

Informe final* del Proyecto B024
Investigaciones sobre recursos no maderables de México: biología evolutiva y conservación de plantas del género *Chamaedorea*

Responsable: Dr. Miguel Martínez Ramos
Institución: Universidad Nacional Autónoma de México
Centro de Investigaciones en Ecosistemas
Dirección: Apartado Postal 70-275, Copilco-Universidad, México, DF, 04510 ,
México
Correo electrónico: mmartine@oikos.unam.mx
Teléfono/Fax: Tel: 01 (443) 322 2706, (55) 562 32706 Fax: (443) 322 2719, (55)562
32719
Fecha de inicio: Noviembre 30, 1994
Fecha de término: Junio 3, 1999
Principales resultados: Base de datos, Informe final
Forma de citar el informe final y otros resultados:** Martínez Ramos, M. y A. K. Oyama Nakagawa. 1997. Investigaciones sobre recursos no maderables de México: biología evolutiva y conservación de plantas del género *Chamaedorea*. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. **Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. B024.** México, D.F.

Resumen:

El presente proyecto tiene como objetivo central el aportar conocimientos biológicos detallados sobre las especies que conforman el género *Chamaedorea* en su ámbito de distribución geográfica en México. Inicialmente, se pretende generar una base de datos con base en la literatura disponible y con la información almacenada en herbarios tanto nacionales como extranjeros. Con esto se pretende detectar, en términos generales, los patrones de distribución geográfica para determinar zonas de mayor diversidad, distribución de especies endémicas, de especies amenazadas o en peligro de extinción. Dentro de esta primera etapa, se pretende explorar con una mayor intensidad la región de la costa del Golfo de México particularmente los estados de Tamaulipas, Veracruz y Tabasco ya que se conoce de la gran diversidad de especies presente en esta zona (e.g. Aguilar-Amar 1986; Hodel 1992). es importante resaltar que estas herramientas se dirigirán principalmente a fomentar el manejo racional de las poblaciones de camedoreas bajo condiciones semi-naturales. pensamos que acciones de este tipo son importantes para fomentar la conservación de la notable biodiversidad presente en los bosques húmedos tropicales. En particular, con este proyecto queremos contestar preguntas tales como las siguientes: i) cuál es la abundancia (densidad poblacional) de las especies a lo largo de su distribución en México, ii) cuál es el grado de diferenciación ecológica y genética de las poblaciones de las diferentes especies a lo largo de su distribución geográfica, iii) cuál es el origen e historia biogeográfica del género, iv) cuál es el ámbito de variación de la dinámica poblacional de una especie a lo largo de su distribución geográfica y cuáles son los atributos demográficos más sensibles para tal dinámica, v) qué estrategia de cosecha de recursos aportados por las poblaciones naturales permite optimizar las ganancias económicas al mismo tiempo que permite la persistencia de las poblaciones manejadas.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

**PROYECTO B024
CONABIO**

INVESTIGACIONES SOBRE RECURSOS

MADERABLES DE MÉXICO:

BIOLOGÍA EVOLUTIVA Y CONSERVACIÓN

DEL GENERO *CHAMAEDOREA* Responsables:

Dr. Miguel Martínez-Ramos

Dr. Ken Oyama

Julio 1998

PRESENTACIÓN

El presente informe recaba los resultados del Proyecto "Investigaciones sobre recursos naturales no renovables de México: biología evolutiva y conservación de plantas del género *Chamaedorea*" (B024). Este proyecto fue aprobado para el periodo comprendido entre el mes de diciembre de 1994 a diciembre de 1996.

El objetivo general de este proyecto tenía como propósito central el aportar conocimientos detallados sobre la biología de poblaciones, biogeografía y filogenia de las especies del género *Chamaedorea* en México. Este conocimiento estaba encaminado a: 1) aportar posibles explicaciones sobre el origen y mantenimiento de *este complejo de* especies como un caso representativo de la biodiversidad vegetal de las zonas tropicales de México; 2) aportar herramientas conceptuales y analíticas que permitan delinear programas adecuados para la conservación y el aprovechamiento racional de la palma camedor; y 3) promover la conservación de los bosques tropicales a través de proveer medios para el manejo sustentable de las camedoras bajo sus condiciones ambientales naturales.

Los objetivos particulares de este proyecto eran: 1) determinar los patrones poblacionales de distribución y abundancia de las especies de *este* género en México; 2) estimar la estructura genética y los niveles de diferenciación genética-ecológica de poblaciones de algunas especies representativas del género *Chamaedorea*; 3) evaluar las condiciones en que se encuentran poblaciones de especies representativas que se explotan comercialmente; 4) desarrollar medios que permitan el manejo no deteriorante de los recursos ofrecidos por estas palmas y del entorno forestal. *Los medios* que serán ofrecidos se basarán en modelos funcionales y demográficos que *permitan* determinar cosechas óptimas y favorables para las economías locales y regionales.

Este informe final está estructurado en cuatro capítulos organizadas de la siguiente manera. El primer capítulo, el "Distribución geográfica del género *Chamaedorea* en México" cubre los objetivos particulares números 1 y 3 e integra la información obtenida de los principales herbarios revisados y los análisis de la información geográfica. Con esto se obtuvieron conocimientos detallados de la biogeografía de las especies del género *Chamaedorea* en México, tal como se propuso en el objetivo general.

Los siguientes dos capítulos cubren el planteamiento del *objetivo* particular número 2 en donde se pretendía estimar la estructura genética y los niveles de diferenciación genética de poblaciones de algunas especies representativas del género *Chamaedorea*. *El capítulo 2 se* intitula "Estructura y variación genética de poblaciones de algunas especies de interés comercial del género *Chamaedorea* en México" el cual analiza con mucho detalle los niveles

de variación y estructura genética de tres especies *de* este género. El capítulo 3 intitulado "Variación genética de *Chamaedorea alternans* y su relación con algunos parámetros demográficos en la selva tropical *de* Los Tuxtlas" ilustra el uso de marcadores moleculares de DNA (RAPDs) en los estudios de genética de poblaciones. Con esto dos apartados, se integra la información de la genética de las poblaciones como se especificó en el objetivo general de este proyecto. Cabe mencionar que el uso de los marcadores de DNA no estaban contemplados en el proyecto original pero se incluyeron para hacer una caracterización con un marcador distinto ya que no se pudieron analizar con las electroforesis de proteínas todas las poblaciones que se habían planteado originalmente. Esto *se realizó con la* autorización de la CONABIO.

El último capítulo, "Análisis de la dinámica foliar y de la dinámica de poblaciones en especies de importancia comercial y biológica" cubre el objetivo particular número 4 que pretendía desarrollar modelos funcionales y demográficos que permitan el manejo no deteriorante de los recursos ofrecidos por estas palmas y del entorno forestal. En esta parte, se hace una presentación del tipo de modelos funcionales-demográficos que pueden ser viables para el manejo de las palmas comedora en México. Se plantean los criterios biológico poblacionales básicos para la elaboración de estos modelos y su consecuente manipulación para el aprovechamiento de las palmas. Esto se ilustra con algunos casos específicos.

Cada capítulo incluye su propio formato (introducción, materiales y métodos, resultados, discusión y referencias bibliográficas).

Las personas que intervinieron en este proyecto de investigación son: Dr. Miguel Martínez Ramos - Responsable (Instituto de Ecología, UNAM), Dr. Ken Oyama - Coresponsable (Instituto de Ecología, UNAM), Dr. David Ackerly (Stanford University, Estados Unidos), Biól. Fernando Ramírez (Asociación Sierra de Santa Marta A.C.), Biól. Arturo Ramírez (Instituto Nacional Forestal), Biól. Jorge Rodríguez (Instituto de Ecología, UNAM), M. en C. Adriana Otero Arnaiz, Pas. de Biól. Rosaura Luna Reyes, Pas. de Biól. Víctor Zarco Espinoza y Pas. de Biól. Jorge Chirinos, todos estos últimos estudiantes de la Facultad de Ciencias, UNAM. Finalmente, queremos agradecer la paciencia sin límites de las personas que administran, evalúan y revisan los proyectos de la CONABIO.

Dr. Miguel Martínez Ramos. Responsable del proyecto. Dr. Ken Oyama.

Co-responsable del proyecto. *Julio 1998*

CAPÍTULO 1.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DEL

GÉNERO

CHAMAEDOREA EN MÉXICO

Distribución geográfica del género *Chamaedorea* en México

Introducción

El conocimiento de las condiciones ambientales que determinan la distribución de las especies es un problema central de la ecología y la biogeografía. Es necesario estudiar las relaciones entre la distribución geográfica de los organismos y las características ambientales en diferentes escalas espaciales a fin de conocer los factores que determinan la distribución de las especies (Brown 1984) y proponer políticas de conservación de la diversidad biológica.

Aún cuando la conservación y el manejo sustentable de la biodiversidad a nivel mundial ha sido uno de los aspectos que ha tenido gran auge durante los últimos años, el conocimiento de la distribución de especies es aún incompleto. El incremento en la pérdida de la biodiversidad hace imperativa la búsqueda de soluciones innovadoras y efectivas a este problema (Azuara y Ramírez 1994), por tanto, el manejo eficiente de la información necesaria para llevar a cabo actividades de conservación es crítica,

Las bases de datos y los inventarios biológicos constituyen herramientas indispensables de conocimiento sistematizado que, acoplados a técnicas estadísticas y Sistemas de Información Geográfica (SIG) contribuyen al análisis de los patrones espaciales de las especies (Fa 1989). Los SIGs son programas de cómputo que permiten compilar, almacenar, recuperar, manipular y desplegar información geográfica de una región de interés (Burrough 1989). Estos sistemas son de gran utilidad en el desarrollo de estrategias para la conservación de la biodiversidad debido a que los componentes de la diversidad en la jerarquía biológica (organismos, poblaciones, comunidades, ecosistemas, paisajes) y en la jerarquía taxonómica (especies, géneros, familias) se distribuyen en el espacio. Por lo tanto, estos componentes pueden ser, potencialmente, georeferenciados y representados espacialmente (Scott et al. 1993).

No obstante, las ventajas tecnológicas actuales, uno de los principales problemas de los análisis ambientales es que la información biológica presenta sesgos, es escasa y en ocasiones no es confiable. A pesar de que existen colecciones detalladas para algunas áreas, estas se concentran en pocas taxa y en la mayoría de los casos sólo se integra información limitada por la capacidad de exploración, es decir que las colectas se realizan en sitios accesibles. Por otro lado, las colecciones responden al interés individual de cada investigador y no a enfoques sistemáticos para reunir información integral sobre la biodiversidad (BojórquezTapia et al. 1994, Azuara y Bojórquez-Tapia 1997).

Debido a la falta de conocimiento sistemático sobre el número de especies y su distribución en el espacio, es necesario el desarrollo de enfoques y métodos eficientes para el análisis de la biodiversidad que permitan delinear programas útiles para la conservación y el aprovechamiento de las especies (Solbrig 1991). Los enfoques actuales toman ventaja de tecnologías como las bases de datos computarizadas, procesamiento digital de imágenes de satélite, sistemas de información geográfica con capacidades analíticas y estadísticas (Scott et al 1993, Ball 1994).

