0.25
	Q_x		0.339	0.140	0.104	0.087	0			
	N		56	93	96	46	16			
$\lambda = 1.014$	F1 Pl	0	0	0.022	0.336	0.918	1.4	0	0.13	0
	Inf	0.01	0.415	0.3	0.125	0.032	0.095	0.073	0.24	0.19
	Juv	0	0.448	0.569	0.344	0.079	0.159	0.3	0.39	0.21
	Ad 1	0	0.047	0.153	0.466	0.524	0.147	0.38	0.18	0.22
	Ad 2	0	0.043	0.011	0.118	0.238	0.357	0.201	0.05	0.2
	Ad 3	0	0	0	0.017	0.079	0.143	0.045	0.01	0.18
	Q_x		0.174	0.117	0.076	0.048	0.214			
	N		23	94	119	63	14			
$\lambda = 0.920$	F2 Pl	0	0	0	0.347	0.513	2.138	0	0.18	0
	Inf	0.01	0.328	0.251	0.116	0.128	0	0.262	0.19	0.09
	Juv	0	0.228	0.481	0.279	0.177	0.091	0.342	0.29	0.16
	Ad 1	0	0.074	0.196	0.503	0.288	0.273	0.238	0.24	0.21
	Ad 2	0	0	0.02	0.113	0.444	0.364	0.121	0.08	0.27
	Ad 3	0	0	0	0.014	0.111	0.273	0.037	0.02	0.27
	Q_x		0.474	0.176	0.127	0.056	0			
	N		78	102	71	36	11			
$\lambda = 1.062$	F3 Pl	0	0	0	0.087	0.692	1.377	0	0.25	0
	Inf	0.01	0.22	0.18	0.074	0.145	0.086	0.051	0.1	0.16
	Juv	0	0.47	0.475	0.201	0.134	0.06	0.196	0.19	0.18
	Ad 1	0	0.26	0.223	0.432	0.313	0.091	0.228	0.2	0.2
	Ad 2	0	0.006	0.121	0.288	0.377	0.263	0.286	0.16	0.22
	Ad 3	0	0	0.016	0.07	0.157	0.635	0.238	0.1	0.24
	Q_x		0.313	0.131	0.085	0.056	0.041			
	N		16	61	71	89	74			

Tasa de crecimiento poblacional

Las matrices sugieren poblaciones numéricamente estables, con valores de λ que no difieren significativamente de la unidad en la mayoría de los casos, de acuerdo a los intervalos de confianza del 95% establecidos por el método analítico (Figura 10). En general, valores más altos de λ fueron obtenidos en poblaciones de fragmentos, mientras que los valores más bajos fueron obtenidos en poblaciones de selva continua. La tasa de crecimiento poblacional no fue una función del área del fragmento ($r^2=0.409$, $F= 2.081$, $P=0.2448$). Sin embargo, la población S2 mostró una tasa de crecimiento significativamente menor que las poblaciones F2 y F3 y significativamente menor que uno, mientras que las poblaciones F2 y F3 mostraron tasas de crecimiento mayores a uno. En la clasificación por altura, la población F2 tuvo una contribución atípica de los Ad1 a los juveniles, en la que cada uno de los individuos que pertenecía a dicha categoría produjo 1.5 ramets a la categoría de juveniles en un año, lo que dio lugar a un valor elevado de λ . En la clasificación por número de hojas, la población S2 tuvo contribuciones mixtas (crecimiento y clonalidad) en las categorías de Ad2 y Ad3, cuyos valores fueron más grandes que para el resto de las poblaciones, sugiriendo gran cantidad de retrocesos, ya que las probabilidades de permanencia fueron menores en estas dos categorías en S2 en comparación con el resto de las poblaciones. Además, en S2, la transición de plántulas a juveniles fue la mitad del valor que para el resto de las poblaciones (alta mortalidad de plántulas), dando lugar a un menor valor de λ (Figura 10), situación que se observó también en la población F2. Los valores de fecundidad fueron en general bajos, aunque los adultos presentaron valores más elevados. La mortalidad fue mayor para la categoría de plántulas. Ni la fecundidad ni la mortalidad presentaron patrones asociados de manera directa a los valores de λ obtenidos.

Estructura estable de estados

La estructura observada de las poblaciones fue comparada con la estructura esperada para cada población mediante una prueba de G . Los resultados indican que en todos los casos (clasificación por altura o número de hojas), la estructura poblacional observada difirió significativamente de la estructura esperada ($g.l. = 5$, $P=0.0000$) (Tabla 12).

ESTA TESIS NO SALIÓ
DE LA BIBLIOTECA

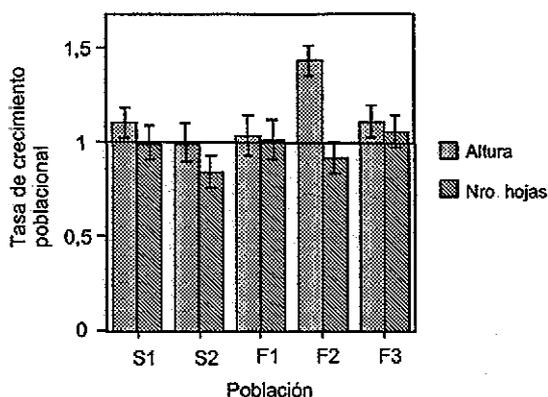


Figura 10. Tasa de crecimiento poblacional de cinco poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas, para la clasificación por altura y número de hojas. Las barras indican los errores estándar estimados por el método analítico.

Una forma de determinar el porcentaje de la población que está “desviada” con respecto a la estructura esperada es el índice de no-similitud, Δ , que es la suma de las diferencias positivas entre los porcentajes de individuos en las distribuciones observadas y estables (Keyfitz 1977). Las desviaciones de las distribuciones esperadas son grandes, especialmente en la población S1. La población F2 presenta las desviaciones más pequeñas (Tabla 12), aunque comparado con poblaciones de *Arisaema triphyllum* (Bierzychudek 1982), en la que los porcentajes de individuos “desviados” alcanzan un máximo de 18%, podría decirse que las poblaciones de *D. seguine*, están muy alejadas de su estructura estable.

Tabla 12. Valores de G e índices de no-similitud para las comparaciones entre estructura observada vs. esperada para cinco poblaciones de *D. seguine*, clasificadas por altura y número de hojas.

Población	Valor de G		Índice de no-similitud Δ (%)	
	Altura	Hojas	Altura	Hojas
S1	479.66	335.86	45.08	41.07
S2	256.64	328.16	27.61	34.69
F1	246.87	286.36	30.65	38.70
F2	2567.34	2433.42	22.53	18.20
F3	292.07	234.49	36.28	29.49

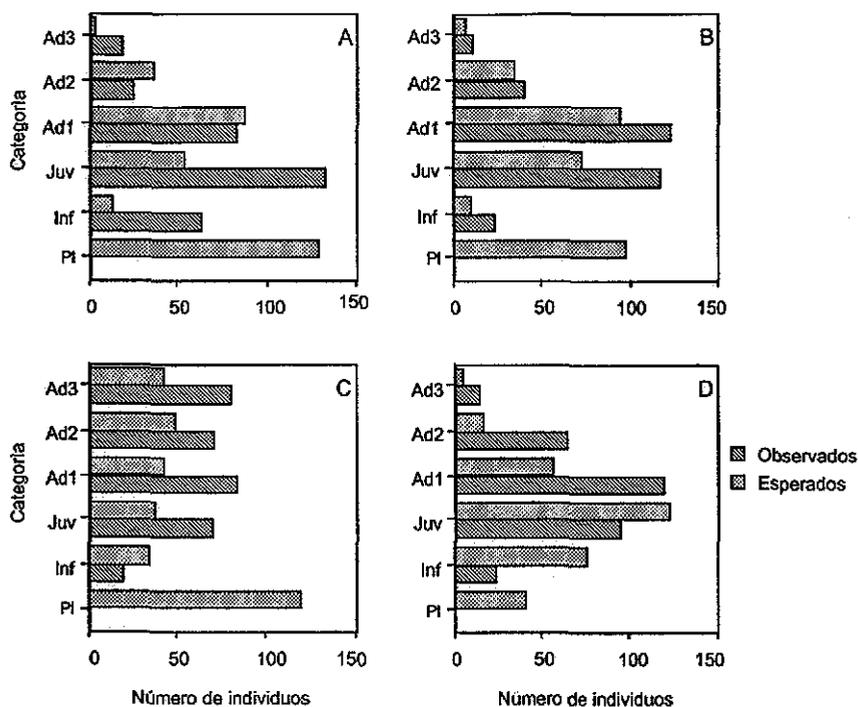


Figura 11. Estructuras de población observadas entre octubre de 2000 y octubre de 2001 y distribución estable de categorías (esperados) para población S1 por categoría de altura (A), población S1 por categoría de número de hojas (B), población F1 por categoría de altura (C), y población F1 por categoría de número de hojas (D).

Valor reproductivo

Los valores reproductivos aumentaron con el aumento del tamaño de los individuos; fueron bajos para las categorías de plántula e infantil y aumentaron hasta volverse asintóticos en las categorías de adulto, excepto en la población F2 en la que no hubo individuos en la última categoría de adultos en la clasificación por altura (Figura 12). Este comportamiento es similar al de otras herbáceas de sotobosque (Horvitz & Schemske 1986, Valverde & Silvertown 1998) (Figura 12).

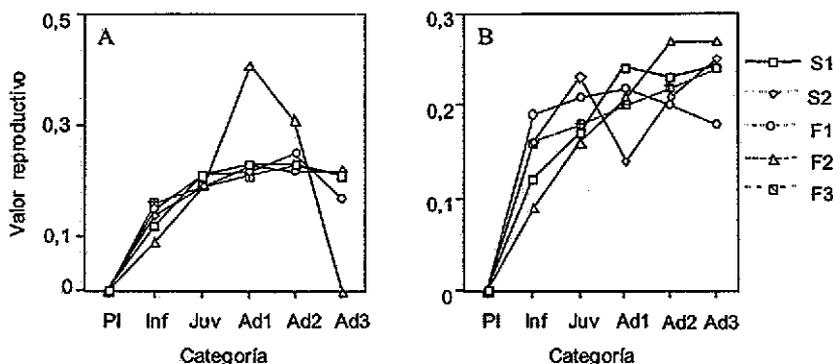


Figura 12. Valor reproductivo por categoría de altura (A) y número de hojas (B) de cinco poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas.

Comparación de matrices

Aunque las poblaciones difirieron poco en sus tasas de crecimiento y en el patrón mostrado por las probabilidades de transición, el análisis log lineal de las matrices de transición completas indican que hubo un efecto significativo de factor "población" y de la categoría inicial en el destino de los individuos, es decir que hubo variación significativa entre las transiciones. La interacción de los dos factores no resultó ser significativa, es decir, su efecto sobre el destino fue independiente (Tabla 13). Los resultados indican que la categoría inicial, dada la distribución de estados en las poblaciones es suficiente para predecir el destino y que el factor "población" refina la habilidad del modelo para dicha predicción. Esto significa que el conjunto de transiciones de la categoría inicial a los diferentes destinos muestran variación significante entre las poblaciones.

Tabla 13. Resultados del análisis log-lineal de los efectos de los factores población (P) y categoría inicial (I) en el destino(D) .

Modelos de 3-vías	g.l	X^2	ΔX^2	P
Análisis 1: Efecto del factor población en el destino				
PI, D	174	650.17		0.0000
PI, FD	150	490.76		0.0000
PD	24		159.41	0.0000
Análisis 2: Efecto de la categoría inicial en el destino				
PI, D	174	650.17		0.0000
PI, ID	144	205.74		0.0005
ID	30		444.43	0.0000
Análisis 3: Efecto de independencia parcial del factor población en el destino				
PI, ID	144	205.74		0.0005
PI, PD, ID	120	110.39		0.7235
PD (dado I)	30		380.37	0.0000
Análisis 4: Efecto de independencia parcial de la categoría inicial en el destino				
PI, FD	150	490.76		0.0000
PI, PD, ID	120	110.39		0.7235
ID (dado P)	24		285.02	0.0000
Análisis 5: Evaluación de la interacción FID				
PI, PD, ID	120	110.39		0.7235
PID	0	0		1.0000
PID (datos P e I)	120		110.39	0.7235

Análisis de sensibilidad y elasticidad

Las categorías con las sensibilidades más altas variaron entre poblaciones. Las sensibilidades más altas, en la clasificación por altura, las presentaron las transiciones de las plántulas producidas vía semilla que transitaron a individuos reproductivos en las poblaciones S1, F1 y F3, en conjunto con el crecimiento y la sobrevivencia de los Ad1 en todas las poblaciones. En la clasificación por número de hojas, las plántulas producidas vía semilla que transitaron a individuos reproductivos tuvieron los valores más altos de sensibilidad en las poblaciones S1, S2 y F3, y la sobrevivencia y crecimiento de los juveniles en todas las poblaciones. Las sensibilidades más pequeñas correspondieron a la fecundidad para ambas clasificaciones (Tablas 14 y 15).

La sensibilidad de λ a cambios en el ciclo de vida completo se mide por el índice de sensibilidad (Caswell 1978), que es la raíz cuadrada de la sensibilidad total. Para las poblaciones de *D. seguine* los índices de sensibilidad entre poblaciones fueron muy similares: todos se encontraron en el intervalo 2.23-2.78, sin mostrar ninguna tendencia con respecto a si la población estaba en selva continua o fragmentos. El mayor índice de sensibilidad fue para la población S1. Estos valores se encontraron dentro del intervalo de valores para el índice de sensibilidad reportado para *Primula vulgaris*, otra herbácea perenne (Valverde & Silvertown 1998).

Los valores de elasticidad fueron muy bajos para la fecundidad en todas las categorías y en todas las poblaciones. Las elasticidades más altas correspondieron a la sobrevivencia de juveniles y adultos 1, contribuyendo en un 30 %, en promedio al valor de λ . De igual manera, el crecimiento de juveniles y adultos 1 contribuyó en un 24% a la tasa de crecimiento poblacional(Tablas 14 y 15).

Tabla 14. Matrices de sensibilidades y elasticidades por categoría de altura para cinco poblaciones de *D. seguine* para un periodo de un año en la región de Los Tuxtlas. Los dos valores de elasticidad más altos se encuentran señalados en negritas. Pl=Plántula Inf=Infantil proveniente de plántulas establecidas o ramets producidos vegetativamente, Juv=Juvenil; Ad=Adulto.

		Sensibilidad						Elasticidad					
		Pl	Inf	Juv	Ad 1	Ad 2	Ad 3	Pl	Inf	Juv	Ad 1	Ad 2	Ad 3
S1	Pl	0.003	4E-04	0.001	0.002	9E-04	1E-04	0	5E-06	4E-04	0.002	0.001	2E-04
	Inf	0.361	0.039	0.141	0.243	0.099	0.012	0.003	0.004	0.009	0.012	0.01	3E-04
	Juv	0.664	0.072	0.26	0.447	0.182	0.022	0	0.026	0.092	0.088	0.05	0.004
	Ad 1	0.712	0.077	0.278	0.48	0.195	0.024	0	0.008	0.135	0.241	0.086	0.01
	Ad 2	0.716	0.077	0.28	0.482	0.196	0.024	0	0.001	0.023	0.117	0.049	0.006
	Ad 3	0.666	0.072	0.26	0.449	0.182	0.022	0	0	0	0.02	2E-04	0.002
	Total							0.003	0.039	0.26	0.48	0.196	0.022
S2	Pl	0.002	2E-04	0.001	0.003	0.002	5E-04	0	0	8E-05	1E-04	0.001	3E-04
	Inf	0.202	0.02	0.137	0.27	0.192	0.046	0.002	0	0.003	0.008	0.003	0.004
	Juv	0.263	0.026	0.178	0.352	0.25	0.06	0	0.012	0.053	0.075	0.038	8E-04
	Ad 1	0.325	0.032	0.22	0.435	0.309	0.074	0	0.005	0.098	0.201	0.106	0.025
	Ad 2	0.308	0.031	0.209	0.413	0.294	0.07	0	9E-04	0.025	0.129	0.115	0.024
	Ad 3	0.312	0.031	0.212	0.418	0.298	0.071	0	0.002	0	0.021	0.031	0.018
	Total							0.002	0.02	0.178	0.435	0.294	0.071
F1	Pl	0.003	3E-04	0.002	0.003	0.001	2E-04	0	0	6E-05	6E-04	0.002	1E-04
	Inf	0.317	0.036	0.238	0.313	0.112	0.018	0.003	0.001	0.012	0.011	0.007	0.002
	Juv	0.425	0.048	0.319	0.42	0.15	0.024	0	0.032	0.16	0.092	0.03	0.005
	Ad 1	0.446	0.05	0.334	0.44	0.158	0.026	0	0.002	0.128	0.229	0.075	0.007
	Ad 2	0.512	0.058	0.384	0.506	0.181	0.029	0	0	0.019	0.107	0.049	0.005
	Ad 3	0.358	0.04	0.268	0.354	0.126	0.021	0	0	0	0	0.019	0.002
	Total							0.003	0.036	0.319	0.44	0.181	0.021
F2	Pl	4E-04	5E-04	0.001	6E-04	1E-04	1E-07	0	3E-06	2E-04	2E-04	7E-05	0
	Inf	0.059	0.074	0.179	0.094	0.021	1E-05	4E-04	0.007	0.016	0.047	0.003	0
	Juv	0.133	0.165	0.401	0.21	0.048	3E-05	0	0.043	0.112	0.23	0.016	0
	Ad 1	0.284	0.352	0.855	0.447	0.101	7E-05	0	0.019	0.23	0.159	0.04	0
	Ad 2	0.216	0.268	0.651	0.341	0.077	5E-05	0	0.005	0.042	0.011	0.018	0
	Ad 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Total							4E-04	0.074	0.401	0.447	0.077	0
F3	Pl	0.003	3E-04	0.002	0.003	0.002	1E-04	0	0	3E-04	0.002	0.001	1E-04
	Inf	0.371	0.038	0.17	0.345	0.21	0.011	0.003	8E-04	0.012	0.014	0.009	2E-04
	Juv	0.429	0.044	0.197	0.398	0.243	0.013	0	0.016	0.059	0.077	0.044	0.001
	Ad 1	0.479	0.05	0.22	0.445	0.271	0.014	0	0.017	0.108	0.194	0.121	0.006
	Ad 2	0.534	0.055	0.245	0.496	0.302	0.016	0	0.005	0.018	0.150	0.123	0.007
	Ad 3	0.486	0.05	0.223	0.452	0.276	0.014	0	0	0	0.009	0.005	0
	Total							0.003	0.038	0.197	0.445	0.302	0.014

Tabla 15. Matrices de sensibilidades y elasticidades por categoría de número de hojas para cinco poblaciones de *D. seguine* para un periodo de un año en la región de Los Tuxtlas. Los dos valores de elasticidad más altos se encuentran señalados en negritas. Pl=Plántula Inf=Infantil proveniente de plántulas establecidas o ramets producidos vegetativamente, Juv=Juvencil; Ad=Adulto.

		Sensibilidad						Elasticidad					
		Pl	Inf	Juv	Ad 1	Ad 2	Ad 3	Pl	Inf	Juv	Ad 1	Ad 2	Ad 3
S1	Pl	0.003	9E-04	0.001	0.001	0.001	0.001	0	1E-04	3E-05	2E-04	5E-04	0.003
	Inf	0.347	0.091	0.107	0.125	0.137	0.124	0.003	0.019	0.022	0.016	0.016	0.015
	Juv	0.476	0.124	0.147	0.172	0.188	0.17	0	0.052	0.049	0.029	0.008	0.009
	Ad 1	0.695	0.182	0.214	0.251	0.275	0.248	0	0.019	0.07	0.105	0.037	0.021
	Ad 2	0.655	0.171	0.201	0.237	0.259	0.233	0	0	0.006	0.08	0.130	0.042
	Ad 3	0.699	0.183	0.215	0.253	0.277	0.249	0	0	0	0.021	0.067	0.161
	Total								0.003	0.091	0.147	0.251	0.259
S2	Pl	0.001	0.004	0.004	0.002	3E-04	8E-06	0	0	0	8E-04	2E-04	2E-05
	Inf	0.088	0.353	0.338	0.134	0.022	7E-04	0.001	0.183	0.137	0.028	0.003	0
	Juv	0.129	0.516	0.494	0.197	0.032	1E-03	0	0.143	0.297	0.042	0.011	4E-04
	Ad 1	0.08	0.318	0.305	0.121	0.02	6E-04	0	0.027	0.043	0.043	0.009	1E-04
	Ad 2	0.12	0.478	0.458	0.182	0.03	9E-04	0	0	0.017	0.007	0.005	3E-04
	Ad 3	0.142	0.568	0.544	0.216	0.035	0.001	0	0	0	0	9E-04	2E-04
	Total								0.001	0.353	0.494	0.121	0.03
F1	Pl	0.001	0.002	0.004	0.002	5E-04	8E-05	0	0	9E-05	6E-04	5E-04	1E-04
	Inf	0.131	0.252	0.412	0.189	0.052	0.008	0.001	0.103	0.122	0.023	0.002	8E-04
	Juv	0.145	0.28	0.457	0.21	0.058	0.009	0	0.124	0.257	0.071	0.005	0.001
	Ad 1	0.156	0.3	0.491	0.225	0.062	0.01	0	0.014	0.074	0.103	0.032	0.001
	Ad 2	0.14	0.269	0.440	0.202	0.056	0.009	0	0.011	0.005	0.023	0.013	0.003
	Ad 3	0.126	0.244	0.398	0.183	0.051	0.008	0	0	0	0.003	0.004	0.001
	Total								0.001	0.252	0.457	0.225	0.056
F2	Pl	0.001	0.001	0.002	0.002	6E-04	1E-04	0	0	0	6E-04	3E-04	3E-04
	Inf	0.112	0.117	0.178	0.148	0.052	0.012	0.001	0.042	0.048	0.019	0.007	0
	Juv	0.203	0.211	0.321	0.266	0.093	0.022	0	0.052	0.168	0.081	0.018	0.002
	Ad 1	0.275	0.287	0.435	0.361	0.126	0.029	0	0.023	0.093	0.197	0.04	0.009
	Ad 2	0.354	0.369	0.559	0.465	0.163	0.038	0	0	0.012	0.057	0.078	0.015
	Ad 3	0.347	0.362	0.549	0.456	0.16	0.037	0	0	0	0.007	0.019	0.011
	Total								0.001	0.117	0.321	0.361	0.163
F3	Pl	0.003	0.001	0.002	0.002	0.002	0.001	0	0	0	2E-04	0.001	0.001
	Inf	0.268	0.108	0.212	0.22	0.172	0.107	0.003	0.022	0.036	0.015	0.023	0.009
	Juv	0.293	0.118	0.231	0.24	0.187	0.117	0	0.052	0.103	0.045	0.024	0.007
	Ad 1	0.332	0.134	0.262	0.272	0.213	0.132	0	0.033	0.055	0.111	0.063	0.011
	Ad 2	0.358	0.144	0.283	0.294	0.229	0.143	0	8E-04	0.032	0.08	0.081	0.035
	Ad 3	0.394	0.159	0.311	0.323	0.252	0.157	0	0	0.005	0.021	0.037	0.094
	Total								0.003	0.108	0.231	0.272	0.229

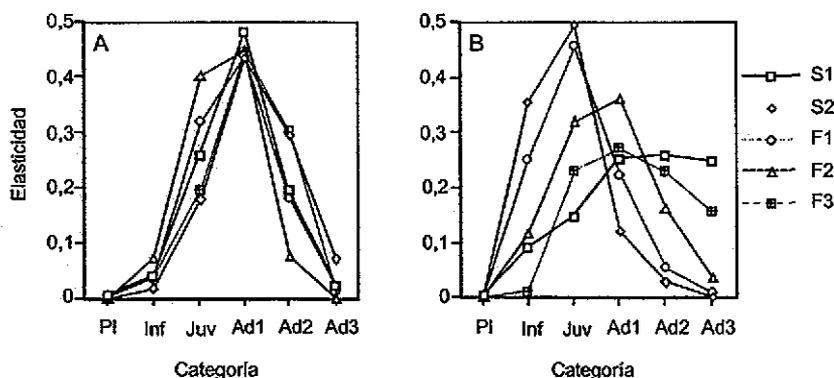


Figura 13. Elasticidad por categoría de altura (A) y número de hojas (B) en cinco poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas.

Cuando se analizan las elasticidades por categoría, los juveniles y adultos 1 fueron los que contribuyeron de manera más importante a la tasa de crecimiento, 37% y 44.5%, respectivamente (Figura 13). Las elasticidades suman la unidad y pueden calcularse las elasticidades totales de cada uno de los procesos demográficos en la población, sumando los valores de elasticidad de diferentes regiones de la matriz involucradas en cada uno de los procesos para comparar su importancia relativa (Silvertown et al. 1993). De la definición de elasticidad, cuando una celda contiene más de un proceso demográfico (retroceso y propagación clonal $a_{ij}=r_{ij}+v_{ij}$), la elasticidad (e_{ij}) de cada proceso se calcula como su proporción correspondiente del valor de a_{ij} (Flores-Martínez 1994).

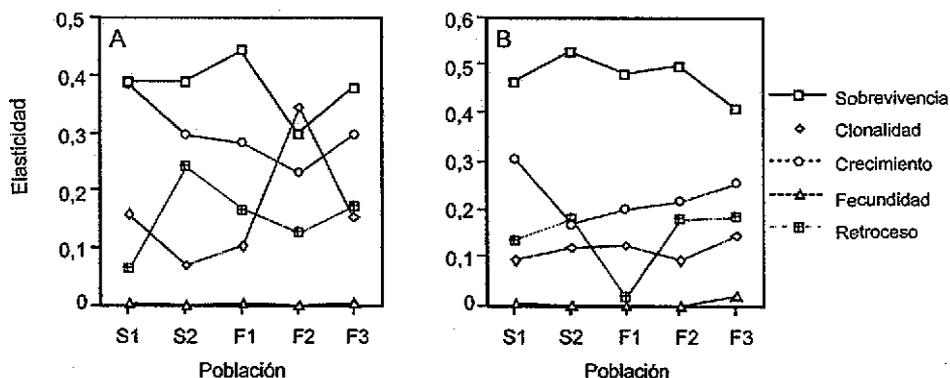


Figura 14. Elasticidades por proceso demográfico para la clasificación de las poblaciones por categoría de altura (A) y número de hojas (B).

De acuerdo a las matrices de elasticidad, la contribución de la reproducción sexual (producción de semillas y establecimiento de plántulas) al crecimiento poblacional en *D. segine* fue muy baja, contribuyendo con menos del 0.05% de λ en todas las poblaciones. La sobrevivencia fue el proceso más importante en las poblaciones, explicando un 42.6% de λ . El crecimiento contribuyó en un 24% a λ , mientras que la propagación clonal y los retrocesos contribuyeron menos y de manera similar, 14.12% y 16.35%, respectivamente. Los retrocesos fueron bastante comunes en *D. segine* dada su naturaleza herbácea (Figura 14).