El objetivo de este capítulo es identificar los patrones de distribución geográfica *de las especies del género Chamaedorea en México y su relación con variables ambientales* a través de técnicas de análisis espaciales. Este tipo de análisis permitirá detectar, a nivel nacional, zonas con mayor concentración de especies a través del manejo de SIG.

Área de estudio

Inicialmente, se consideró estudiar la distribución de las especies en la región de la costa del Golfo de México, en particular en los estados de Tamaulipas, Veracruz y Tabasco, ya que es conocida la diversidad de especies en estas zonas. Se reportan al menos 17 especies que incluyen especies endémicas, raras y en peligro de extinción. El análisis preliminar de la información de las colectas de ejemplares del género *Chamaedorea* mostró que existen muestreos en 19 estados de la República, por lo que el área de estudio se extendió a las regiones del Centro, Sureste y el Pacífico del territorio nacional en la zona comprendida entre los 14° 00' - 28° 00' N y 86° 00' - 107° 00' W (figura 1).

Esta zona se caracteriza por contar con la mayor parte de los climas del territorio mexicano, desde los climas semiáridos hasta los húmedos; alberga la mayoría de los tipos de vegetación potencial descritos por Rzedowski en 1978, con zonas que van de matorrales xerófilos hasta las selvas tropicales perennifolias. La topografía es muy variada y se incluyen áreas con elevaciones que van de los cero hasta los 4000 msnm. Las unidades taxonómicas de suelos abarca una gran variedad, predominando los luvisoles, litosoles, rendzinas y nitosoles.

A fin de establecer el ámbito de distribución geográfica del género *Chamaedorea* en México, el área de estudio se dividió en cuatro regiones: 1) Costa del Golfo de México (estados de Tamaulipas, Veracruz, Tabasco y las zonas colindantes de *San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla y Querétaro*), 2) *Península de Yucatán* (estados de Campeche, Yucatán y Quintana Roo), 3) Sureste (Oaxaca y Chiapas) y 4) Pacífico (Guerrero, Michoacán, Colima y Jalisco) (figura 2).

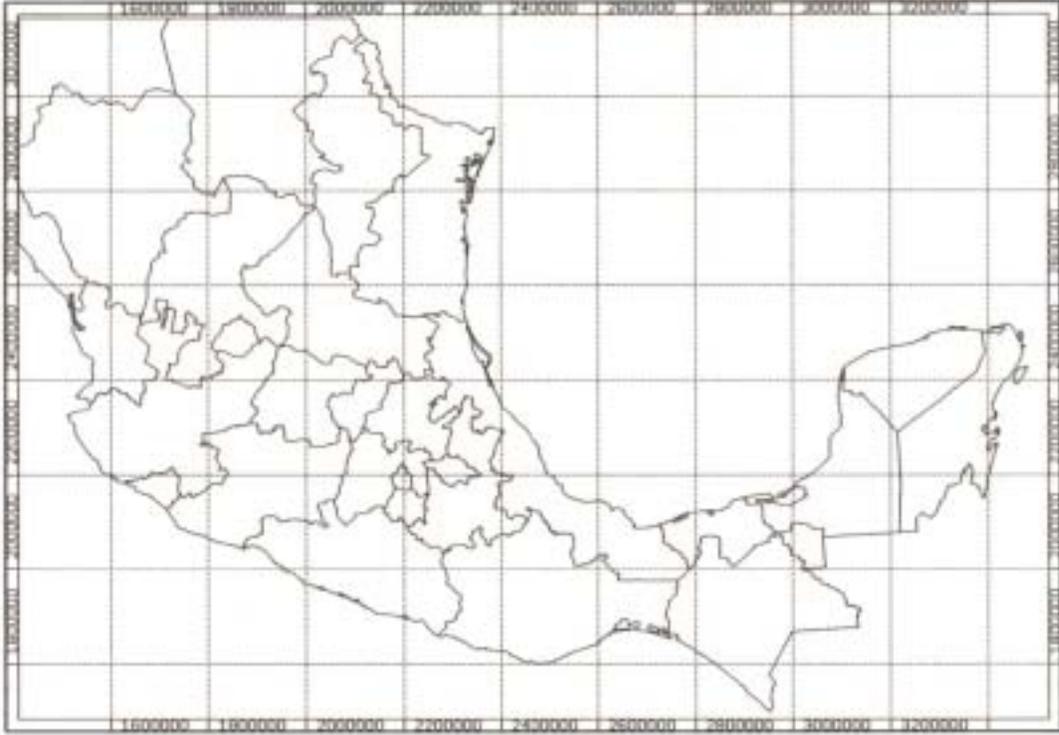


Figura 1. Área de estudio



Figura 2. Regiones consideradas para el análisis de la distribución del género *Chamaedorea* en México

Procedimiento y análisis de la información

El método de análisis utilizado integró en un SIG información de bases de datos de especies con información cartográfica de variables ambientales para determinar la distribución del género y sus especies en la República Mexicana. Se caracterizó ambientalmente al género en un SIG, a fin de detectar grupos de especies con requerimientos ambientales similares e identificar los sitios de distribución potencial de estos grupos a través de modelación matemática.

La determinación de la distribución del género en México se desarrolló a través del análisis de los datos contenidos en una base de datos. Los análisis fueron efectuados con la información de las entidades federativas en que han sido registrados los ejemplares del género *Chamaedorea*. Posteriormente, se analizaron en el SIG los patrones de distribución de las especies utilizando únicamente los registros con referencias geográficas.

Con base en las colectas de especies registrados en la base de datos, se generaron mapas con sitios de distribución potencial de grupos de especies con condiciones ambientales similares. El análisis se efectuó a través de técnicas desarrolladas por Bojórquez y colaboradores (1995), y consistió en los aspectos siguientes: uso de base de datos con los sitios georeferenciados de las colectas de *Chamaedorea*; relación de la base de datos con un conjunto de variables ambientales en un SIG; uso de técnicas de ordenación para mostrar las relaciones entre las especies y las variables ambientales; identificación de las variables que pueden operar como mejor predictor de la distribución dentro de un modelo lineal generalizado (GLIM), desarrollar dicho modelo para predecir la probabilidad más alta de encontrar áreas ricas en especies y representar las predicciones del modelo lineal en mapas digitales a través del SIG.

Base de datos

La base de datos se estructuró con información de la colección de herbarios nacionales e internacionales. Se incorporaron datos de los ejemplares de *Chamaedorea* depositados en los herbarios del Instituto de Biología UNAM (MEXU); Instituto de Ecología, Xalapa (XAL) y New York Botanical Garden (NY). Asimismo, se consultó la literatura especializada sobre palmas. Los campos se estructuraron con base en el Instructivo *para la conformación de bases de datos compatibles con el Sistema de Información sobre Biodiversidad* y los ejemplares de las especies con coordenadas fue la información fuente para los análisis en el SIG. Los ejemplares que no contaron con coordenadas geográficas fueron referenciados en mapas topográficos escala 1:250,000 (INEGI 1982). Se descartó la información poco confiable y la que no permitió la georeferencia de las localidades.

La información seleccionada de la base de datos para efectuar análisis de correspondencia fue la siguiente: identificador del ejemplar, especie, descripción de la localidad y coordenadas geográficas donde fue colectado el espécimen.

Sistema de información geográfica SIG

El análisis de la distribución del género *Chamaedorea* en México se realizó en un SIG estructurado a través de los programas Roots (Harvard University 1990), Tosca e IDRISI for Windows ver. 1.0 (Clark University 1987-1995). Se digitalizó el mapa de Unidades Taxonómicas de Suelo a escala 1:4,000,000 en el programa Roots y Tosca (Jones 1995). En este último programa se transfirió la información vectorial de los mapas de vegetación potencial, temperaturas medias anuales, precipitación media anual e hipsografía proporcionados por la CONABIO, los cuales fueron digitalizados y publicados por el Instituto de Geografía de la UNAM en 1990.

La conversión de la información vectorial a raster y los análisis espaciales se efectuaron en el programa IDRISI for Windows ver. 1.0. La resolución máxima de cada pixel en el formato raster fue de 0.979 km'. Las coordenadas geográficas de los sitios de colecta fueron transferidos al SIG para generar un mapa vectorial con la distribución de los especímenes de palma camedor. El mapa fue convertido a formato raster para efectuar los análisis de la distribución del género y las especies.

Asimismo, en el Sistema de Información Geográfica se generó un mapa con cuadrantes de 20 km por lado en las cuatro regiones del área de estudio y se cruzó con la información del mapa de colecta por especie. Este procedimiento permitió identificar en la zona de estudio sitios específicos con mayor número de especies.

Análisis estadísticos multivariados

El mapa de sitios de colecta fue sobrepuesto a los mapas con las variables ambientales en el SIG. Durante esta operación, se combinó la información de los mapas digitales de las colectas (mapa nominal) con la serie de mapas de intervalos (variables continuas) y nominales (variables discretas), y cada colecta georeferenciada fue caracterizada por una condición ambiental específica. A partir de estas sobreposiciones se generó una matriz que incluyó en las columnas los datos del identificador, especie y las variables ambientales (vegetación potencial, hipsometría, precipitación media anual, temperatura media anual y unidades taxonómicas de suelos); las filas incluyeron los especímenes.

La matriz de especímenes por variables ambientales se incluyó en una hoja de cálculo para generar matrices de frecuencia de especies por variables ambientales (Azuara y Bojorquez Tapia 1997). Las categorías de las variables donde no se registró presencia de colectas de las especies fueron eliminadas del análisis. Solo las especies con dos o más registros fueron incluidas en el análisis.

A partir de la matriz de frecuencia se efectuaron técnicas de ordenación como el análisis de correspondencia entre especies y variables ambientales a fin de detectar las relaciones entre los factores ecológicos y la distribución de las especies. El programa utilizado en este análisis fue ORDEN ver. 1.4 (Ezcurra, sin publicar).

Los resultados de la ordenación fueron examinados y se clasificaron visualmente las especies en grupos, con base en la caracterización ambiental de los sitios en que han sido colectadas. Estos análisis permitieron identificar grupos de especies que requieren condiciones ambientales similares, variables que operan como mejores predictores de la distribución de especies y los estados ambientales asociados a cada grupo de similitud (Bojórquez-Tapia et al. 1995).

Para cada grupo de especies con similares requerimientos ecológicos se generó una matriz de frecuencia utilizando únicamente las combinaciones posibles entre las variables ambientales que fueron identificadas como los mejores predictores de la distribución de las especies. A partir de este análisis se construyeron Modelos Lineales Generalizados (GLIM) que permitieron predecir la distribución de las grupos de especies con base en las variables ambientales seleccionadas.

La función lineal ajustó las frecuencias observadas de los grupos generados en los análisis de correspondencia a una superficie de respuesta. Esta predicción se transfirió al SIG para generar mapas que muestran las áreas con una alta probabilidad de encontrar los grupos de especies identificados.