La elasticidad total de la fecundidad, crecimiento y sobrevivencia pueden graficarse en un diagrama triangular, en la que cada uno de los ejes corresponde a cada uno de dichos elementos (Figura 15). Todas las poblaciones cayeron en la región media derecha del triángulo, que coincide con lo esperado para herbáceas de bosque (Silvertown & Franco 1993), donde el crecimiento y la sobrevivencia son los procesos más importantes y la importancia del elemento de fecundidad es cercana a cero (Figura 15). El patrón de crecimiento en *D. segine* parece estar determinado por la sobrevivencia de ramets de tamaños intermedios, los cuales pueden florecer y propagarse de manera clonal, abasteciendo a la población de ramets de tamaños intermedios, lo que en conjunto permite mantener las poblaciones numéricamente estables.

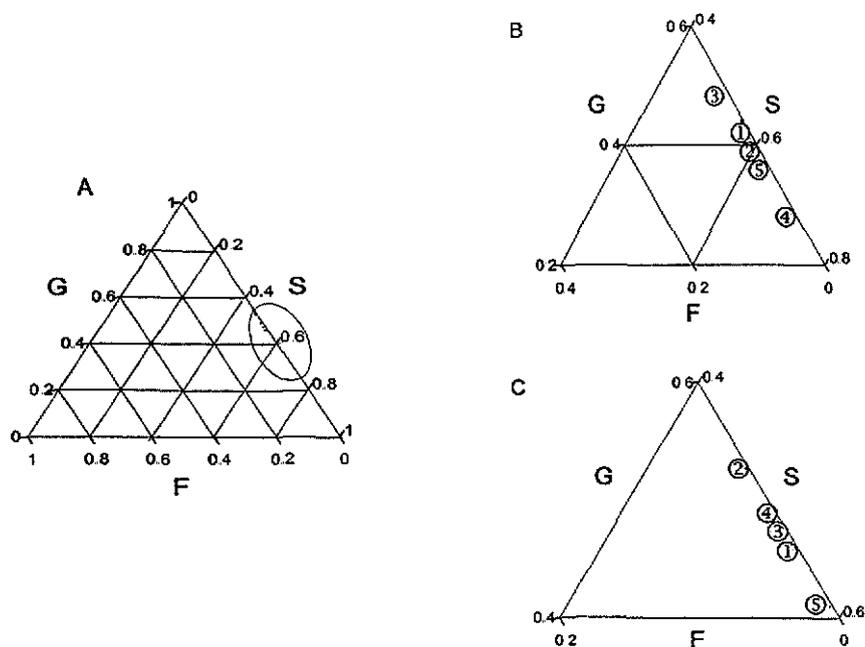


Figura 15. Gráfica triangular de elasticidades: fecundidad (F), sobrevivencia (S) y crecimiento (G) para un período de un año para las cinco poblaciones estudiadas. Cada número en la gráfica representa una población, 1: S1, 2: S2, 3: F1, 4: F2, 5: F3. Región en la que caen todas las poblaciones (A), por categoría de altura (B) y por categoría de número de hojas (C).

DISCUSIÓN

La fragmentación del hábitat no reduce la tasa de crecimiento poblacional ni la densidad en las poblaciones de *D. seguine*. Las tasas a las cuales ocurren los procesos demográficos varían entre poblaciones: diferentes comportamientos demográficos están asociados a poblaciones que se encuentran en parches de selva de diferente tamaño. Sin embargo, las poblaciones mantienen una dinámica que les permite estar en el equilibrio. Al contrario del efecto negativo esperado en la tasa de crecimiento poblacional y en la densidad en respuesta a la fragmentación, el comportamiento demográfico de *D. seguine* lo presentan también otras herbáceas perennes de zona templada, como *Silene regia* (Menges & Dolan 1998) y *Trillium ovatum*, (Jules 1998), y algunos roedores como *Microtus pennsylvanicus*, (Dooley & Bowers 1998, Bowers & Dooley 1999), *Microtus canicaudis* (Wolf et al. 1997) y *Tamias striatus* (Mahan & Yahner 1997).

Densidad

La densidad varió ampliamente entre poblaciones y se mantuvo cerca de los valores iniciales. Los cambios en densidad fueron positivos y negativos e independientes de si las poblaciones eran de fragmentos o selva continua. La correlación entre densidad y área del fragmento fue negativa y marginalmente significativa ($r^2 = -0.87$, $P < 0.053$), lo que significa, que en la selva continua la densidad de ramets es menor que en los fragmentos. En contraste a la predicción sobre la disminución de la densidad en los fragmentos, este fenómeno de relación inversa entre la densidad y el tamaño del fragmento se ha reportado también para *Microtus pennsylvanicus* (Wolf et al. 1997) y *Microtus canicaudus* (Dooley & Bowers 1998). El tamaño de las plantas no estuvo correlacionado con la densidad, y presentó una tendencia a disminuir tanto en altura como en número de hojas, cuando aumentó la densidad.

Tasa de crecimiento

Si λ es interpretado como una medida de éxito demográfico (Charlesworth 1980, Caswell 1989), se podría concluir que, en general, las poblaciones de *D. seguine* están creciendo ($\lambda_{prom} = 1.053 \pm 0.042$). La variación en las tasas de crecimiento entre poblaciones, $\lambda = 0.993$ -1.442 en la clasificación por altura, o 0.846-1.062 en la clasificación por número de hojas,

fue amplia, ya que hubo poblaciones decreciendo mientras que otras están creciendo un 44% anual. Aunque en hierbas λ es variable, en la mayoría de los casos presenta valores mayores a uno (Newell et al. 1981, Bierzychudek 1982, Pitelka et al. 1985, Moloney 1988, Kalisz & Mcpeek 1992, Oostermeijer 1996, Valverde & Silvertown 1998), como es el caso para la mayoría de poblaciones de *D. seguine*.

La tasa de crecimiento poblacional no fue una función del área del fragmento ($r^2=0.22$, $F=0.826$, $P<0.2448$) sin embargo, mostró una tendencia a disminuir en la selva continua (Figura 1A). Cuando se compararon las matrices de transición completas, la dinámica de las poblaciones, representada por las probabilidades de transición varió significativamente entre fragmentos, probablemente como consecuencia de los cambios ambientales tanto bióticos como abióticos generados por la fragmentación del hábitat (p.e. disponibilidad de luz y polinizadores), que afectan a las tasas vitales más que a la tasa de crecimiento poblacional (Bierzychudek 1982, Silva et al. 1990, Huenneke & Marks 1987, Hara & Wakahara 1994, Valverde & Silvertown 1998). A nivel de grupo de poblaciones (selva continua vs. fragmentos), las tasas de crecimiento poblacional no mostraron diferencias significativas ($r^2=0.41$, $F=2.07$, $P=0.2455$), aunque el promedio fue menor en las poblaciones de selva que en las poblaciones de fragmentos ($\lambda_s=0.99$, $\lambda_f=1.10$) (Figura 1B).

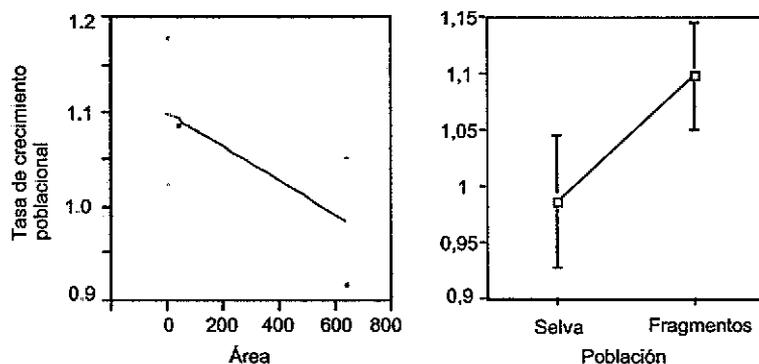


Figura 1. Regresión lineal entre el área del fragmento y la tasa de crecimiento poblacional (A) y tasa promedio de crecimiento poblacional para poblaciones de selva continua y de fragmentos con el error estándar (B).

Reclutamiento sexual vs clonal

En *D. seguine* las diferentes clases de reclutamiento (sexual vs. clonal) tuvieron una importancia diferencial en su ciclo de vida. La proporción de reclutamientos por propagación clonal fue mayor respecto a la de reclutamientos por semilla de manera marginalmente significativa. El establecimiento de plántulas provenientes de semilla fue especialmente bajo en *D. seguine* aún en invernadero (obs. pers.), y la ausencia de plántulas en el campo sugiere que el establecimiento vía semilla rara vez toma lugar como ocurre en *Potentilla ansermia* (Ericksson 1989) y en *Viola blanda* y *Viola pallens* (Newell et al. 1981). En estas circunstancias, las poblaciones aseguran el mantenimiento y expansión de sus poblaciones por medio de la propagación vegetativa (Bierzuchudek 1982, Pitelka et al. 1985, Ericksson 1989, Silvertown et al. 1993, Mandujano et al. 1998).

Las poblaciones variaron significativamente en el porcentaje de establecimiento de plántulas provenientes de semilla y de propagación vegetativa. Estas diferencias se observan no sólo entre poblaciones de selva y fragmentos, sino dentro de los grupos de poblaciones, sugiriendo que la variación observada es independiente de los atributos de la fragmentación, lo que también ha sido observado en poblaciones de *Trillium ovatum* (Jules 1998). Entre grupos de poblaciones, el establecimiento de plántulas vía semilla no difirió significativamente ($F=0.013$, $P=0.9142$), mientras que el establecimiento de plántulas producidas vegetativamente fue significativamente menor en poblaciones de selva continua que en poblaciones de fragmentos ($F=16.66$, $P=0.0266$) (Figura 2).

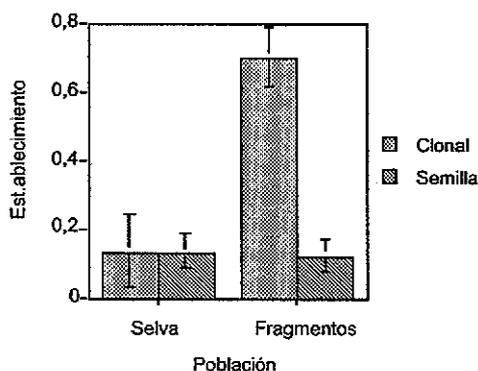


Figura 2. Establecimiento promedio de infantiles producidos vegetativamente y plántulas producidas vía semilla para grupos de poblaciones (selva vs. fragmentos) de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas, con su error estándar.

Las poblaciones de *D. seguine* son dominadas por ramets de tamaños intermedios y son mantenidas a través de propagación clonal, proporcionando a la población una entrada importante de individuos. Las plantas reclutadas por esta vía tienen mayor probabilidad de sobrevivir que los reclutamientos por semilla, aspecto que ha sido reportado también en *Allium tricoccum* y *Opuntia rastrera* (Nault & Gagnon 1993, Mandujano et al. 1998). Ni la reproducción sexual ni la clonalidad en las poblaciones de *D. seguine* estuvieron correlacionadas con la densidad, la tasa de crecimiento poblacional o el área del fragmento. En contraste, *Narcissus pseudonacissus*, otra especie herbácea, se propaga en mayor proporción de manera clonal a altas densidades (Barkham 1980). Los resultados de este estudio, están de acuerdo con las predicciones sobre el aumento de la reproducción vegetativa en los fragmentos, aunque contrasta con la hipótesis de Abrahamson (1980), en la que propone que la reproducción vegetativa es mayor a bajas densidades. La propagación clonal está también fuertemente influenciada por las condiciones ambientales como agua y luz (Abrahamson 1980, Barkham 1980, Wijesinghe & Hutchings 1997), y en general, el estrés ambiental puede aumentar la tasa de propagación vegetativa (Pitelka et al. 1985). La variación ambiental inherente a la fragmentación (p.e. mayor disponibilidad de luz en fragmentos), podría explicar la variación en el establecimiento de plántulas producidas vegetativamente entre poblaciones.

En plantas perennes se han reportado compromisos o correlación negativa entre propagación clonal y reproducción sexual, que pueden ser exacerbados por las condiciones ambientales (Pitelka et al. 1985), ya que producen variación en la tasa de asimilación entre individuos, aunque este compromiso no es el mayor determinante en la variación en el crecimiento individual (Hara & Wakahara 1994). Aunque en *D. seguine* la mayoría de plantas que florecen no producen ramets y solamente plantas de tamaños grandes eventualmente producen al mismo tiempo un ramet y una inflorescencia, sugiriendo que la existencia de dicho compromiso es probable en esta especie.

Reproducción

Las poblaciones mostraron variación significativa en el número de inflorescencias producidas asociada al tamaño del ramet, pero la variación fue sólo marginalmente significativa entre poblaciones, como sucede en *Arisaema triphyllum* (Bierzychudek 1982).

Solamente entre el 12.4 y el 27.3% de los individuos florecieron en las poblaciones de *D. seguine* durante un periodo de un año. El número de semillas por infrutescencia varió ampliamente, y el aborto de un alto número de flores fue común, lo que es similar a lo observado por Young (1986) en *Dieffenbachia longispatha*. En *Cyclanthus bipartitus* (Beach 1982) y en *Heliconia* (Stiles 1975) ha sido reportado también una porcentaje muy pequeño (5%) de plantas que producen flores. Todas estas especies son plantas de sotobosque, que parecen no poder asignar reservas simultáneamente a crecimiento y reproducción (Smith 1987, Stiles 1975). El éxito reproductivo ('fruit-set'), varió significativamente entre poblaciones ($X^2= 17.249$, g.l=4, $P=0.005$), siendo menor para las poblaciones de los fragmentos pequeños. El 'fruit-set' depende directamente del número de inflorescencias, pero también depende del número y efectividad de los polinizadores, el número de ramets en la población y la distribución espacial de las plantas, ya que en conjunto, estos factores afectan la probabilidad de polinización (Bierzychudek 1982, Handel 1985, Goulson 2000). El hecho de que el esfuerzo reproductivo (número de inflorescencias) difirió sólo marginalmente entre poblaciones y el éxito reproductivo ('fruit-set') varió ampliamente (14-44%), sugiere que en *D. seguine* el fruit-set puede estar limitado por los polinizadores; es decir, está por debajo del óptimo que podría alcanzar si hubiera mayor abundancia de polinizadores en los fragmentos pequeños. Los cambios en densidad y la pérdida de especies de escarabajos debidas a la fragmentación (Klein 1989, Didham et al. 1996, Didham et al. 1998, A. Aguirre, com. pers.) podrían explicar la disminución del éxito reproductivo en las poblaciones de fragmentos pequeños. En *D. seguine*, la reproducción sexual es solo un componente de la adecuación, no el más crítico, como para la mayoría de organismos perennes (Horvitz & Schemske 1986, Calvo & Horvitz 1990), por lo tanto, dada la alta contribución de la propagación clonal al crecimiento de la población, sus tamaños poblacionales se mantienen estables o muy cercanos al equilibrio.

El fragmento de tamaño intermedio presentó una densidad, actividad reproductiva y propagación vegetativa similar a la de las poblaciones en selva, y marcadamente diferente a las poblaciones de fragmentos pequeños, sugiriendo que la fragmentación a mediana escala

realza el desempeño de los individuos. Dicho fenómeno ha sido observado también en *Microtus pennsylvanicus* (Bowers & Dooley 1999).

Dinámica poblacional

Estructura estable de estados

La estructura estable de estados difiere significativamente de las proporciones teóricas obtenidas usando modelos matriciales. En las poblaciones naturales de herbáceas de sotobosque dicha diferencia es frecuente, y puede ser el reflejo de otras tasas vitales que determina la estructura actual, como resultado de fluctuaciones temporales en el ambiente (Huenneke & Marks 1987, Valverde & Silvertown 1998). Además, la estructura de estados en *D. seguine* es altamente variable debido a su amplia capacidad de cambiar de tamaño (decrecer o crecer), sin desestabilizar a la población.

Sensibilidad y elasticidad

El análisis demográfico permite identificar transiciones en la historia de vida que son las más críticas para la persistencia, crecimiento o decrecimiento de las poblaciones. Las sensibilidades no mostraron un patrón consistente en todas las poblaciones, aunque en la mayoría de ellas, la sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional a la sobrevivencia de los individuos de tamaño intermedio es alta, lo que sucede también en *Leptogorgia virgulata* (Gotelli 1991).

Los valores más altos de sensibilidad corresponden a diferentes transiciones, lo que indica que la tasa de crecimiento es sensible a diferentes procesos en cada población, y que probablemente determina las diferencias espaciales debidas al tamaño del fragmento en la dinámica de las poblaciones representada por las probabilidades de transición.

Cuando se analizan las elasticidades por proceso demográfico, se observa que hay tendencias claras y consistentes en todas las poblaciones: la sobrevivencia y el crecimiento son los procesos más importantes en las poblaciones, la propagación clonal y los retrocesos contribuyen de manera similar al crecimiento poblacional y las contribuciones de las fecundidades son muy bajas. Este patrón lo presentan en general las herbáceas de bosque

(Silvertown et al. 1993). La contribución de la propagación clonal es un orden de magnitud mayor que la contribución de la fecundidad al crecimiento de la población, como sucede en la mayoría de plantas clonales (Barkman 1980, 1992, Huenneke & Marks 1987, Moloney 1988, Bountin & Harper 1991, Gotelli 1991, Hara & Wakahara 1994).

Dinámica del bosque

Valores de λ significativamente mayores a uno encontrados en dos poblaciones de fragmentos y significativamente menores a uno en una población de selva sugieren que una probable disminución en la intensidad de luz asociada al aumento del tamaño del fragmento, pueda estar influenciando el crecimiento de las poblaciones como sucede en *Primula vulgaris* (Valverde & Silvertown 1998) y *Calathea ovoidensis* (Horvitz & Schemske 1986). Estos resultados son consistentes con la hipótesis de Smith (1987), en la que propone que el reducido número de especies herbáceas de sotobosque en bosques tropicales es el resultado de una alta probabilidad de extinción local de estas especies, ligada fuertemente a la disponibilidad de luz del sotobosque. El hecho de que *D. seguine* sea una especie colonizadora de claros pequeños (Núñez-Farfán & Dirzo 1988), sugiere que su dinámica podría estar acoplada a la disponibilidad de luz, como lo propone Smith (1987).

D. seguine vs. otras especies

Aunque un estudio a largo plazo permite entender y eventualmente predecir las respuestas de las plantas a cambios climáticos y a perturbaciones naturales o antropogénicas (Bierzychudek 1982, Goldberg & Turner 1986, Huenneke & Marks 1987, Nault & Gagnon 1993, Valverde & Silvertown 1998), el estudio demográfico de *D. seguine* se realizó durante un período de un año, proporcionando información suficiente para describir las características actuales de las poblaciones y el efecto de la perturbación a una escala de tiempo corta (aprox. 20 años). El modelo matricial de proyección poblacional es limitado en su capacidad predictiva, por considerar un ambiente estable y por lo tanto, tasas vitales constantes (Bierzychudek 1982, Huenneke & Marks 1987), aunque es útil para comparar la adecuación relativa entre poblaciones, teniendo en cuenta las condiciones actuales.

Estabilidad ambiental es una situación poco probable, dada la variación del ambiente en el tiempo y en el espacio; y más aún en hábitats sometidos a la continua presión de las actividades humanas, como sucede en la región de Los Tuxtlas. Pero las comparaciones entre las λ de las poblaciones dadas las condiciones actuales, y las comparaciones entre *D. seguine* y otras especies herbáceas de sotobosque, permiten entender la respuesta demográfica de las poblaciones de esta especie en respuesta a la fragmentación del hábitat. El patrón demográfico de las poblaciones de *D. seguine* coincide con el de otras plantas clonales: larga vida, baja mortalidad de adultos, y dependencia del crecimiento clonal (Bierzychudek 1982, Erickson 1988, Moloney 1988, Nault & Gagnon 1993). La variación en la dinámica de las poblaciones de *D. seguine* en diferentes fragmentos muestra una tendencia inversa a la establecida en las predicciones, en densidad, tasa de recambio foliar, y tasa de crecimiento poblacional. Dicha variación no parece ser una consecuencia directa de la reducción del hábitat, sino más bien, podría estar asociada a los cambios ambientales a los que son sometidas las poblaciones, ya que la variación en la dinámica de las poblaciones es natural en gran número de plantas clonales, tanto temporal como espacialmente (Barkham 1980, 1992, Bierzychudek 1982, Pitelka et al. 1985, Goldberg & Turner 1986, Huenneke & Marks 1987, Moloney 1988, Kalisz & McPeck 1992, Nault & Gagnon 1993, Horvitz & Schemske 1995, Oostermeijer et al. 1996, Valverde & Silvertown 1998, Mandujano et al. 2001).

Conservación

A nivel demográfico *D. seguine* presenta poblaciones viables, y como en otros estudios tampoco hay diferencias en los patrones demográficos como consecuencia de la fragmentación (Wolff et al. 1997, Mahan & Yahner 1998). Existe alta especificidad en la respuesta de los organismos a las perturbaciones, pero los resultados de este estudio apoyan la idea de que especies como *D. seguine*, en la que la propagación clonal mantiene las poblaciones estables y maximiza la adecuación de los genets (Abrahamson 1980), son capaces de amortiguar los efectos de la fragmentación, por lo menos a la escala de tiempo considerada en este estudio (aprox. 20 años), si se considera solamente la tasa de crecimiento como el criterio decisivo en conservación; sin embargo a un nivel más fino, las diferencias en el 'fruit-set' indican que hay un impacto negativo de la fragmentación en las

poblaciones de los fragmentos más pequeños. Esto trae implicaciones en el manejo y conservación de especies. Si el objetivo es cubrir todos los requerimientos que mantienen en equilibrio a las poblaciones (interacciones planta-animal, el reclutamiento y la producción de semillas), en el caso particular de *D. seguine*, de los efectos de los cambios en el paisaje, deberían conservarse fragmentos de tamaño intermedio (mínimo 37 ha), manteniendo tamaños poblacionales en los que los procesos demográficos y las interacciones permanezcan estables, con el objetivo de que el éxito reproductivo ('fruit-set') sea de la misma magnitud que en el hábitat no perturbado. Esto coincide con la sugerencia de Shafer (1995), en la que argumenta que reservas <40 ha, aunque presentan muchos problemas, ocupan un lugar importante en las estrategias de conservación para preservar la diversidad biológica y juegan un papel científico y educativo.

Por el contrario, aquellas especies que sólo tienen reproducción sexual son más susceptibles de sufrir los efectos de la fragmentación, pues este tipo de reproducción depende de un conjunto de factores (p.e. número de flores, polinizadores, nutrientes), que a su vez pueden ser afectados también por la fragmentación del hábitat (Matsumura & Washitani 2000, McIntyre & Wiens 1999, Didham et al. 1996, Aizen & Feinsinger 1994). Los esfuerzos deben orientarse a conocer las respuestas más finas de las poblaciones a dichos factores, para poder predecir con mayor certeza cuál podría ser el destino de las poblaciones en fragmentos pequeños a largo plazo, y tratar de encontrar el umbral en el que el éxito reproductivo disminuye dramáticamente realizando estudios en fragmentos entre 3 y 37 ha. También es importante conocer las respuestas de especies que presenten patrones demográficos o estrategias reproductivas diferentes, que las puedan hacer susceptibles a la fragmentación del hábitat.

DISCUSIÓN GENERAL

DISCUSIÓN GENERAL

En *D. seguine* se ha producido una reducción en la riqueza genotípica y en el éxito reproductivo (fruit-set) asociada a las poblaciones de fragmentos remanentes de selva (Figuras 1A y 1B). Además, el establecimiento de plántulas producidas vegetativamente ha sido favorecido en los fragmentos, respecto a las producidas vía semilla (Figura 1C). Estos aspectos podrían estar íntimamente ligados y explicar la reducción en diversidad genotípica, ya que podrían ser consecuencia directa o indirecta de los cambios en densidad y movilidad de los polinizadores, producidos por la fragmentación (Klein 1989, Schmidt & Jensen 2000, Thomas et al. 2001).

El impacto de la fragmentación en los polinizadores altera la interacción planta-polinizador de la cual depende la formación de frutos (Olesen & Jain 1994, Murcia 1996), y puede, consecuentemente, alterar el sistema de apareamiento, que es el que determina la frecuencia de genotipos (Ledig 1992, Lloyd & Shoen 1992). El aumento en el establecimiento de ramets producidos vegetativamente en los fragmentos, podría funcionar como un mecanismo de compensación ante la reducción en éxito reproductivo que sufren estas poblaciones, y como respuesta a los cambios ambientales generados por la fragmentación (Abrahamson 1980, Saunders et al. 1991). Estos resultados muestran que las poblaciones de *D. seguine* han sufrido efectos negativos en su dinámica genética y demográfica asociados a la fragmentación del hábitat a corto plazo (aprox. 20 años).

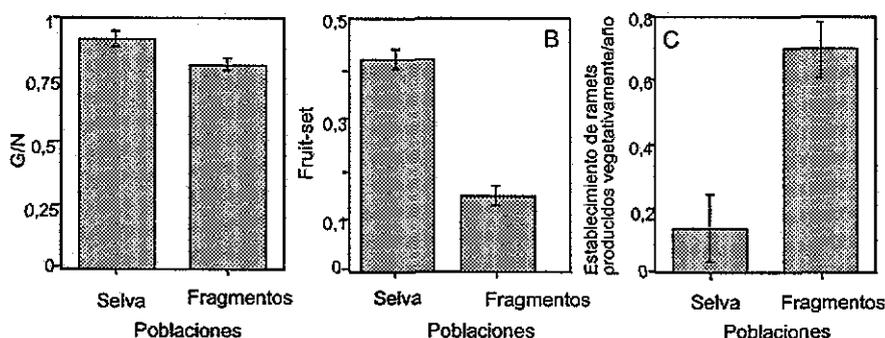


Figura 1. Promedios y error estándar de la riqueza genotípica (G/N) (A), éxito reproductivo (fruit-set: estimado como la proporción de inflorescencias que se convierten en infrutescencias respecto al total de inflorescencias producidas en un año) (B) y proporción de ramets establecidos respecto al total de ramets producidos vegetativamente por año (C), de los grupos de poblaciones (selva vs. fragmentos). Las barras indican el error estándar.

Riqueza genotípica

De acuerdo con la teoría de la genética de poblaciones, cuando las poblaciones se ven reducidas en tamaño y aisladas, se vuelven susceptibles a procesos como deriva génica y endogamia, que promueven la erosión de la variación genética y un aumento en el nivel de diferenciación genética entre poblaciones (Wright 1948, Young et al. 1996). En el caso de *D. seguine*, la disminución en la variación genética en las poblaciones que se encuentran en los fragmentos respecto a las poblaciones de selva continua, se ha dado a nivel de genotipos (G : $F=7.812$, $P=0.0234$ y G/N : $F=5.629$, $P=0.0451$), más bien que en otras medidas de diversidad genética (A , P , H). Además, la riqueza genotípica resultó ser una función positiva del área del fragmento ($r^2=0.422$, $F=5.848$, $P=0.042$), lo que indica que los fragmentos más pequeños son los que presentan una menor cantidad de genotipos. Este cambio en la frecuencia de genotipos podría ser resultado de un impacto de la fragmentación en el sistema de apareamiento (Ledig 1992).

Éxito reproductivo

El 'fruit-set' en los fragmentos pequeños (F1 y F2) fue significativamente menor que en las otras poblaciones (S1, S2 y F3) ($F=79.80$, $P=0.0030$). Sin embargo, cuando el análisis de varianza se realiza entre las tres poblaciones de fragmentos y las dos poblaciones de selva esta diferencia no es significativa, lo que sugiere la existencia de un umbral en el tamaño del fragmento (With & Crist 1995, Farigh 2001) a partir del cual se ve significativamente reducida la reproducción sexual. En el caso de *D. seguine* el umbral correspondería a fragmentos menores a 37 ha.