Resultados

La base de datos de los especímenes del género *Chamaedorea* se conformó por 441 ejemplares de 39 especies colectados en 20 estados (cuadro 1). La región que presentó mayor diversidad de especies de este género fue la del Sureste con 32 especies. Chiapas fue el estado más representativo con 23 especies. La región de la Costa del Golfo de México, registró 18 especies. En esta zona, el estado de Veracruz reportó 17 especies. La región de la Península de Yucatán registró 4 especies (Quintana Roo incluyó el mismo número de especies) y la región del Pacífico reportó 5 especies (cuadro 2).

En relación con la distribución de las especies colectadas en los estados, se distinguieron tres grupos:
a) especies con distribución amplia (cinco o más

Cuadro 2. Número de ejemplares y especies registradas por región y entidad federativa del género *Chamaedorea* en México

Estado especies	Número de	% de; total	No de colectas	% del total
Costa del Golfo de México				
Veracruz	17	43.5	204	46.2
Puebla	8	20.5	22	5.0
Tabasco	5	12.8	6	1.3
Hidalgo	3	7.6	5	1.1
Tamaulipas	1	2.5	10	2.2
San Luis Potosí	1	2.5	2	0.4
Querétaro	1	2.5	4	0.9
Sureste				
Chiapas	23	58.9	88	20.0
Oaxaca	17	43.5	71	16.1
Península de Yucatán				
Quintana Roo	4	10.2	8	1.8
Yucatán	1	2.5	4	0.9
Campeche	1	2.5	3	0.6
Pacífico				
Colima	3	7.6	3	0.6
Guerrero	2	5.1	2	0.4
Jalisco	1	2.5	2	0.4
Michoacán	1	2.5	1	0.2
Morelos	1	2.5	1	0.2
Sinaloa	1	2.5	1	0.2
Nayarit	1	2.5	1	0.2
Durango	1	2.5	1	0.2
Total	39		441	100

estados, 17.9% del total de las especies. *Chamaedorea elegans* fue la más representativa en 7 estados), b) especies con distribución intermedia (dos a cuatro estados, 30.8% del total de especies) y c) especies con distribución restringida a un solo estado, 51.3% del total de especies (ver figuras 3, 4 y 5 que muestran exclusivamente los sitios de colecta georeferenciados por especie). La figura 6 muestra la amplitud de distribución geográfica de las especies colectadas por número de estados de la República, según la información recabada en los herbarios. La frecuencia de colectas del género *Chamaedorea* se muestra en la figura 7.

La distribución de las especies en las regiones del área de estudio mostró que la región del sureste, caracterizada por una gran heterogeneidad ambiental, alberga una gran variedad de especies del género, incluidas especies muy restringidas en su distribución geográfica, como *Ch. geonomiformis*, *Ch. glaucifolia*, *Ch. humilis*, *Ch. pinnatifrons*, *Ch. queroana*, *Ch. rigida*, *Ch. rojasiana*, *Ch. simplex*, *Ch. stolonifera*, *Ch. tenerrima* y *Ch. wendlandiana*, junto con especies con amplia distribución como *Ch. elegans*, *Ch. oblongata*, *Ch. concolor*, *Ch. emesti-augustii* y *Ch. elatior*.

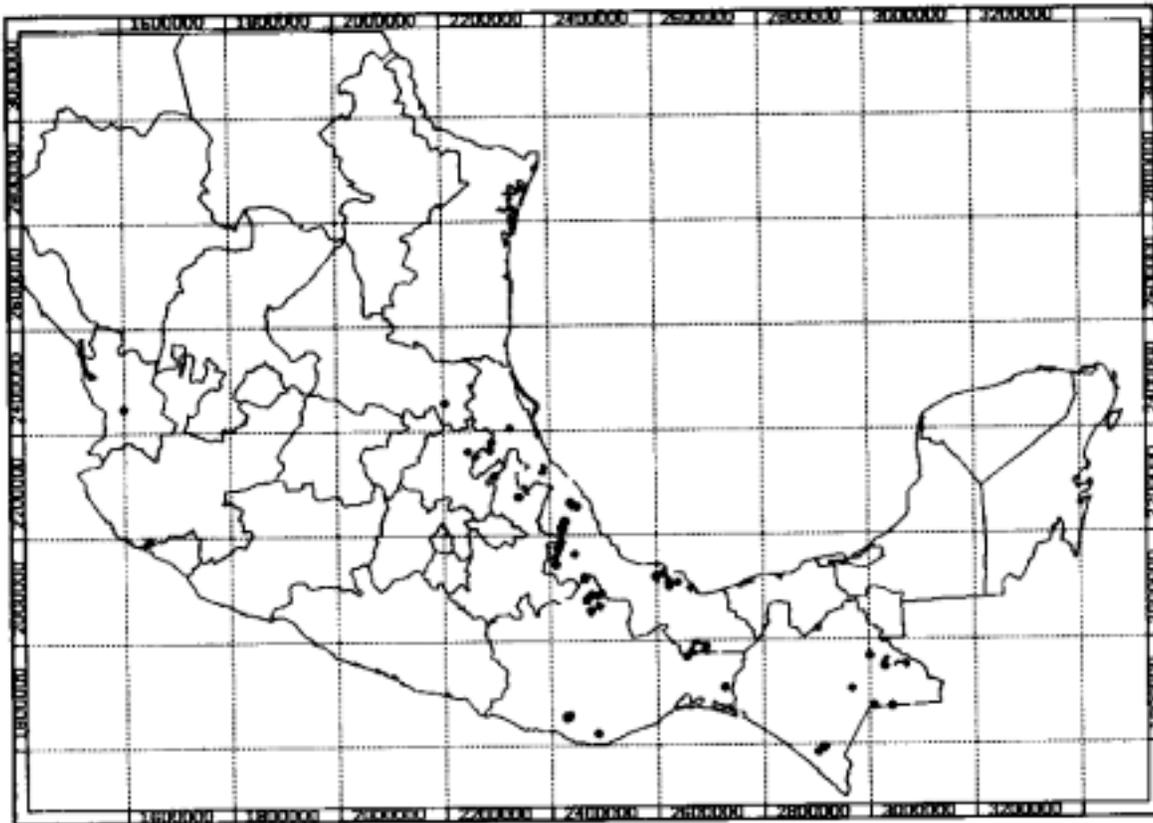
La región del Golfo de México también se caracteriza por albergar una gran riqueza de especies, siendo *Ch. alternans*, *Ch. klotzschiana* y *Ch. metallica*, las especies que están restringidas a un estado compartiendo con la región del sureste la mayor parte de las especies de distribución amplia.

Por otro lado, existe una distinción muy marcada entre las especies localizadas en la Península de Yucatán en relación con las otras regiones, ya que las especies que se registran están muy restringidas a esta zona (especialmente *Ch. erumpens* y *Ch. graminifolia*). En esta región, *Ch. seifrizii* se distingue por tener el rango geográfico más amplio (registrada en los tres estados). Por su parte, en la región del Pacífico *Ch. pochutlensis* es la especie más representativa geográficamente.

Los cuadros 3 a-c muestran la distribución geográfica de las especies con 4 o más colectas registradas en los herbarios y se observa el ámbito y el grado de sobreposición de la distribución entre las especies. Las especies que cumplen este criterio y tienen ámbito de distribución restringido a solo un estado que no se comparten entre sí son *Ch. rigida* (solo ha sido colectada en Oaxaca) y *Ch. rojasiana* (colectada en Chiapas).

Otras especies de distribución intermedia, como *Ch. liebmanii* y *Ch. nubium* (colectadas en dos a cuatro estados), sobreponen en general su ámbito de distribución en algunos estados (*Ch. concolor* y *Ch. sartorii*) y en otros presentan nula sobreposición (como *Ch. sartorii* que se distribuye en el Sureste y Veracruz y *Ch. seifrizii* que en general se distribuye en la Península de Yucatán, cada una colectada en cuatro entidades federativas).

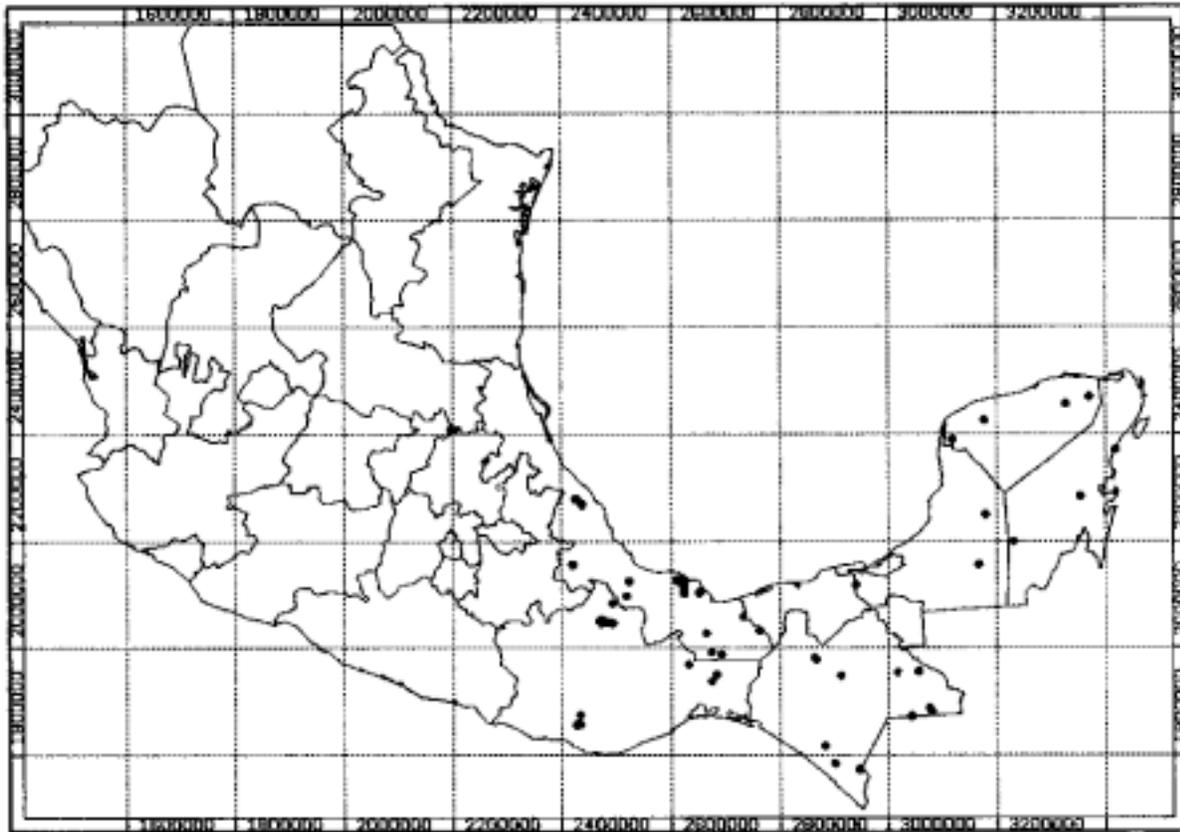
Figura 3. Mapa con sitios de colecta de especies del género *Chamaedorea* en México con distribución amplia (registradas en cinco a siete entidades federativas)