La disminución del 'fruit-set' en las poblaciones pequeñas podría ser consecuencia de una limitación en la cantidad de polinizadores (Klein 1989, Schmidt & Jensen 2000, Thomas et al. 2001) o de los cambios en condiciones ambientales (humedad relativa) de los que depende la fertilización en *Dieffenbachia* (Henny & Rasmussen 1980). Específicamente, se ha observado en plantas de dicho género, que cuando la humedad relativa es del 100% alrededor de la inflorescencia, la germinación del polen es máxima y el 'seed set' es máximo también (Henny & Rasmussen 1980). Tanto la limitación en la cantidad de polinizadores como los cambios en la humedad podrían ser agentes selectivos que

provoquen alteraciones en el sistema de apareamiento y cambios en la estructura genética (Olesen & Jain 1994). A largo plazo, tales alteraciones podrían aumentar el nivel de endogamia y de depresión por endogamia, como consecuencia de un aumento en la tasa de autofecundación (Lloyd 1992). En *D. seguine*, de acuerdo a las tasas de entrecruzamiento estimadas, la autofecundación y el entrecruzamiento son cercanos al 50%. Para detectar efectos en el sistema de apareamiento es necesario estimar las tasas de entrecruzamiento experimentalmente, utilizando métodos en los que se controle el entrecruzamiento (Schoen & Lloyd 1992).

Se ha encontrado una reducción en el 'fruit-set' como consecuencia de la fragmentación, también en especies herbáceas, epífitas y arbóreas de bosque seco semiárido en Argentina (Aizen & Feinsinger 1994) y en la especie herbácea *Primula sieboldii* (Matsumura & Washitani 2000), al contrario de lo reportado para *Leuchrysum albicans*, en la que la producción de semillas no estuvo asociada con el tamaño de las poblaciones (Costin et al. 2001). Esto hace necesario realizar una investigación enfocada a determinar cómo son los eventos y la intensidad de flujo génico entre poblaciones y cómo es el mecanismo reproductivo que permite a las poblaciones de *D. seguine* que se encuentran en fragmentos pequeños mantener altos niveles de variación y diferenciación genética.

Establecimiento de plántulas de propágulos vegetativos

El establecimiento de plántulas producidas vegetativamente difirió significativamente entre grupos de poblaciones. La cantidad de plántulas establecidas en los fragmentos fue aproximadamente cinco veces mayor que en la selva continua, aunque el número de ramets producidos vegetativamente no varió significativamente entre grupos de poblaciones ($F=0.006$, $P=0.9410$).

Es probable que las condiciones ambientales en los fragmentos (tal vez mayor disponibilidad de luz), favorezcan el establecimiento de ramets producidos vegetativamente. Estos resultados contrastan con las predicciones, ya que se esperaba un número mayor de ramets producidos vegetativamente en las poblaciones de fragmentos. También se observaron densidades más altas en los fragmentos que en de acuerdo con lo

propuesto por Abrahamson (1980), podrían generar un cambio de propagación vegetativa a reproducción por semillas. Sin embargo esta tendencia no fue observada en poblaciones de *D. seguine*.

Demografía

La tasa de crecimiento poblacional y las elasticidades por proceso demográfico no mostraron variación significativa entre grupos de poblaciones (selva vs. fragmentos), aunque las tasas de crecimiento poblacional muestran una ligera tendencia a disminuir en las poblaciones de selva continua. Estas diferencias no son debidas a la variación en el reclutamiento de plántulas por semilla o por propagación clonal, ya que estas transiciones no estuvieron correlacionadas con λ ; más bien es la variación en probabilidades de transición lo que determina las diferencias en la tasa de crecimiento. Esto sugiere que la dinámica poblacional de *D. seguine* es más activa en los fragmentos pequeños, lo que está probablemente asociado a un régimen de luz determinado en gran parte por el tamaño del fragmento y a una dinámica de formación de claros, presumiblemente, más acelerada en los fragmentos pequeños (Laurance et al. 1997), ya que la dinámica poblacional de *D. seguine* podría depender de la formación de claros, ya que se ha reportado como una especie presente en la zona de la raíz en los claros formados por caída de árboles en Los Tuxtlas (Núñez-Farfán & Dirzo 1988). Algunos procesos individuales mostraron variación entre las poblaciones (Tablas 14, 15 y 16, Cap II), probablemente como respuesta a la variación ambiental, en este caso producto de la fragmentación. Tal respuesta es frecuente en la mayoría de especies (Pitelka et al. 1985).

Genética

Las poblaciones de los fragmentos no mostraron diferencias significativas respecto a las poblaciones de selva continua en el nivel de variación y estructura genética. Dicho nivel de variación es alto, comparado con otras especies de amplia distribución, perennes, y con sistema de apareamiento mixto (Hamrick & Godt 1996). Estos niveles altos de variación genética pueden deberse a la separación espacial y temporal de las fases reproductivas (dicogamia), que promueven el entrecruzamiento ó a los mecanismos internos que determinan la recombinación (Young 1988, Eguiarte et al. 1992, Ellstrand & Elam 1993).

El nivel de diferenciación entre poblaciones fue alto y no difirió significativamente entre grupos de poblaciones (selva vs. fragmentos) (Figura 2). Si en la evaluación de la estructura genética de las poblaciones de selva continua no se hubieran incluido cuatro réplicas, los resultados encontrados en los fragmentos habrían indicado un efecto muy grande de la fragmentación en estas poblaciones, ya que el nivel de diferenciación genética encontrado fue muy alto comparado con otras especies de amplia distribución, perennes o con sistema de apareamiento mixto (Hamrick & Godt 1996). La estructura genética de las poblaciones de selva continua, sugiere que estas poblaciones están sujetas a una intensa deriva génica y endogamia, debido quizá al flujo génico reducido y a los tamaños efectivos pequeños.

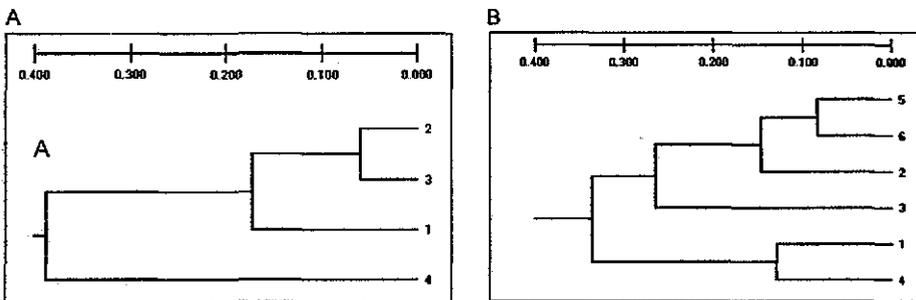


Figura 2. Fenograma de los grupos de poblaciones basados en distancia genética por grupo de poblaciones: selvas (A) y fragmentos (B). Nótese que el nivel de diferenciación es muy similar en ambos grupos de poblaciones.

El flujo génico no difirió significativamente entre grupos de poblaciones. Sin embargo, entre pares de poblaciones sí hubo diferencias significativas en la intensidad del flujo génico (Figura 3A). En algunos casos estas diferencias fueron independientes de la distancia geográfica que separa a las poblaciones y del hábitat que ocupan las poblaciones (selva continua o fragmentos). Tales diferencias se reflejan en los fenogramas basados en las distancias genéticas (Figura 3 Cap.I, 2A y 2B), en los que el agrupamiento de las poblaciones no muestra ninguna tendencia.

El tamaño efectivo del vecindario genético tampoco difirió entre grupos de poblaciones y muestra las mismas tendencias que el flujo génico (Figura 3B), ya que ambos estimados fueron obtenidos de manera indirecta a partir de F_{st} . Los tamaños efectivos de *D. seguine* fueron muy pequeños comparado con otras herbáceas (Crawford 1984) y otra especie del mismo género, *D. longispatha*, en Costa Rica (Young 1988).

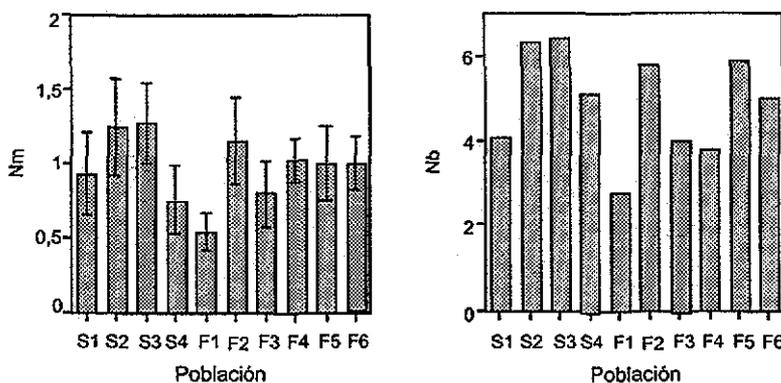


Figura 3. Flujo génico (Nm) y tamaño efectivo del vecindario genético (Nb), estimados indirectamente de F_{st} , para diez poblaciones de *D. seguine* en la región de Los Tuxtlas. Las barras indican el error estándar.

Los valores observados de flujo génico ($Nm < 1$) y tamaños efectivos ($Nb < 10$), sugieren que las poblaciones de *D. seguine* son susceptibles de sufrir deriva génica (Wright 1946, Slatkin 1993). Las fluctuaciones en las frecuencias alélicas en todas las poblaciones y en todos los loci podrían deberse a efectos de la deriva génica. Aunque la diferenciación genética también puede originarse por selección natural, el bajo flujo génico entre poblaciones y la distribución aleatoria de las frecuencias alélicas sugieren que el papel de la deriva génica ha sido mayor (Cabe & Alstad 1994).

El nivel de endogamia fue alto en las poblaciones de *D. seguine* comparado con otras herbáceas (Foré & Guttman 1999, Young et al. 1999, Neel & Ellstrand 2001) y podría ser resultado de la reducida disponibilidad de parejas y la deriva génica como consecuencia de los tamaños efectivos pequeños y del escaso flujo génico. Los tamaños efectivos pequeños pueden ser consecuencia de la sincronía en la floración en las poblaciones de *D. seguine* o del arreglo espacial de las plantas reproductivas que determinan el comportamiento de los

polinizadores (Goodell et al. 1997), ya que los polinizadores óptimos pasan más tiempo en las poblaciones grandes que en las pequeñas, efectuando por lo tanto más apareamientos interpopulacionales en las poblaciones pequeñas (Ellstrand 1992). Es probable que los altos niveles de endogamia afecten negativamente la adecuación por depresión endogámica, y para detectar la existencia de tal efecto es importante la evaluación de los niveles de depresión por endogamia en las poblaciones de fragmentos (por ejemplo en las tasas de germinación y establecimiento).

Demografía y Genética

El reducido flujo génico entre poblaciones y los tamaños efectivos de vecindario genético pequeños sugieren que las poblaciones de *D. seguine* constituyen unidades demográficas que son propensas a la deriva génica y a la endogamia, aún dentro de la selva, tal vez como resultado de probables efectos fundadores determinados por la dinámica de claros y el reducido flujo génico. Ya que como el F_{st} refleja el patrón histórico de flujo génico (Slatkin 1987), el probable impacto causado por la fragmentación reciente sobre la polinización y la dispersión tal vez no pueda ser detectado a través de este estimador de diferenciación poblacional. La estructura genética actual puede reflejar alta abundancia regional antes de la fragmentación y los eventos de colonización recientes, ya que la propagación clonal permite la persistencia de los genotipos más exitosos (McLellan et al. 1997), establecidos antes o después de la fragmentación.

La floración en las poblaciones de *D. seguine* se extiende de julio a octubre, aunque durante todo el año se observaron algunas inflorescencias en las poblaciones de selva continua y la del fragmento grande (F3). Este patrón de floración relativamente sincrónica en una época del año y floración esporádica en otras, influencia el movimiento de los polinizadores y consecuentemente el nivel de diferenciación genética, ya que cuando la densidad de plantas reproductivas es baja, los polinizadores deben desplazarse largas distancias (Young 1988, Loveless & Hamrick 1994), favoreciendo el intercambio genético entre poblaciones. En cambio, cuando la densidad de ramets reproductivos es alta, probablemente el flujo génico y el tamaño del vecindario son restringidos, conduciendo a niveles de diferenciación

genética y de endogamia altos, que están influenciados también por el sistema de apareamiento (van Treuren et al. 1991, Foré & Guttman 1999).

Cuando se analizaron conjuntamente, los aspectos genéticos y las características demográficas de las cinco poblaciones estudiadas, se encontró una correlación negativa entre el polimorfismo (P) y λ ($r^2=-0.948$, $P=0.0138$). El polimorfismo fue menor en los fragmentos debido a que se observaron con mayor frecuencia alelos cercanos a la fijación probablemente como producto de la deriva génica. En *Silene regia*, una herbácea de zonas templadas fue reportado lo contrario: la variación genética estuvo débilmente correlacionada con estimados demográficos de viabilidad en poblaciones fragmentadas (Menges & Dolan 1998). Es probable que la baja variación genética (alelos y genotipos) en las poblaciones de fragmentos esté asociada a eventos de selección, y que los genotipos más exitosos persistan en las poblaciones a través de la propagación clonal y de una mayor establecimiento de ramets producidos vegetativamente, que aumentan ligeramente la tasa de crecimiento poblacional en los fragmentos. Sin embargo, para poner a prueba esta última hipótesis es necesario realizar estudios experimentales en los que se controle la identidad genética de las plantas.