Especies

- | | |
|---------------------------|---------------------|
| • <i>elator</i> | • <i>tepejilote</i> |
| • <i>ernesti-augustii</i> | • <i>schiedeana</i> |
| • <i>elegans</i> | • <i>oblongata</i> |
| • <i>pochutlensis</i> | |

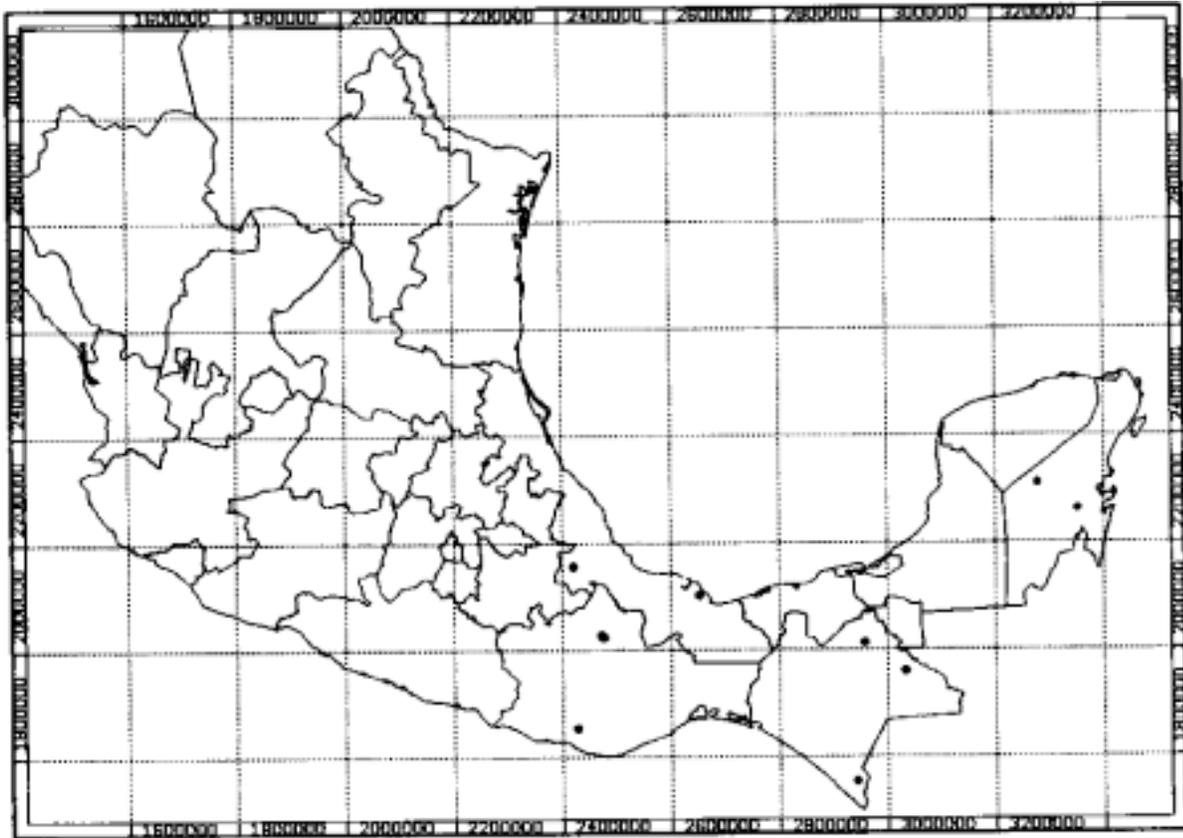
Figura 4. Mapa con sitios de colecta de especies del género *Chamaedorea* en México con distribución intermedia (registradas en dos a cuatro entidades federativas)



Species

- | | |
|---------------------|-----------------------|
| ● <i>liebmannii</i> | ● <i>karwinskyana</i> |
| ● <i>tenella</i> | ● <i>neurochlamys</i> |
| ● <i>concolor</i> | ● <i>lepidota</i> |
| ● <i>nubium</i> | ● <i>radicalis</i> |
| ● <i>seifrizii</i> | ● <i>sartorii</i> |

Figura 5. Mapa con sitios de colecta de especies del género Chamaedorea en México con distribución restringida (registradas en una entidad federativa)



Especies

- *arenbergiana*
- *cataractarum*
- *erumpens*
- *graminifolia*
- *humilis*
- *altemans*
- *metallica*

- *rígida tenerrima*
- *tuerckheimii*
- *woodsoniana*
- *pinnatifrons*
- *rojasiana*
- *simplex*
-

Figura 6. Amplitud de distribución geográfica de las especies de Chamaedorea

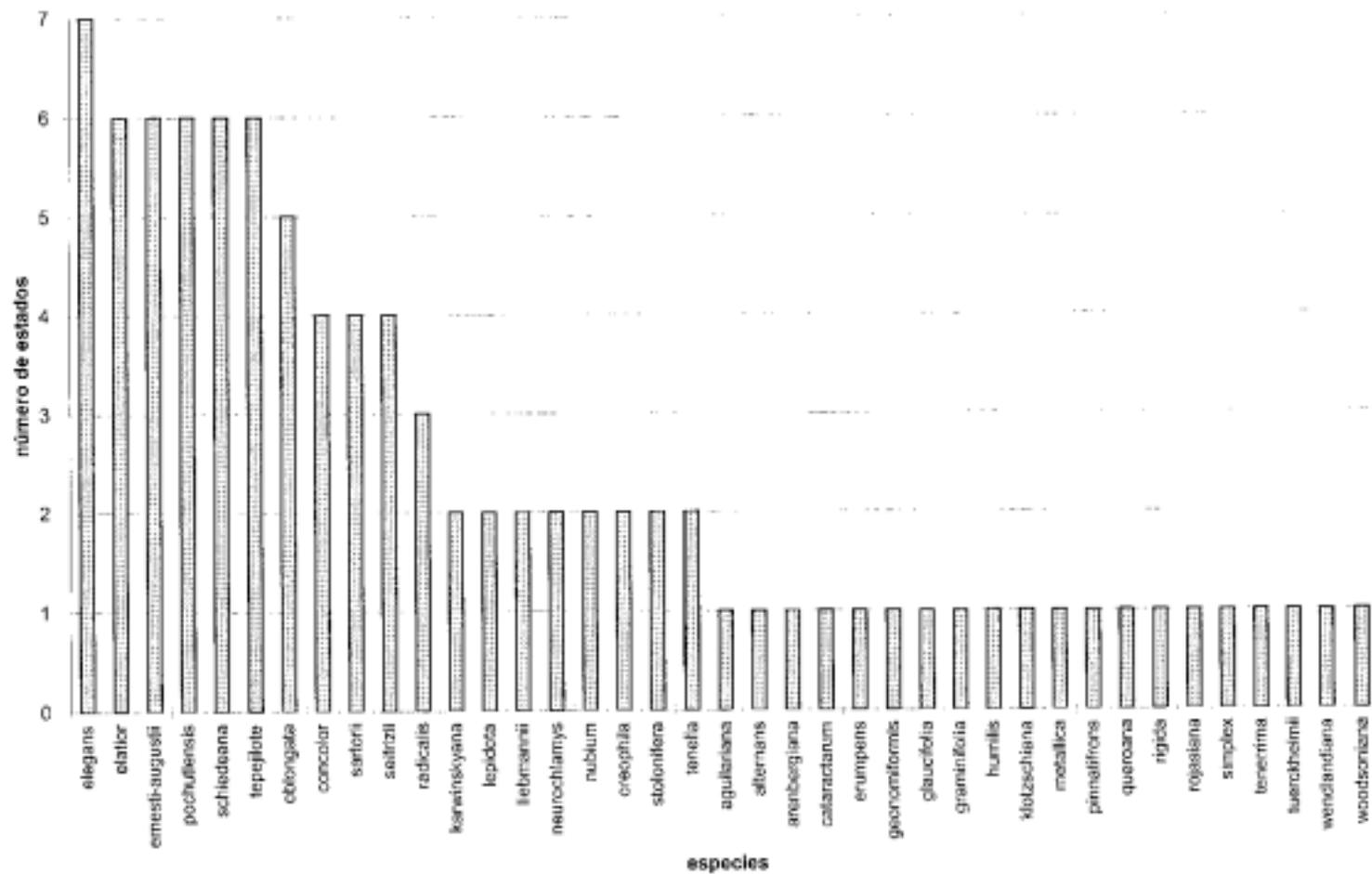
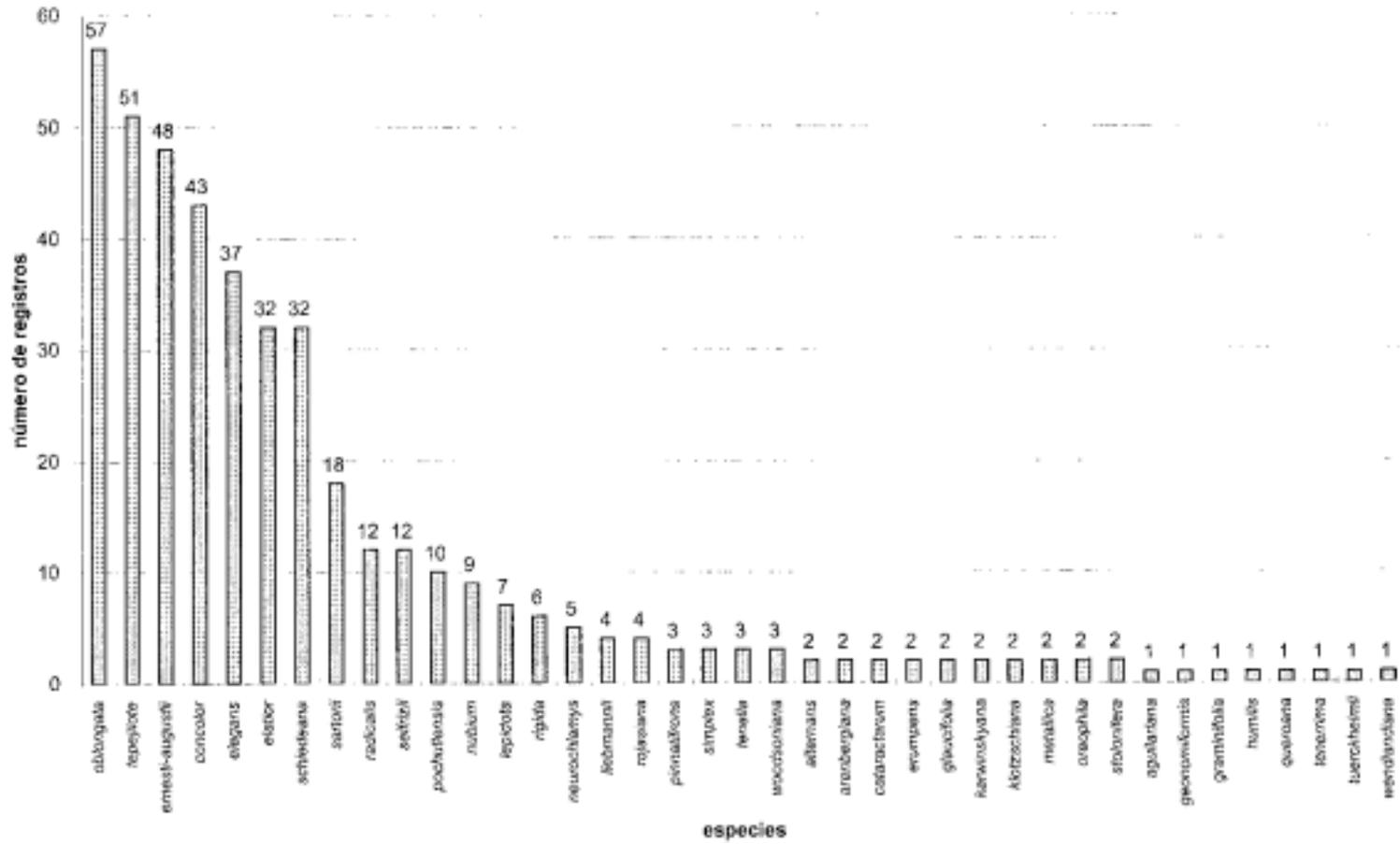


Figura 7. Frecuencia de colecta de las especies de Chamaedorea



Cuadros 3 a-e. Distribución geográfica de especies con cuatro o mas registros del género *Chamaedorea en México*, según datos de los herbarios del Instituto de Biología de la UNAM (MEXU), Instituto de Ecología, AC (XAL) y el New York Botanical Garden (NY)

- a) Distribución restringida (registradas en una entidad federativa)
- b) Distribución intermedia (registradas en dos a cuatro entidades federativas)
- c) Distribución amplia (registradas en cinco a siete entidades federativas)

Cuadro 3: Distribución geográfica de algunas especies de *Chamaedorea* en México según datos de los ejemplares depositados en los herbarios MEXU, XAL y NY, con 4 o más registros

Distribución restringida (1 estado)																																																																																																																			
a)	<table border="1"> <thead> <tr> <th>Especie</th> <th>Chiapas</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td><i>rioida</i></td> <td>100.0</td> </tr> <tr> <td><i>roiasfana</i></td> <td>100.0</td> </tr> </tbody> </table>	Especie	Chiapas	<i>rioida</i>	100.0	<i>roiasfana</i>	100.0																																																																																																												
Especie	Chiapas																																																																																																																		
<i>rioida</i>	100.0																																																																																																																		
<i>roiasfana</i>	100.0																																																																																																																		
b)	<table border="1"> <thead> <tr> <th colspan="2">Distribución intermedia (2 a 4 estados)</th> </tr> <tr> <th>Especie</th> <th>Colima</th> <th>Chiapas</th> <th>Guerrero</th> <th>Hidalgo</th> <th>Puebla</th> <th>Oaxaca</th> <th>O. Roo</th> <th>Tamaulipas</th> <th>Veracruz</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td><i>liebmannii</i></td> <td></td> <td>25.0</td> <td></td> <td>75.0</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> </tr> <tr> <td><i>neurochlamys</i></td> <td></td> <td>80.0</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>20.0</td> <td></td> <td></td> </tr> <tr> <td><i>lenidota</i></td> <td></td> <td>28.6</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>71.4</td> <td></td> </tr> <tr> <td><i>nubium</i></td> <td></td> <td>44.4</td> <td></td> <td>55.6</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> </tr> <tr> <td><i>radicalis</i></td> <td></td> <td>8.3</td> <td>8.3</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>83.3</td> <td></td> </tr> <tr> <td><i>seifrizii</i></td> <td>25.0</td> <td>8.3</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>33.3</td> <td></td> <td>33.3</td> </tr> <tr> <td><i>sartorii</i></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>47.1</td> <td>11.8</td> <td>23.5</td> <td></td> <td></td> <td>17.6</td> </tr> <tr> <td><i>concolor</i></td> <td></td> <td>16.3</td> <td></td> <td>11.6</td> <td>2.3</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>69.8</td> </tr> </tbody> </table>	Distribución intermedia (2 a 4 estados)		Especie	Colima	Chiapas	Guerrero	Hidalgo	Puebla	Oaxaca	O. Roo	Tamaulipas	Veracruz	<i>liebmannii</i>		25.0		75.0						<i>neurochlamys</i>		80.0					20.0			<i>lenidota</i>		28.6						71.4		<i>nubium</i>		44.4		55.6						<i>radicalis</i>		8.3	8.3					83.3		<i>seifrizii</i>	25.0	8.3					33.3		33.3	<i>sartorii</i>				47.1	11.8	23.5			17.6	<i>concolor</i>		16.3		11.6	2.3				69.8																						
Distribución intermedia (2 a 4 estados)																																																																																																																			
Especie	Colima	Chiapas	Guerrero	Hidalgo	Puebla	Oaxaca	O. Roo	Tamaulipas	Veracruz																																																																																																										
<i>liebmannii</i>		25.0		75.0																																																																																																															
<i>neurochlamys</i>		80.0					20.0																																																																																																												
<i>lenidota</i>		28.6						71.4																																																																																																											
<i>nubium</i>		44.4		55.6																																																																																																															
<i>radicalis</i>		8.3	8.3					83.3																																																																																																											
<i>seifrizii</i>	25.0	8.3					33.3		33.3																																																																																																										
<i>sartorii</i>				47.1	11.8	23.5			17.6																																																																																																										
<i>concolor</i>		16.3		11.6	2.3				69.8																																																																																																										
c)	<table border="1"> <thead> <tr> <th colspan="2">Distribución amplia (5 a 7)</th> </tr> <tr> <th>Especie</th> <th>Colima</th> <th>Chiapas</th> <th>Durango</th> <th>Guerrero</th> <th>Jalisco</th> <th>Michoacán</th> <th>Navarrit</th> <th>Oaxaca</th> <th>Puebla</th> <th>SLP</th> <th>Sinaloa</th> <th>Tamaulipas</th> <th>Veracruz</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td><i>nochtulensis</i></td> <td>10.0</td> <td></td> <td>10.0</td> <td>10.0</td> <td></td> <td>20.0</td> <td></td> <td>40.0</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> </tr> <tr> <td><i>elator</i></td> <td>3.2</td> <td>9.7</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>3.2</td> <td>22.6</td> <td>3.2</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>58.1</td> </tr> <tr> <td><i>schiedeana</i></td> <td></td> <td>6.3</td> <td></td> <td>6.</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>15.6</td> <td>15.6</td> <td></td> <td></td> <td>3.1</td> <td>53.1</td> </tr> <tr> <td><i>elegans</i></td> <td></td> <td>24.3</td> <td></td> <td>5.</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>10.8</td> <td>10.8</td> <td></td> <td>2.7</td> <td>2.7</td> <td>43.2</td> </tr> <tr> <td><i>ernesti-</i></td> <td></td> <td>25.0</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>2.1</td> <td>2.1</td> <td>2.1</td> <td></td> <td>4.2</td> <td>64.6</td> </tr> <tr> <td><i>teneifote</i></td> <td>2.0</td> <td>15.7</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>11.8</td> <td>2.0</td> <td></td> <td></td> <td>2.0</td> <td>66.7</td> </tr> <tr> <td><i>oblongata</i></td> <td></td> <td>12.3</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>14.0</td> <td>8.8</td> <td></td> <td></td> <td>1.8</td> <td>63.2</td> </tr> </tbody> </table>	Distribución amplia (5 a 7)		Especie	Colima	Chiapas	Durango	Guerrero	Jalisco	Michoacán	Navarrit	Oaxaca	Puebla	SLP	Sinaloa	Tamaulipas	Veracruz	<i>nochtulensis</i>	10.0		10.0	10.0		20.0		40.0						<i>elator</i>	3.2	9.7					3.2	22.6	3.2				58.1	<i>schiedeana</i>		6.3		6.				15.6	15.6			3.1	53.1	<i>elegans</i>		24.3		5.				10.8	10.8		2.7	2.7	43.2	<i>ernesti-</i>		25.0						2.1	2.1	2.1		4.2	64.6	<i>teneifote</i>	2.0	15.7						11.8	2.0			2.0	66.7	<i>oblongata</i>		12.3						14.0	8.8			1.8	63.2
Distribución amplia (5 a 7)																																																																																																																			
Especie	Colima	Chiapas	Durango	Guerrero	Jalisco	Michoacán	Navarrit	Oaxaca	Puebla	SLP	Sinaloa	Tamaulipas	Veracruz																																																																																																						
<i>nochtulensis</i>	10.0		10.0	10.0		20.0		40.0																																																																																																											
<i>elator</i>	3.2	9.7					3.2	22.6	3.2				58.1																																																																																																						
<i>schiedeana</i>		6.3		6.				15.6	15.6			3.1	53.1																																																																																																						
<i>elegans</i>		24.3		5.				10.8	10.8		2.7	2.7	43.2																																																																																																						
<i>ernesti-</i>		25.0						2.1	2.1	2.1		4.2	64.6																																																																																																						
<i>teneifote</i>	2.0	15.7						11.8	2.0			2.0	66.7																																																																																																						
<i>oblongata</i>		12.3						14.0	8.8			1.8	63.2																																																																																																						

Nota: Los números indican los porcentajes de las colectadas

Las especies con distribución amplia como *Ch. elegans* y *Ch. schiedeana* también sobreponen su distribución la mayor parte de los estados en que se han colectado. La diferencia más notoria es *Ch. pochutlensis*, que se distribuye principalmente en la zona del Pacífico. Las diferencias en los ámbitos de distribución de las especies sugieren diferencias en sus atributos ecológicos y funcionales (fisiológicas o morfológicas).

Las coordenadas geográficas de 112 registros (25.4% de las colectas) no fueron proporcionadas por los colectores o no pudieron ser obtenidas de las cartas topográficas a partir de las descripciones de las localidades (cuadro 4). De 31 especies con registros referenciados geográficamente, 172 (39% del total de las colectas) correspondieron a sitios diferentes, lo que significa que la mayoría de los sitios fueron colectados repetidamente para especies distintas (figura 8).

Los patrones de colecta mostrados indican que en 136 sitios de colecta (61.8%) fue colectada una especie por sitio, mientras que el resto (84 sitios) fueron compartidos por dos hasta seis especies.

La cruce de información entre colectas de las 31 especies con georeferencias y las variables ambientales en el SIG mostraron que el género es básicamente tropical y se distribuye en regiones cálido-húmedas y cálido-semihúmedas con temperaturas medias anuales de 18 a 26° C (figura 9) y precipitación media anual de 1500 a 4000 mm (figura 10).