El 'fruit-set', la densidad y el tamaño de los individuos de las poblaciones de *D. seguine* fueron más variables a los diferentes tamaños de fragmento que a nivel de paisaje (selva vs. fragmento), al contrario de lo que ocurre en *Mycrotus sp.* (Dooley & Bowers 1998) que muestra una respuesta poblacional contrastante a nivel de paisaje (selva continua vs. fragmentos). Las especies perennes tienen un conjunto de características de historia de vida bien ajustadas a la predictibilidad a largo plazo, pero que no conducen a una respuesta rápida a las perturbaciones humanas, ni tampoco a la recuperación inmediata de la población ante dichas perturbaciones (Noss & Csuti 1997). Ésto significa que las especies con larga vida tienen gran dificultad en responder a los cambios ambientales que reducen sus poblaciones; su respuesta ante la pérdida de hábitat será retrasada, lo que a su vez retrasará la nuestra posibilidad de detectar un decrecimiento de la población (Myers 1997), como es probable que suceda a las poblaciones de *D. seguine*.

La dinámica demográfica de las poblaciones de *D. seguine*, probablemente asociada a la formación de claros (por ejemplo, eventos de colonización ó efectos fundadores), en conjunto con el reducido flujo génico y el sistema de apareamiento, determinan su estructura genética: alto nivel de variación genética al interior de las poblaciones y alta diferenciación genética entre poblaciones. Es probable que estas poblaciones sufran eventos de extinción y colonización determinados por un decaimiento en la tasa de crecimiento poblacional cuando el dosel se cierra completamente, como sucede en *Primula vulgaris*, otra especie herbácea asociada a claros en el bosque (Valverde & Silvertown 1997). Esto es muy importante en el mantenimiento de las poblaciones a nivel regional, pues de la cantidad de parches ocupados y la densidad de las poblaciones depende la variación genética en las poblaciones locales (Gibbs 2001); además, el efecto del paisaje fragmentado en la dispersión disminuye la probabilidad de persistencia a nivel regional de la especie (Farigh & Merriam 1994).

Debido a la escala de tiempo (aprox. 20 años) en la que se evaluaron los efectos de la fragmentación del hábitat en las poblaciones fragmentadas de *D. seguine*, solamente se detectó menor variación genética y 'fruit-set' en las poblaciones pequeñas. Resumiendo, aunque aparentemente no se detectó un efecto severo de la reducción del hábitat, esto no implica que a una escala de tiempo mayor no se observe. Entonces es necesario incorporar escalas mayores de tiempo en los diseños para evaluar los efectos de la fragmentación.

Conservación

Muchos modelos de poblaciones subdivididas o espacialmente estructuradas se basan en el supuesto de que todos los parches de hábitat son equivalentes en tamaño y todas las poblaciones son igualmente accesibles a los dispersores (Wright 1946, Hanski & Gilpin 1991). La alta variabilidad entre los fragmentos remanentes (edad, distancia, tamaño, posición), pueden hacer los diseños para estudiar las respuestas de las poblaciones a la fragmentación muy complicados, la información obtenida del hábitat no fragmentado permite establecer conclusiones sobre las respuestas de las poblaciones en los paisajes actuales. En este estudio, la evaluación de varias poblaciones de *D. seguine* en la selva

continua, permitió determinar cómo es la dinámica de las poblaciones en el hábitat no perturbado por actividades humanas.

Un hallazgo importante de este trabajo es que especies como *D. seguine*, en la que la reproducción vegetativa es un proceso importante en la estabilidad demográfica de las poblaciones, y en la que su dinámica probablemente está asociada a la disponibilidad de luz (Smith 1987, Núñez-Farfán & Dirzo 1988), la reducción en los tamaños poblacionales en respuesta a la fragmentación del hábitat podría estar ligada a catástrofes naturales o a tasas de deforestación altas, más que a una disminución en la tasa de crecimiento poblacional. Si los eventos de deforestación continúan reduciendo el tamaño de las poblaciones, la intensificación de la deriva génica y la endogamia podrían tener efecto negativo en la persistencia de las poblaciones a largo plazo.

Los resultados obtenidos para *D. seguine* indican que es prioritario conservar muchas poblaciones y en fragmentos de al menos 37 ha, para mantener poblaciones con dinámicas similares a las de las poblaciones de selva continua. Conservar muchas poblaciones es importante, debido a que el 'pool' de genotipos y la diversidad genética están repartidos en todas las poblaciones. Si se asume que los niveles de endogamia y deriva génica observados en las poblaciones de selva continua son reflejo de las condiciones naturales para *D. seguine* y si la producción de infrutescencias es usado como indicador de desempeño, no habría razones para pensar que tamaños de fragmentos mayores a 37 ha afectarían a esta especie. Todo esto indica que para organismos con requerimientos de hábitat mayores, como por ejemplo árboles tropicales, los tamaños de reserva que deberían conservarse para mantener las características del hábitat que permitan la persistencia de sus poblaciones son mucho mayores.

Además, es fundamental conservar características del hábitat que aseguren la persistencia de las poblaciones, como la calidad, el ambiente abiótico y las interacciones con dispersores y polinizadores (Lord & Norton 1990, Fahrig & Merriam 1994, Farigh 2001, Templeton et al. 2001, Thomas et al. 2001). Si se presentaran efectos más drásticos sobre los organismos que interactúan con *D. seguine*, esto afectaría directamente los procesos

evolutivos en estas poblaciones, ya que si el flujo génico disminuye los efectos negativos de la deriva génica y la endogamia serían mayores. Por esta razón, es importante investigar sobre el movimiento de los polinizadores y dispersores, la fuente de los propágulos dispersados y los eventos de colonización a través del paisaje para poder establecer los umbrales críticos, en los que se mantiene la estabilidad de las poblaciones de esta especie (Farigh 2001), investigando estos aspectos en fragmentos entre 37 y 3 ha.

Las evaluaciones de las respuestas de las poblaciones a largo plazo son más confiables que una evaluación a corto plazo como la realizada en este estudio, pero dada la edad de los fragmentos (máximo 20 años), sólo se pudieron notar efectos sutiles de los procesos que probablemente han sido intensificados por la reducción del hábitat o están asociados a ella, en la estructura de las poblaciones. Sin embargo, esperar a que se genere la información adecuada sobre dispersión, dinámica y viabilidad de las especies podría tener un resultado negativo, pues la mayoría de los fragmentos de hábitat remanentes probablemente habrán desaparecido en pocos años si las tasas de deforestación actuales se mantienen (Shafer 1995). En particular, los bosques tropicales se encuentran representados en su mayoría por remanentes, y éstos constituyen la única posibilidad para conservar estos ecosistemas (Shafer 1995, Myers 1997). Sin embargo, las reservas pequeñas aunque presentan muchas limitantes, constituyen reservorios de diversidad biológica y fuentes de propágulos que posteriormente pueden usarse en la restauración de algunas áreas (Kattan 1994, Dirzo et al. 1997, Nason et al. 1997).

Como *D. seguine* es una especie capaz de amortiguar los efectos de la fragmentación del hábitat a mediana escala, por lo menos a corto plazo, puede considerarse que el establecimiento del umbral crítico para su estabilidad a nivel poblacional es relevante en la planeación de las estrategias de conservación, no sólo de *D. seguine* sino también de otras especies de sotobosque o con características reproductivas similares. Además, los resultados encontrados en *D. seguine*, pueden usarse como base para determinar, en organismos con historia de vida contrastantes, características que los hagan susceptibles a la fragmentación (p.e. plantas con bajas densidades, alta especialización en el hábitat o diferente grado de especialización en la polinización) (Young et al. 1996; Nason et al.

1997). Sin embargo, de acuerdo a Monkkonen & Reunanen (1999), no es posible hacer generalizaciones entre biomas, paisajes, ni historias de vida.

Perspectivas

Las investigaciones futuras sobre conservación de poblaciones en paisajes fragmentados deben incorporar los efectos de la perturbación en la dispersión y evaluar el comportamiento de los polinizadores en respuesta a la densidad de plantas reproductivas y su impacto en el éxito reproductivo de las poblaciones, es decir, evaluar el impacto de la fragmentación en las interacciones, sobre todo aquellas que determinan en gran parte la persistencia de las poblaciones. Realizar cruzas controladas que permitan determinar características del sistema de apareamiento, como las tasas de autopolinización y entrecruzamiento y si éstas varían en función del tamaño del fragmento, ya que esto tendría consecuencias sobre la cantidad y distribución de la variación genética (A. Aguirre, com. pers.). Realizar análisis de paternidad, para determinar si hay un efecto de la reducción del hábitat sobre la varianza en el éxito reproductivo masculino. Además de analizar las consecuencias genéticas y ecológicas de la fragmentación, es necesario llevar a cabo estudios experimentales que permitan determinar cómo se ve afectada la adaptación local de las poblaciones.

Otros aspectos importantes a evaluar de manera particular sobre la biología de *D. seguine* son: determinar si existe asociación entre la dinámica de las poblaciones con la disponibilidad de luz, a través de evaluaciones de establecimiento de plántulas y reproducción en claros de diferente edad dentro de la selva y evaluar las tasas de germinación y establecimiento en cada población, para determinar posibles efectos de depresión por endogamia.

CONCLUSIONES GENERALES

1-Las poblaciones de los fragmentos no mostraron diferencias significativas respecto a las poblaciones de selva continua en el nivel de variación y estructura genética. El nivel de variación y diferenciación genética es alto, comparado con otras especies de amplia distribución, perennes, y con sistema de apareamiento mixto.

2-El reducido flujo génico entre poblaciones y los tamaños efectivos de vecindario genético pequeños sugieren que las poblaciones de *D. seguine* constituyen unidades demográficas que son propensas a la deriva génica y a la endogamia, aún dentro de la selva.

3-La tasa de crecimiento poblacional y las elasticidades por proceso demográfico no mostraron variación significativa entre grupos de poblaciones (selva vs. fragmentos), aunque las tasas de crecimiento poblacional muestran una ligera tendencia a disminuir en las poblaciones de selva continua.

4-La dinámica demográfica de las poblaciones de *D. seguine*, probablemente asociada a la formación de claros (por ejemplo, eventos de colonización ó efectos fundadores), en conjunto con el reducido flujo génico y el sistema de apareamiento, determinan su estructura genética: alto nivel de variación genética al interior de las poblaciones y alta diferenciación genética entre poblaciones. Es probable que estas poblaciones sufran eventos de extinción y colonización determinados por un decaimiento en la tasa de crecimiento poblacional cuando el dosel se cierra completamente.

5-En *D. seguine* se ha producido una reducción en la riqueza genotípica y en el éxito reproductivo (fruit-set) asociada a las poblaciones de fragmentos remanentes de selva. Además, el establecimiento de plántulas producidas vegetativamente ha sido favorecido en los fragmentos, respecto a las producidas vía semilla. Estos aspectos podrían estar íntimamente ligados y explicar la reducción en diversidad genotípica, ya que podrían ser consecuencia directa o indirecta de los cambios en densidad y movilidad de los polinizadores producidos por la fragmentación.

6- Los resultados obtenidos para *D. seguine* indican que es prioritario conservar muchas poblaciones y en fragmentos grandes (>37 ha), para mantener poblaciones con dinámicas similares a las de las poblaciones de selva continua (si la producción de infrutescencias es usado como indicador de desempeño). Conservar muchas poblaciones es importante, debido a que el 'pool' de genotipos y la diversidad genética están repartidos en todas las poblaciones. Si se asume que los niveles de endogamia y deriva génica los eventos de deforestación continúan reduciendo el tamaño de las poblaciones, la intensificación de la deriva génica y la endogamia podrían tener efecto negativo en la persistencia de las poblaciones a largo plazo.

Todo esto indica que para organismos con requerimientos de hábitat mayores, como por ejemplo árboles tropicales, los tamaños de reserva que deberían conservarse para mantener las características del hábitat que permitan la persistencia de sus poblaciones son mucho mayores.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre-Planter, E. Fournier, G.R. & Eguiarte, L. 2000. Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from Southern México and Guatemala. *American Journal of Botany* 87(3): 362-371.
- Abrahamson, W.G. 1980. Demography and vegetative reproduction. En: *Demography and evolution in plant populations*. Botanical Monographs. Volume 15. Solbrig, O.T. (ed). Pág.: 89-106. University of California Press.
- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75(2): 330-351.
- Aldrich, P.R., Hamrick, J.L., Chavarriaga, P. & Kochert, G. 1998. Microsatellite analysis of demographic structure in fragmented populations of the tropical tree *Symphonia globulifera*. *Molecular ecology* 7: 933-944.
- Álvarez-Buylla, E.R. & Slatkin, M. 1991. Finding confidence limits on population growth rates. *Trends in Ecology and Evolution* 6(7): 221-224.
- Álvarez-Buylla, E.R. & Slatkin, M. 1994. Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. *Ecology* 75(1): 255-260.
- Álvarez-Buylla, E.R., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C. & Martínez-Ramos, M. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 387-421.
- Amos, W. 1999. Two problems with the measurement of genetic diversity and genetic distance. En: *Genetics and extinction of species. DNA and the conservation of biodiversity*. Pág. 75-100. Landweber, L.F. & Dobson, A. P. (eds). Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Barkham, J.P. 1980. Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*). I. Clonal growth, seed reproduction, mortality and the effects of the density.
- Barkham, J.P. 1992. Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*). IV. Clumps and gaps. *Journal of Ecology* 80:797-808.
- Bates, J.M. 2000. Allozymic genetic structure and natural habitat fragmentation: data for five species of Amazonian birds. *The Condor* 102: 770-783.
- Benitez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12 (2): 380-389.
- Bierregaard, R.O., Lovejoy, T.E., Kapos, V., dos Santos, A.A. & Hutchings, R.W. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *Bioscience* 42: 859-866.
- Bierzuchudek, P. 1982. The demography of Jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs* 52(4): 335-351.
- Boles, R.L., Lovett-Doust, J. & Lovett-Doust, L. 1999. Population genetic structure in green dragon (*Arisaema dracontium*, Araceae). *Canadian Journal of Botany* 77: 1401-1410.