La mayoría de las *colectas de las* especies se localizan en bosques tropicales perennifolios y subperennifolios (figura 11). Asimismo, el género se caracteriza por distribuirse en una gran variedad de rangos altitudinales, en zonas de tierras bajas y de montaña, preferentemente hasta el rango de 1500 a 2000 msnm (figura 12), así como en varias unidades taxonómicas de suelo con predominancia de luvisoles, litosoles y nitosoles (figura 13).

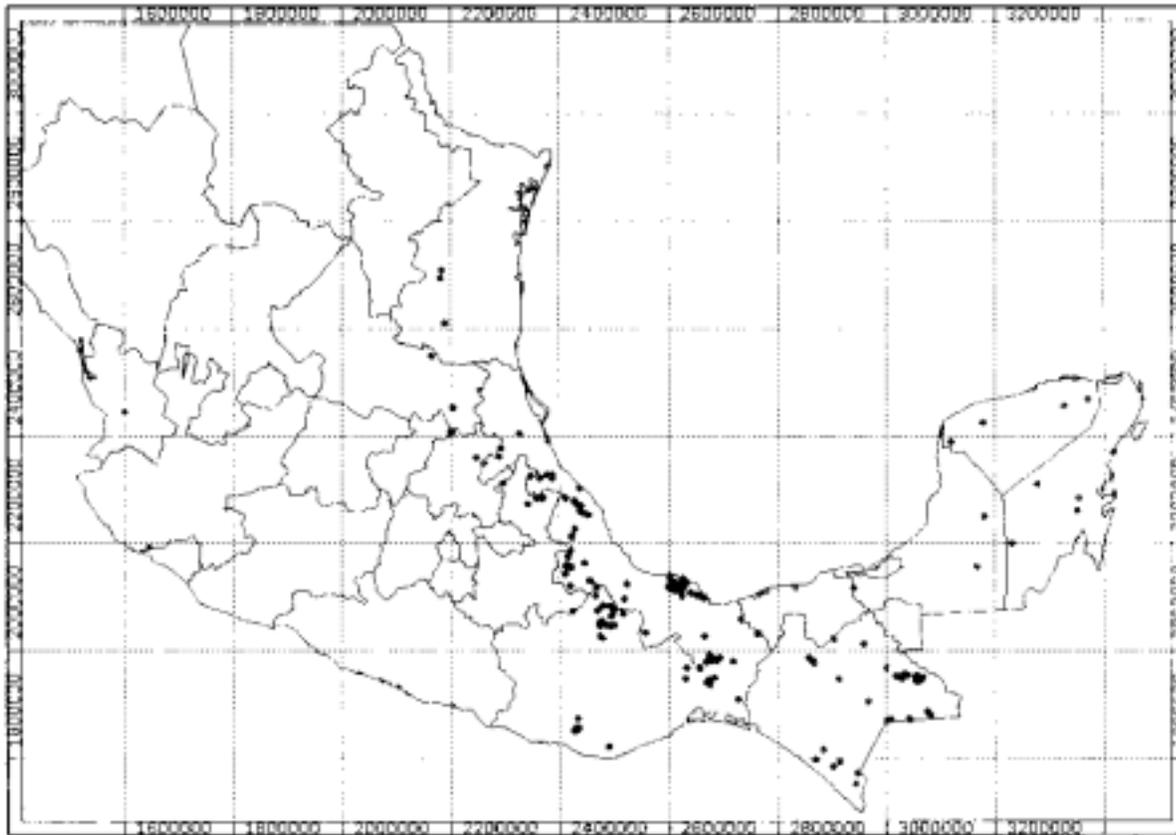
Los resultados de la cruce entre cuadrantes de 20 km por lado y la distribución de las especies fue una matriz de datos binarios con los registros de 31 especies X 93 cuadrantes. Estas operaciones permitieron identificar cuadrantes con presencia de 1 hasta 6 y 9 especies (figura 14). El cuadrante que registró el mayor número de especies (nueve) corresponde al área de la Sierra de Santa Marta, zona que ha sido ampliamente estudiada y donde la disponibilidad de la información es mayor.

Con base en el producto obtenido de la sobreposición entre los mapas con los sitios de colecta y las variables ambientales se estructuró una matriz de 32 observaciones (especies) por 5 variables para efectuar su caracterización ambiental. A partir de este resultado se construyó una matriz de contingencia (número de observaciones por especie y por categoría de cada variable) con 20 especies (con dos o mas registros georeferenciados únicos) incluyendo 220

Cuadro 4. Número de especies y registros compilados en la base de datos del género *Chamaedorea* en México

Especie	Número total de registros	número de registros georeferenciados	número de sitios de colecta georeferenciados
aguilariana	1	0	0
alternans	2	2	2
arenbergiana	2	1	1
cataractarum	2	1	1
concolor	43	36	23
elator	32	24	14
elegans	37	27	24
ernesti-augustii	48	39	19
erumpens	2	1	1
<i>geonomiformis</i>	1	0	0
<i>glaucifolia</i>	2	0	0
<i>graminifolia</i>	1	1	1
<i>humilis</i>	1	1	1
<i>karwinskyana</i>	2	2	2
<i>klotzschiana</i>	2	0	0
<i>lepidota</i>	7	7	4
liebmannii	4	1	1
metallica	2	1	1
<i>neurochlamys</i>	5	4	4
<i>nubium</i>	9	5	5
oblongata	57	45	33
oreophila	2	0	0
pinnatifrons	3	3	3
pochutlensis	10	3	3
<i>queroana</i>	1	0	0
radicalis	12	7	6
rigida	6	5	2
rojasiana	4	4	3
sartorii	18	12	10
<i>schiedeana</i>	32	18	13
<i>seifrizii</i>	12	9	9
<i>simplex</i>	3	3	2
<i>stolonifera</i>	2	0	0
<i>tenella</i>	3	1	1
<i>tenerrima</i>	1	1	1
<i>tepejilote</i>	51	43	21
<i>tuerckheimii</i>	1	1	1
wendlandiana	1	0	0
<i>woodsoniana</i>	3	3	1
<i>sp</i>	14	9	7
	441	329	220

Figura 8. Mapa con sitios de colecta del género *Chamaedorea* en México



• sitios de colecta

Figura 9. Distribución de las colectas del género *Chamaedorea* en México en la *variable temperatura* media anual

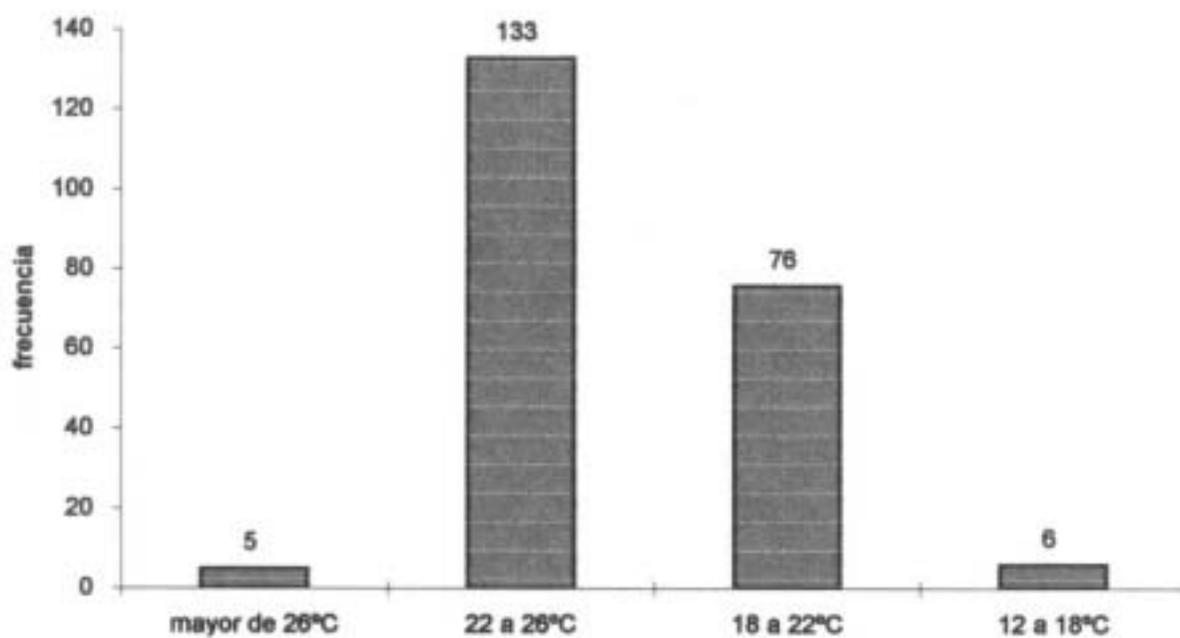
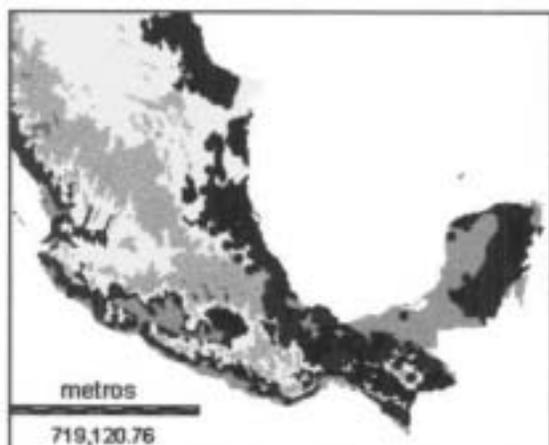


Figura 10. Distribución de las colectas del género *Chamaedorea* en México en la variable precipitación media anual

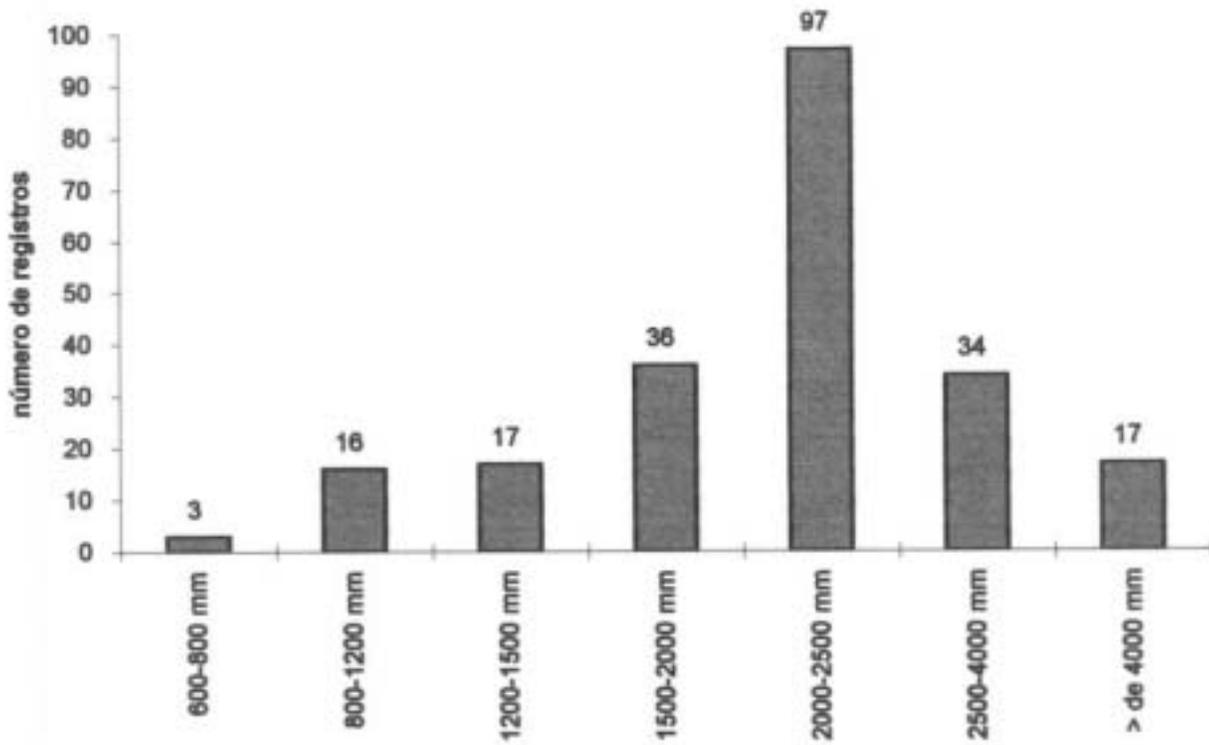
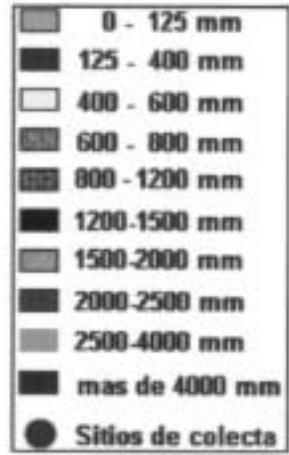
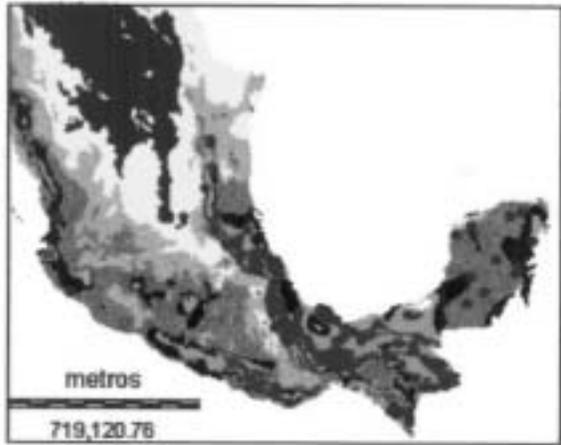


Figura 11. Distribución de las colectas del género *Chamaedorea* en México en la variable vegetación potencial

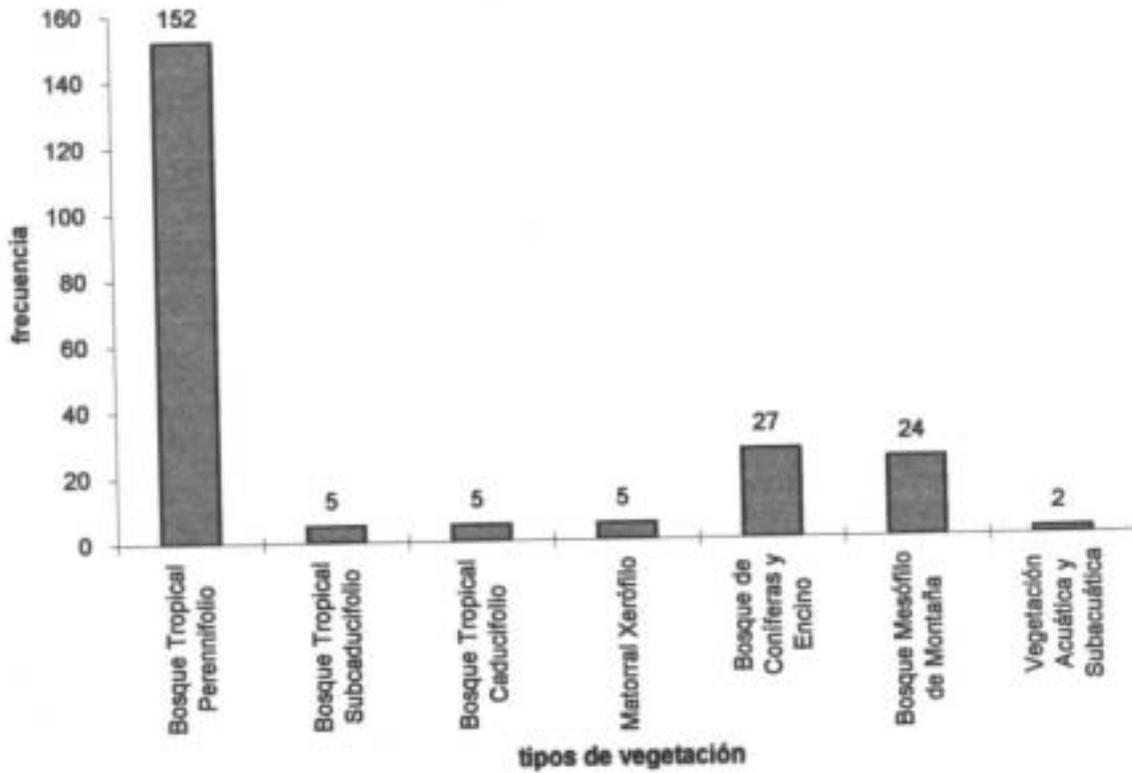
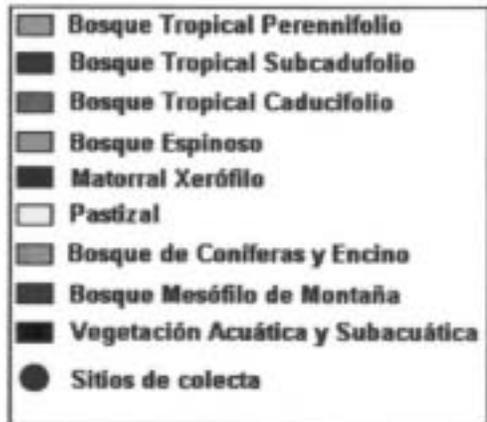
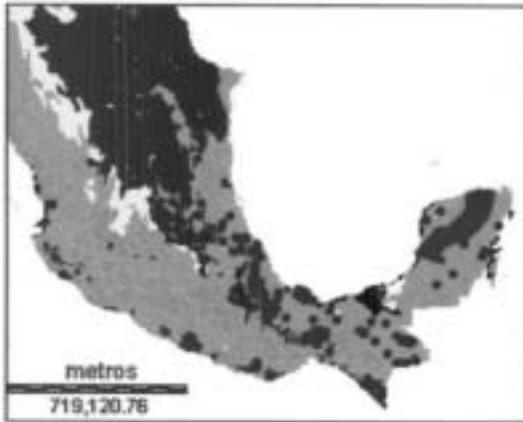


Figura 12. Distribución de las colectas del género *Chamaedorea* en México en la variable hipsografía

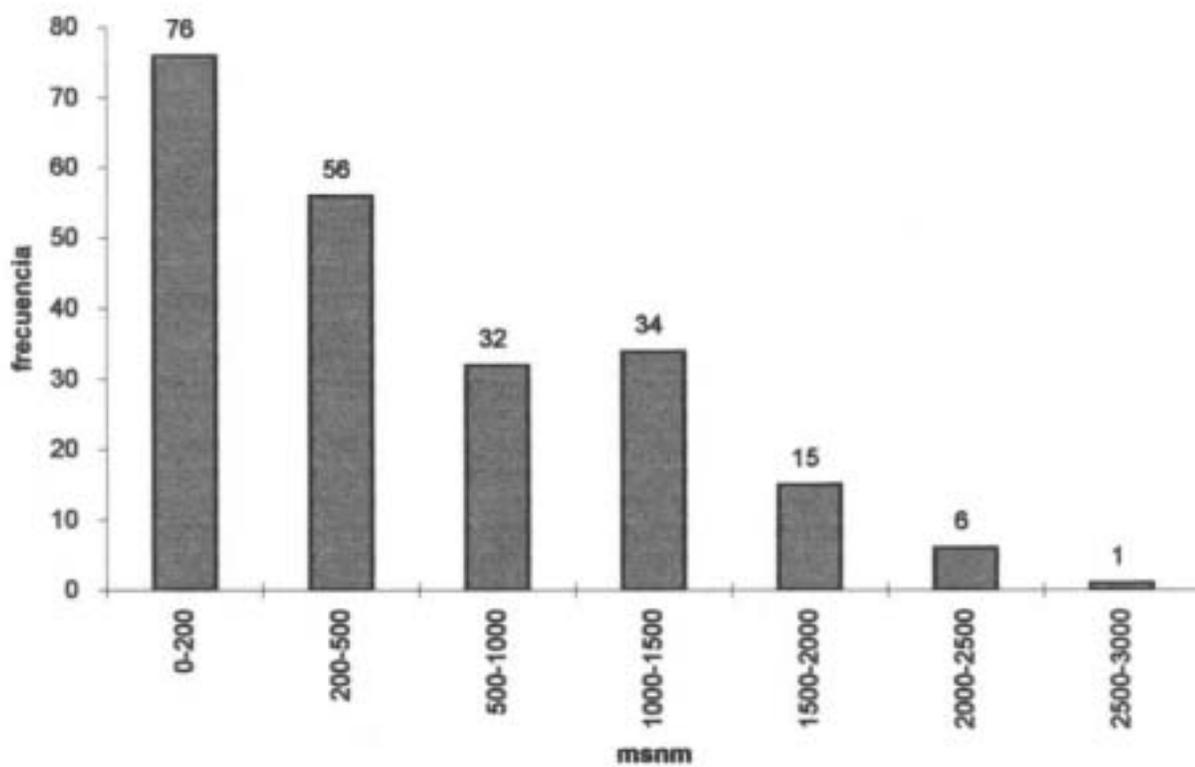
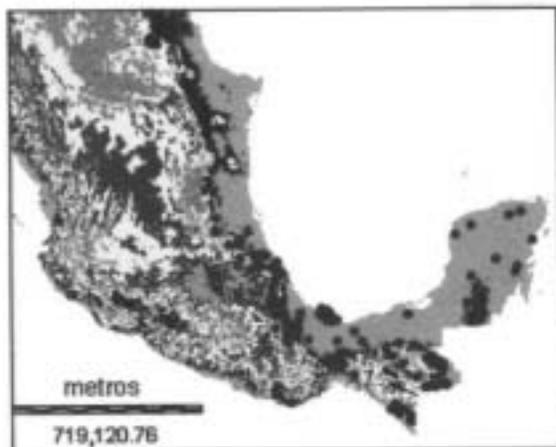