- Boutin, C. & Harper, J.L. 1991. A comparative study of the population dynamics of five species of *Veronica* in natural habitats. *Journal of Ecology* 79: 199-221.
- Bowers, M.A. & Dooley, J.L. 1999. A controlled, hierarchical study of habitat fragmentation: responses at the individual, patch and landscape scale. *Landscape Ecology* 14: 381-389.
- Cabe, P.R. & Alstad, D.N. 1994. Interpreting population differentiation in terms of drift and selection. *Evolutionary Ecology* 8: 489-492.
- Calvo, R.N. & Horvitz, C.C. 1990. Pollinator limitation, cost of reproduction, and fitness in plants: a transition-matrix demographic approach. *American Naturalist* 136: 499-516.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland. MA.
- Caswell, H., Nisbet, R.M., de Roos, A.M. & Tuljapurkar, S. 1997. structured-population models: many methods, a few basic concepts. En: *Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. Pág. 3-14. Tuljapurkar, S. & Caswell, H. (eds). Chapman & Hall.
- Chambers, J.Q., van Eldik, T., Southon, J. & Giguchi, N. 2001. The age structure in tropical forests of Central Amazonia. En: *Lessons from Amazonia. The ecology and conservation of a fragmented forest*. Bierregaard, R.O., Gascon, C., Lovejoy, T.E. & Mesquita, R.C.G. (eds). Pág.68-78. Yale University Press.
- Charlesworth, B. 1980. *Evolution in age-structured populations*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Cheliak, W.M. & Pitel, J.A. 1984. Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from forest tree species. Information Report PI-X-42. Petawawa National Forest Institute.
- Ceplitis, A. 2001. The importance of sexual and asexual reproduction in the recent evolution of *Allium vineale*. *Evolution* 55(8): 1581-1591.
- Costin, B.J., Morgan, J.W. & Young, A.G. 2001. Reproductive success does not decline in fragmented populations of *Leuchochrysum albicans* subsp. *albicans* var. *tricolor* (Asteraceae). *Biological Conservation* 98: 273-284.
- Crandall, K.A. Bininda-Emonds, O.R.P., Mace, G.M. & Wayne, R. K. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15(7): 290-295.
- Crawford, T.J. 1984. What is a population?. En: *Evolutionary biology*. Pág. 135-175. Shorrocks, B. (ed). Blackwell Sci. Publ. Oxford, U.K.
- Crow, J.F. y K. Aoki. 1984. Group selection for a polygenic behavioral trait: estimating the degree of population subdivision. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 81: 6073-6077.
- Debinski, D.M. & Holt, R.D. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14(2): 342-355.
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendal, J. & Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth. *Ecology* 67(5): 1427-1431.

- Didham, R.K., Ghazoul, J., Stork, N.E. & Davis, A.J. 1996. Insects in fragmented forest: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11(6): 255-260.
- Didham, R.K., Hammond, P.M., Lawton, J.H., Eggleton, P. & Stork, N.E. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs* 68(3): 295-323.
- Dirzo, R., González-Soriano, E. & Vogt, R.C. 1997. Introducción general. En : *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Dirzo, R. González Soriano, E. & Vogt, R.C. (eds). Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Dolan, R.W. 1994. Patterns of isozyme variation in relation to population size, isolation, and phylogeographic history in Royal catchfly (*Silene regia*; Caryophyllaceae). *American journal of Botany* 81(8): 965-972.
- Dooley, J.L. & Bowers, M.A. 1998. demographic responses to habitat fragmentation: experimental tests at the landscape and patch scale. *Ecology* 79(3): 969-980.
- Eguiarte, L.E., Pérez-Naser, N. & Piñero, D. 1992. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocarium mexicanum* (tropical palm): Implications for evolution and conservation. *Heredity* 69: 217-228.
- Eguiarte, L.E., Búrquez, A., Rodríguez, J., Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J. & Piñero, D. 1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocarium mexicanum*. *Evolution* 47(1): 75-87.
- Ellstrand, N.C. 1992. Gene flow by pollen: implications for plant conservation genetics. *Oikos* 63: 77-86.
- Ellstrand, N.C. & Elam, D.R. 1993. Population genetic consequences of small population size. Implications for plant conservation. *Annual review of Ecology and Systematics* 24: 217-42.
- Eriksson, O. 1997. Clonal life histories and the evolution of seed recruitment. En: *The ecology and evolution of clonal plants*, de Kroon, H. & van Groenendael, J. (eds). Pág. 211-226. Backhuys Publishers, Leiden.
- Fahrig, L. & Merriam, G. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology* 66(6): 1762-1768.
- Fahrig, L. & Merriam, G. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation biology* 8(1): 50-59.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* 100: 65-74.
- Falconer, D.S. & Mackay, T.F.C. 1989. *Introduction to quantitative genetics*. Fourth ed. Longman. Malaysia.
- Ferreira, L.V. & Laurance, W.F. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. *Conservation Biology* 11(3): 797-801.

- Flores-Martínez, A. 1994. Papel de *Mimosa luisiana* en la estructura de la comunidad y su relación con *Neobuxbaumia tetetzo* en el valle de Zapotitlan de Las Salinas, Puebla. Disertación. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México.
- Foré, S.A., Hickey, R.I., Vankat, J.L., Guttman, S.I., Shafer, R.L. 1992. Genetic structure after forest fragmentation: a landscape ecology perspective on *Acer saccharum*. *Canadian Journal of Botany* 70: 1659-1668.
- Foré, S.A. & Guttman, S. 1999. Genetic structure of *Helianthus occidentalis* (Asteraceae) in a preserve with fragmented habitat. *American Journal of Botany* 86(7): 988-995.
- Futuyma, D.J. 1998. *Evolutionary biology*. Tercera edición. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Gibbs, J.P. 2001. Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild. *Biological Conservation* 100: 15-20.
- Goldberg, D.E. & Turner, R.M. 1986. Vegetation change and plant demography in permanent plots in the Sonoran Desert. *Ecology* 67(3): 695-712.
- Golden, D.M. & Crist, T.O. 2000. Experimental effects of habitat fragmentation onrove beetles and ants: patch area or edge? *Oikos* 90: 525-538.
- Goodell, K., Elam, D.R., Nason, J.D. & Ellstrand, N.C. 1997. Gene flow among small populations of a self-incompatible plant: an interaction between demography and genetics. *American Journal of Botany* 84 (10): 1362-1371.
- González-Astorga, J. & Núñez-Farfán, J. 2001. Effect of habitat fragmentation on the genetic structure of the narrow endemic *Brongnartia vasquezii*. *Evolutionary Ecology Research* 3: 1-12.
- Gotelli, N.J. 1991. Demographic models for *Leptogorgia virgulata*, a shallow-water gorgonian. *Ecology* 72(2): 457-467.
- Goulson, D. 2000. Why do pollinators visit proportionally fewer flowers in large patches? *Oikos* 91: 485-492.
- Groom, M.J. 2001. Consequences of subpopulation isolation for pollination, herbivory, and population growth in *Clarkia concinna concinna* (Onagraceae). *Biological Conservation* 100: 55-63.
- Guevara, S., Laborde, J. Liesenfeld, D. & Barrera O. 1997. Potrerros y ganadería. En : *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Dirzo, R. González Soriano, E. & Vogt, R.C. (eds). Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Haldane, J.B.S. 1924. A mathematical theory of natural and artificial selection. Part II. *Transactions of the Cambridge Philosophical Society* 23: 158-163.
- Hall, P., Walker, S. & Bawa, K. 1996. Effects of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Pithecellobium elegans*. *Conservation Biology* 10(3): 757-768.

- Hamrick, J.L. & Godt, M.J.W. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 351: 1291-1298.
- Hamrick, J.L. & Godt, M.J.W. 1996a. Conservation genetics of endemic plant species. En: *Conservation genetics. Case histories from nature*. Avise, J.C. & Hamrick, J.L. (eds). Pág. 281-303. Chapman & Hall.
- Handel, S.N. 1985. The intrusion of clonal growth patterns on plant breeding systems. *American Naturalist* 125(3): 367-384.
- Hanski, I. & Ovaskainen, O. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* 404: 755-758.
- Hara, T. & Wakahara, M. 1994. Variation in individual growth and the population structure of a woodland perennial herb, *Paris tetraphylla*. *Journal of Ecology* 82: 3-12.
- Hartl, D.L. and Clark, A.G. 1989. Principles of population genetics. Second edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Hedrick, P.W. 1983. *Genetics of Populations*. Science Books International, Boston, MA.
- Hollingsworth, P.M. & Dickson, J.H. 1997. Genetic variation in rural and urban populations of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. (Orchidaceae) in Britain. *Botanical Journal of the Linnean Society* 123: 321-331.
- Husband, B.C. and Barrett, S.C.H. 1992. Effective population size and genetic drift in tristylous *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae). *Evolution* 46(6): 1875-1890.
- Henny, R.J. & Rasmussen, E.M. 1980. Producing *Dieffenbachia* from seed. *Aroideana* 3: 3.
- Horvitz, C. & Schemske, D. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65(2): 155-192.
- Huenneke, L.F. & Marks, P.L. 1987. Stem dynamics of the shrub *Alnus incana* ssp *rugosa*: Transition matrix models. *Ecology* 68(5): 1234-1242.
- Hughes, J.B., Daily, G.C. & Ehrlich, P.R. 1997. Population diversity: its extent and extinction. *Science* 278: 689-692.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., Dirzo, R. & Núñez-Farfán, J. 1997. La vegetación. En: *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Dirzo, R. Gonzáles Soriano, E. & Vogt, R.C. (eds). Pág. 61-85. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Jules, E.S. 1998. Habitat fragmentation and demographic change for a common plant: *Trillium* in old-growth forest. *Ecology* 79(5): 1645-1656.
- Kalish, S. & McPeck, M.A. 1992. Demography of an age-structured annual: resampled projection matrices, elasticity analysis, and seed banks effects. *Ecology* 73(3): 1082-1093.

- Kattan, G.H., Alvarez-López, H. & Giraldo, M. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* 8(1): 138-146.
- Kattan, G.H. & Alvarez-López, H. 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombian Andes. En: *Forest patches in tropical landscape*. Shelhas, J. & Greenberg, R. (eds). Pág. 3-18. Island Press, USA.
- Kattan, G.H. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. En: *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Pág. 561-590. Guariguata, M. & Kattan, G.H. (eds). Cartago. Libro Universitario Regional.
- Kimura, M. & Crow, J.F. 1963. The measurement of effective population number. *Evolution* 17(3): 279-288.
- Kimura, M. & Maruyama, T. 1971. Patterns of neutral polymorphism in a geographically structured population. *Genetical Resources* 18: 125-131.
- Klein, B.C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70(6): 1715-1725.
- Knutsen, H., Rukke, B.A., Jorde, P.E. & Ims, R.A. 2000. Genetic differentiation among populations of the beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera: Tenebrionidae) in a fragmented and continuous landscape. *Heredity* 84: 667-676.
- Kress, W.J. & Beach, J.H. 1994. Flowering plant reproductive systems. En: *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rainforest*. McDade, L.A., Bawa, K.S., Hespeneheide, H.A. & Hartshorn, G.S. (eds). The University of Chicago Press, Chicago.
- Kruess, A. & Tsharnitke, T. 2000. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* 122: 129-137.
- Lande, R. 1988. Demographic models on the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia* 75: 601-607.
- Lande, R. 1998. Anthropogenic, ecological and genetic factors in extinction and conservation. *Research on Population Ecology* 40(3): 259-269.
- Lande, R. 1999. Extinction risks from anthropogenic, ecological and genetic factors. En: *Genetics and extinction of species. DNA and the conservation of biodiversity*. Pág. 1-21. Landweber, L.F. & Dobson, A. P. (eds). Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Laurance, W.F., Ferreira, L.V., Rankin-de Merona, J.M., Laurance, S.G., Hutchings, R.W. & Lovejoy, T.E. 1997. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* 12(2): 460-464.
- Laurance, W.F., Ferreira, L.V., Rankin-de Merona, J.M., Laurance, S.G., Hutchings, R.W. & Lovejoy, T.E. 1997. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* 12(2): 460-464.
- Laurance, W.F., Ferreira, L.V., Rankin-de Merona, J.M. & Laurance, S.G. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79(6): 2032-2040.

- Laurance, W.F., Cochrane, M.A., Bergen, S. Fearnside, P.M. et al. 2001. The future of the Brazilian Amazon. *Science* 291: 438-439.
- Ledig, F.T. 1992. Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems. *Oikos* 63: 87-108.
- Lefkovich, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-8.
- Linhart, T.Y. & Grant, M.C. 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 237-277.
- Lloyd, D.G. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self fertilization. *International Journal of Plant Science* 153(3): 370-380.
- Lloyd, D.G & Schoen, D. J. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *International Journal of Plant Science* 153(3): 358-369.
- Lokker, C., Susko, D., Lovett-Doust, L. & Lovett-Doust, J. 1994. Population genetic structure of *Vallisneria Americana*, a dioecious clonal macrophyte. *American Journal of Botany* 81(8). 1004-1012.
- Lord, J.M. & Norton, D.A. 1990. Scale and spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology* 4(2): 197-202.
- Loveless, M.D. & Hamrick, J.L. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 65-95.
- Lovett-Doust, J. 1989. Plant reproductive strategies and resource allocation. *Trends in Ecology and Evolution* 4(8):230-233.
- Mahan, C.G. & Yahner, R.H. 1998. Lack of population response by Eastern chipmunks (*Tamias striatus*) to forest fragmentation. *American Midland Naturalist* 140: 382-386.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Méndez, I. & Golubov, J. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan desert. *Journal of Ecology* 86: 911-921.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J. & Flores-Martinez, A. 2001. Integration of demographic annual viability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82(2): 344-359.
- Martínez-Ramos, M.; Álvarez-Buylla, E., Sarhukán, J., Piñero, D. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76:700-716.
- Matsumura, C. & Washitani, I. 2000. Effects of population size and pollinator limitation on seed-set of *Primula sieboldii* populations in a fragmented landscape. *Ecological Research* 15: 307-322.
- Mayes, S.G., McGingley, M.A. & Werth, C.R. 1998. Clonal population structure and genetic variation in sand-shinnery oak, *Quercus havardii* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 85(11): 1609-1617.

- Mayo, S.J., Bogner, J. & Boyce, P.C. (eds). 1997. The genera of Araceae. Continental Printing, Belgium.
- McIntyre, N.E. & Wiens, J.A. 1999. How does habitat patch size affect animal movement? An experiment with darkling beetles. *Ecology* 80(7): 2261-2270.
- McLellan, A.J., Prati, D., Kaltz, O. & Schmid, B. 1997. Structure and analysis of phenotypic and genetic variation in clonal plants. En: The ecology and evolution of clonal plants. de Kroon, H. & van Groenendael, J. (eds). Pág. 185-210. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Meffe, G.K. & Carroll, R.C. 1997. What is conservation biology? En: Principles of conservation biology. Meffe, G.K. & Carroll, R.C. (eds) Second edition. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, MA.
- Menges, E.S. 1991. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conservation Biology* 5(2):
- Menges, E.S. & Dolan, R.W. 1998. Demographic viability of populations of *Silene regia* in Midwestern prairies: relationships with fire management, genetic variation, geographic location, population size and isolation. *Journal of Ecology* 86: 63-78.
- Mesquita, R.C.G., Delamonica, P & Laurance, W.F. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91: 129-134.
- Metzger, J.P. 2000. Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecological Applications* 10(4): 1147-1161.
- Miller, M.P. 1997. Tools for population genetic analysis (TFPGA) 1.3: Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Software distributed by author.
- Mitton, J.B. & Grant, M.C. 1984. Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 479-499.
- Moloney, K.A. 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia* 69: 176-180.
- Moloney, K.A. 1988. Fine-scale spatial and temporal variation in the demography of a perennial bunchgrass. *Ecology* 69(5): 1588-1598.
- Monkkonen, M. & Reunanen, P. 1999. On the critical thresholds in landscape connectivity: a management perspective. *Oikos* 84(2): 302-305.
- Myers, N. 1997. Global biodiversity II: Losses and treats. En: Principles of conservation biology. Segunda edición. Meffe, G.F. & Carroll, C.R. and contributors (eds). Pág. 123-158. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. En: Forest patches in tropical landscape. Shelhas, J. & Greenberg, R. (eds). Pág. 19-36. Island Press, USA.

- Nason, J.D., Aldrich, P.R. & Hamrick, J.L. 1997. Dispersal and the dynamics of the genetic structure in fragmented tropical tree populations. En: Tropical forest remnants. Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O. (eds). Pág. 304-320. The University of Chicago Press.
- Nault, A. & Gagnon, D. 1993. Ramet demography of *Allium tricoccum*, a spring ephemeral, perennial forest herb. *Journal of Ecology* 81: 101-119.
- Neel, M.C. & Ellstrand, N.C. 2001. Patterns of allozyme diversity in the threatened plant *Erigeron parishii* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 88(5): 810-818.
- Newell, S.J., Solbrig, O.T. & Kincaid, D.T. 1981. Studies on the population biology of the genus *Viola*. III. The demography of *Viola blanda* and *Viola pallens*. *Journal of Ecology* 69: 997-1016.
- Noss, R.F. & Csuti, B. 1997. Habitat fragmentation. En: Principles of conservation biology. Segunda edición. Meffe, G.F. & Carroll, C.R. and contributors (eds). Pág. 269-304. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Nunney, L. 1999. The effective size of a hierarchically structured population. *Evolution* 53(1): 1-10.
- Núñez-Farfán, J. & Dirzo, R. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. *Oikos* 51. 274-284.
- Olesen, J.M. & Jain, S.K. 1994. Fragmented plant populations and their lost interactions. En: Conservation genetics. Loeschke, V., Tomiuk, J. & Jain, K. (eds). Pág. 417-426. Birkhauser Verlag. Basel. Switzerland.
- Oostermeijer, J.G.B., van Eijck, M.W. & dens Nijs, J.C.M. 1994. Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). *Oecologia* 97: 289-296.
- Oostermeijer, J.G.B., van Eijck, M.W., van Leeuwen, N.C. & dens Nijs, J.C.M. 1996. Analysis of the relationship between allozyme heterozygosity in fitness in the rare *Gentiana pneumonanthe* L. *Journal of Evolutionary Biology* 8: 739-759.
- Pappert, R.A., Hamrick, J.L. & Donovan, L.A. 2000. Genetic variation in *Pueraria lobata* (Fabaceae), an introduced, clonal, invasive plant of the southeastern United States. *American Journal of Botany* 87(9): 1240-1245.
- Parra-Tabla, V., Vargas, C.F., Magaña-Rueda, S. & Navarro, J. 2000. Female and male pollination success of *Oncidium ascendens* Lindley (Orchidaceae) in two contrasting habitat patches. *Biological Conservation* 94: 335-340.
- Phillips, O.L. 1997. The changing ecology of tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 6: 291-311.
- Pleasants, J.M. & Wendel, J.F. 1989. Genetic diversity in a clonal narrow endemic, *Erytronium propullans*, and in its widespread progenitor, *E. albidum*. *American Journal of Botany* 76: 1136-1151.
- Pitelka, L.F., Hansen, S.B. & Ashmun, J.W. 1985. Population biology of *Clintonia borealis*. I. Ramet and patch dynamics. *Journal of Ecology* 73: 169-183.

- Prober, S.M. & Brown, A.H.D. 1994. Conservation of the grassy white box woodlands: Population genetics and fragmentation of *Eucalyptus albens*. *Conservation Biology* 8(4): 1003-1013.
- Raijman, L.E.L., van Leeuwen, N.C., Kersten, R., Oostermeijer, J.G.B., den Nijs, H.C.M. & Menken, S.B.J. 1994. Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe* L. *Conservation Biology* 8(4): 1014-1026.
- Real, L. 1994. Introduction: Current directions in ecological genetics. En: *Ecological genetics*. Pág. vii-ix. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Ricketts, T.H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist* 158: 87-99.
- Rolstad, J. 1991. Consequences of forest fragmentation for the dynamics of bird populations: conceptual issues and the evidence. En: *Metapopulation dynamics: Empirical and theoretical investigations*. Pág. 149-163. Gilpin, M. & Hanski, I. (eds). The Linnean Society of London. Academic Press. Harcourt Brace Jovanovich Publishers.
- Rosquist, G. & Prentice, H.C. 2000. Habitat fragmentation and the structure of genetic diversity within disjunct isolates of *Anthericum racemosum* L. (Anthericaceae) in Scandinavia.
- SAS Institute. 1995. *JMP. Statistics and Graphics Guide*, Version 3.1. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. En: *Tropical trees as living ecosystems*. Whitmore (ed). Cambridge University.
- Sarukhán, J.A. & Dirzo, R. 2001. Biodiversity-rich countries. En: *Encyclopedia of Biodiversity*. Volume I, A-C. Pág. 419. Levin, S.A. (ed). Academic Press.
- Saunders, D.A., Hobbs, R. J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5(1): 18-32.
- Scariot, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology* 87: 66-76.
- Schmidt, K. & Jensen, K. 2000. Genetic structure and AFLP variation of remnant populations in the rare plant *Pedicularis palustris* (Scrophulariaceae) and its relation to population size and reproductive components. *American Journal of Botany* 87(5): 678-689.
- Schoen, D.J. & Lloyd, D.G.: 1992. Self and cross-fertilization in plants. III. Methods for studying modes and functional aspects of self-fertilization. *International Journal of Plant Science* 153(3): 381-393.
- Shafer, C.L. 1995. Values and shortcomings of small reserves. *Bioscience* 45(2): 80-88.
- Shapcot, A. 1998. The patterns of genetic diversity in *Carpentaria acuminata* (Arecaceae), and rainforest history in northern Australia. *Molecular Ecology* 7: 833-847.
- Shelhas, J. & Greenberg, R. (eds) 1996. *Forest patches in tropical landscape*. Island Press, USA.

- Silva, J.F., Raventos, J. & Caswell, H. 1990. Fire and fire exclusion effects on the growth and survival of two savanna grasses. *Acta Oecologica* 11(6): 783-800.
- Silvertown, J. & Franco, M. 1993. Plant demography and habitat: a comparative approach. *Plant Species Biology* 8: 67-73.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. & Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography – relative importance of life cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Sizer, N. & Tanner, E.V.J. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biological Conservation* 91:135-142.
- Slatkin, M. 1985. Gene flow in natural populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 393-430.
- Slatkin, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236:787-792.
- Slatkin, M. & Barton, N.H. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* 43(7): 1349-1368.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non equilibrium populations. *Evolution* 47(1): 264-279.
- Slatkin, M. 1994. Gene flow and population structure. In: Real, L.A.(Ed). *Ecological genetics*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. pp 3-17.
- Schmidt, K. & Jensen, K. 2000. Genetic structure and AFLP variation of remnant populations in the rare plant *Pedicularis palustris* (Scrophulariaceae) and its relation to population size and reproductive components. *American Journal of Botany* 87(5): 678-689.
- Smith 1987. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída de árboles. *Revista de Biología Tropical (suppl)* 35: 111-118.
- Soltis, D.E. & P.S. Soltis (eds). 1989. *Isozymes in plant biology*. Dioscorides Press, Portland, OR.
- Soto, M. & Gama, L. 1997. Climas. En : *Historia Natural de Los Tuxtles*. Dirzo, R. González Soriano, E. & Vogt, R.C. (eds). Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Steffan-Dewender, I. & Tschardtke, T. 2002. Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands—a mini review. *Biological Conservation* 104: 275-284.
- Stubber, C.W., Wendel, J.F., Goodman and Smith, J.S. 1988. Techniques and scoring procedures for starch gel electrophoresis of enzymes from maize. (*Zea mays* L.) Technical bulletin 286. North Carolina Agricultural Service. N.C. State University. Raleigh N.C.
- Templeton, A., Shaw, K., Routman, E. & Davis, S.K. 1990. The genetic consequences of habitat fragmentation. *Annual of the Missouri Botanical Garden* 77: 13-27.

- Templeton, A.R., Robertson, R.J., Brisson, J. & Strasburg, J. 2001. Disrupting evolutionary processes: The effect of habitat fragmentation on collared lizards in the Missouri Ozarks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98(10): 5426-5432.
- Terborg, J. & Winter, B. 1980. Some causes of extinction. En: *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Soulé, M. & Wilcox, B.A. (eds) Pág. 119-134. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Thomas, J.A., Bourn, N.A.D., Clarke, K.E., Stewart, D.J., Simcox G.S., Pearman, R. & Goodger, B. 2001. The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proceedings of the royal Society of London* 268: 1791-1796.
- Tomiuk, J. & Workmann, K. 1988. The significance of sexual reproduction on the genetic structure of populations. In: *Population genetics and evolution*, Gerdina de Jong Ed. Springer-Verlag. Berlin.
- Turner, I.M. & Corlett, T. 1996. The conservation of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trend in Ecology and Evolution* 11(8): 330-333.
- Valverde, T. & Silvertown, J. 1997. A metapopulation model for *Primula vulgaris*, a temperate forest understory herb. *Journal of Ecology* 85: 193-210.
- Valverde, T. & Silvertown, J. 1998. Variation in the demography of a woodland understory herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86: 545-562.
- van Treuren, R., Bijlsma, R., van Delden, W. & Ougborg, N.J. 1991. The significance of genetic erosion in the process of extinction. I. Genetic differentiation in *Salvia pratensis* and *Scabiosa columbaria* in relation to population size. *Heredity* 66: 181-189.
- Vida, G. 1994. Global issues of genetic diversity. En: *Conservation genetics*. Loeschke, V., Tomiuk, J. & Jain, K. (eds). Pág. 9-19.
- Weir, B.S. 1990. *Genetical Analysis*. Sinauer, Ass., Sunderland, MA.
- Weir, B.S. and Cockerham, C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38(6): 1358-1370.
- White, G.M., Boshier, D.H. & Powell, W. 1999. Genetic variation within a fragmented population of *Swetenia humilis* Zucc. *Molecular Ecology* 8: 1899-1909.
- Wilcox, B.A. 1980. Insular ecology and conservation. En: *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Soulé, M. & Wilcox, B.A. (eds) Pág. 95-118. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Wilcox, B.A. & Murphy, D.D. 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *American Naturalist* 125: 879-887.
- With, K.A. & Crist, T.O. 1995. Critical thresholds in species responses to landscape structure. *Ecology* 76(8): 2446-2459.

- Whitmore, T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. En: Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. Pág. 3-12. Laurance, W.F. & Bierregaard (eds). The University of Chicago Press, USA.
- Wolff, J.O., Schauber, E.M. & Edge, W.D. 1997. Effects of habitat loss and fragmentation on the behavior and demography of gray-tailed voles. *Conservation Biology* 11(4): 945-956.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16(2): 97-159.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 23: 114-138.
- Wright, S. 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics* 31: 39-59.
- Wright, S. 1948. On the roles of directed and random changes in gene frequency in the genetics of populations. *Evolution* 2(4): 279-294.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* 15: 97-159.
- Young, A., Boyle, T. & Brown, T. 1996. the population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11(10): 413-419.
- Young, H.J. 1988. Neighborhood size in a beetle pollinated tropical aroid: effects of low density and asynchronous flowering. *Oecologia* 76: 461-466.
- Young, H.J. 1988. Differential importance of beetle species pollinating *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *Ecology* 69 (3): 832-844.
- Young, H.J. 1990. Pollination and reproductive biology of an understory neotropical aroid. En: Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the biosphere series. Volume 7. Bawa, K.S. & Hadley, M. (eds). Pág. 151-164. UNESCO.