Figura 13. Distribución de las colectas del género *Chamaedorea* en México en la variable unidades taxonómicas de suelo

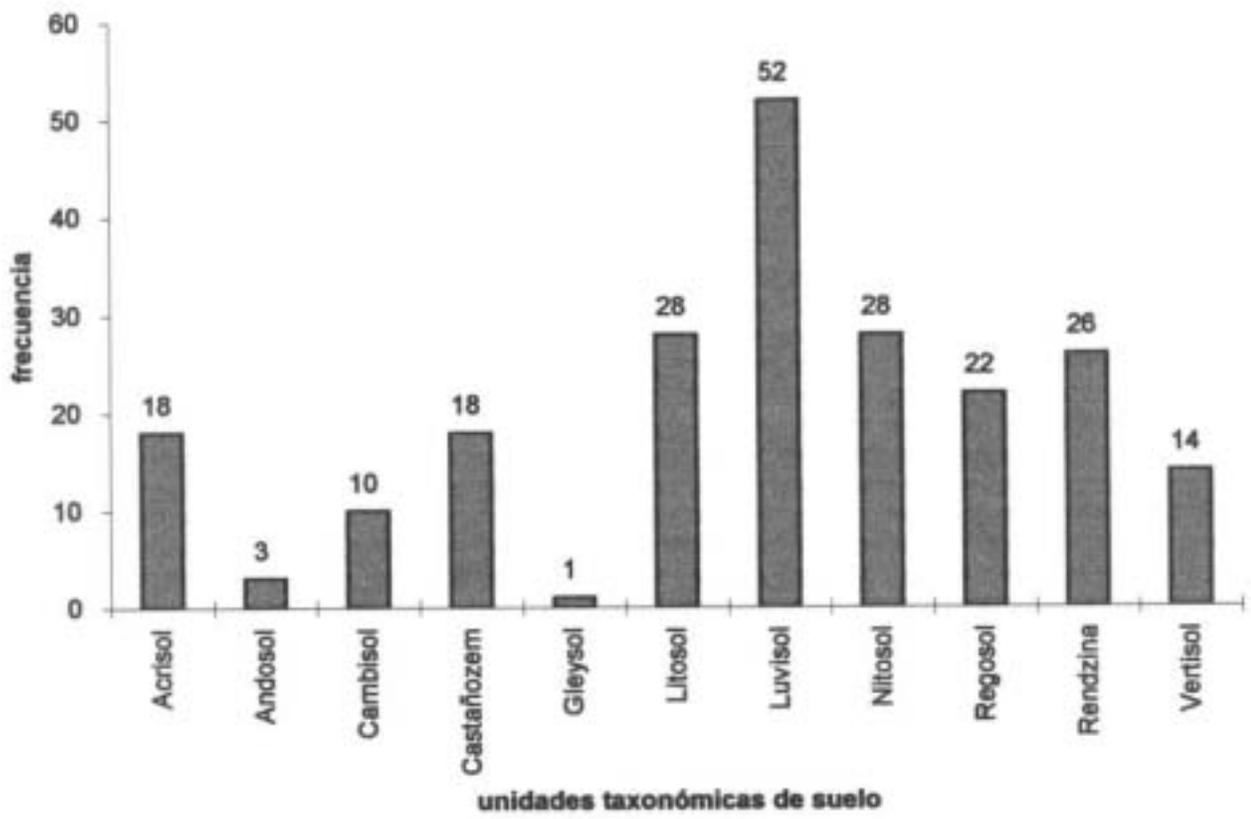
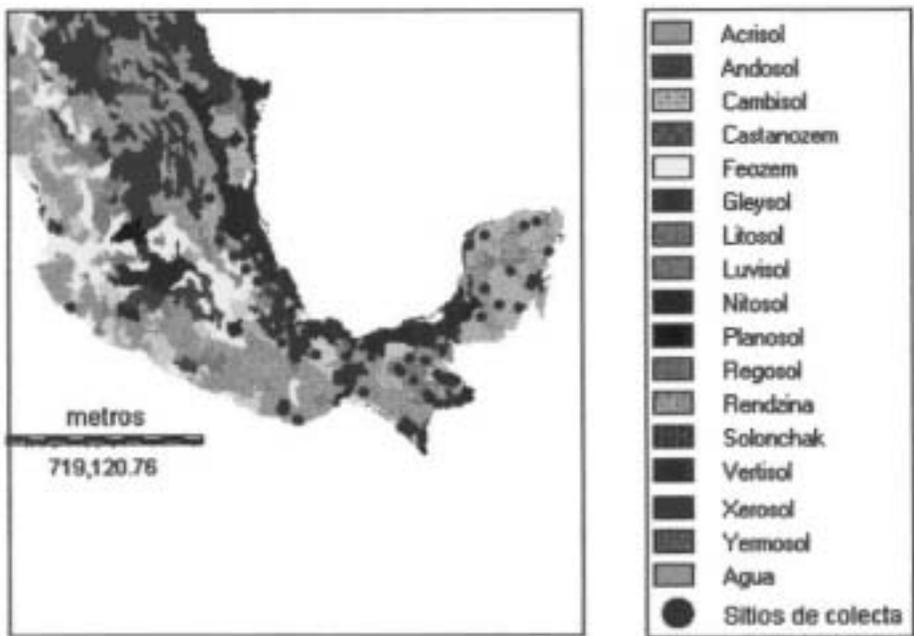
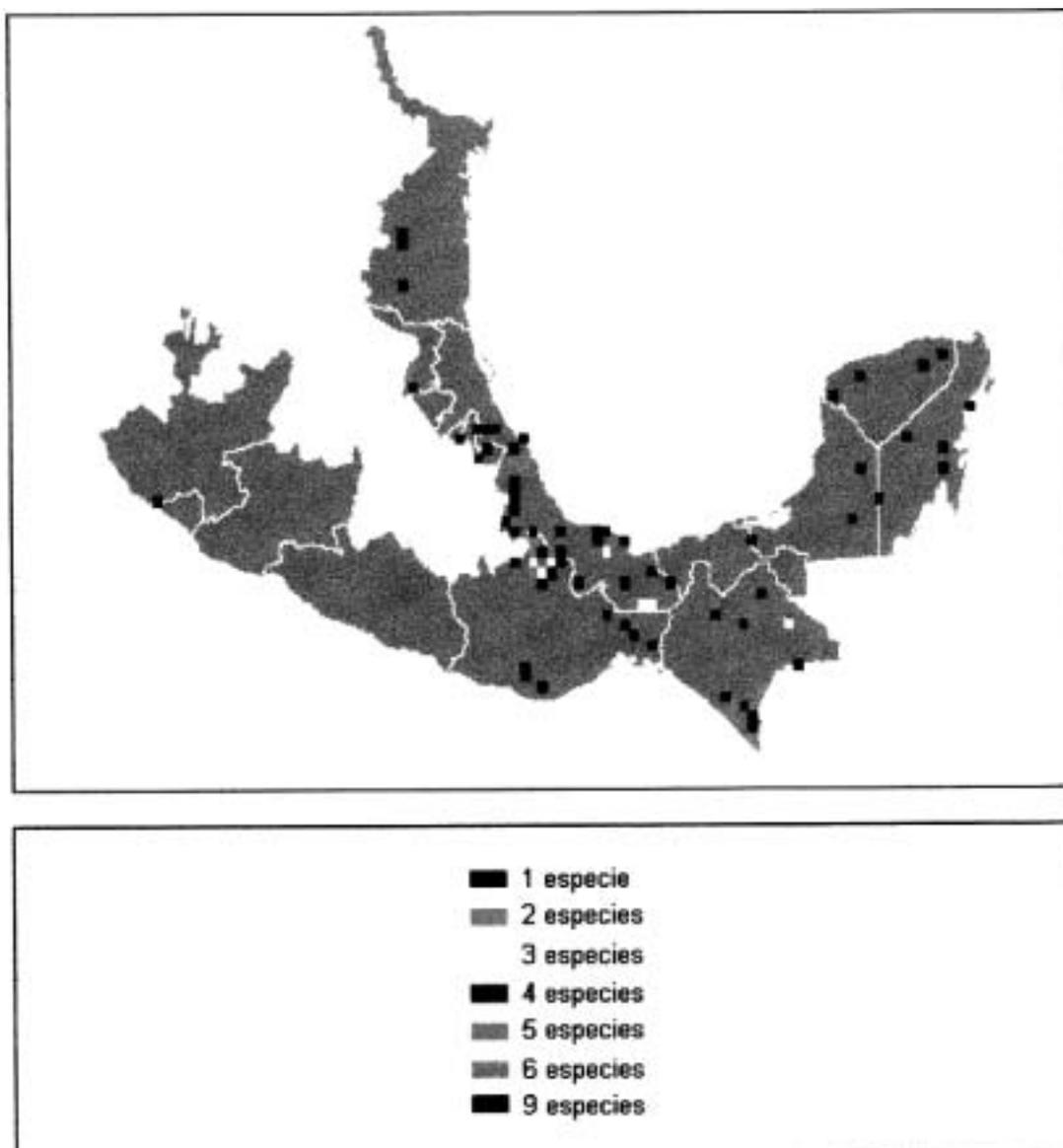


Figura 14. Mapa con cuadrantes de 20 km por lado que muestra el número de especies por unidad de área



registros por 5 variables. Asimismo, se construyeron matrices de frecuencia para contar el número de veces que una especie con dos o más registros (202 registros, eliminando las especies no determinadas) ocurre en cada categoría de las variables. La matriz resultante incluyó 20 observaciones (especies) por 36 categorías de 5 variables ambientales con presencia de colectas.

Como resultado del análisis de correspondencia, los primeros dos ejes explicaron proporciones moderadas de la variabilidad ambiental sobre la distribución de las especies (aproximadamente el 42%). La hipsografía y la vegetación potencial fueron las variables que explicaron la mayor varianza entre las especies en la escala 1:4'000,000. Con base en análisis visuales de sobreposición entre los gráficos de especies en los ejes que representaron a la hipsografía y la vegetación potencial se identificaron y caracterizaron seis grupos de especies (figura 15 y cuadro 5).

A partir de la cruce de los mapas en el SIG con las variables elegidas, se construyeron matrices de frecuencia con base en la topografía con 11 categorías y la vegetación potencial con 9 categorías, generando solamente 65 combinaciones posibles.

Solamente en cuatro grupos de especies se efectuaron ajustes significativos con base en los GLIMs, ya que el grupo 3 constituido por una sola especie fue caracterizado directamente con las variables ambientales y el grupo 2 se caracterizó por un comportamiento anormal en las variables utilizadas. El modelo general incluyó los términos siguientes

$$y=e^{(a + bh + cv + dh^2 + hv^2 + ghv)}$$

donde:

y = frecuencia esperada del número de especies

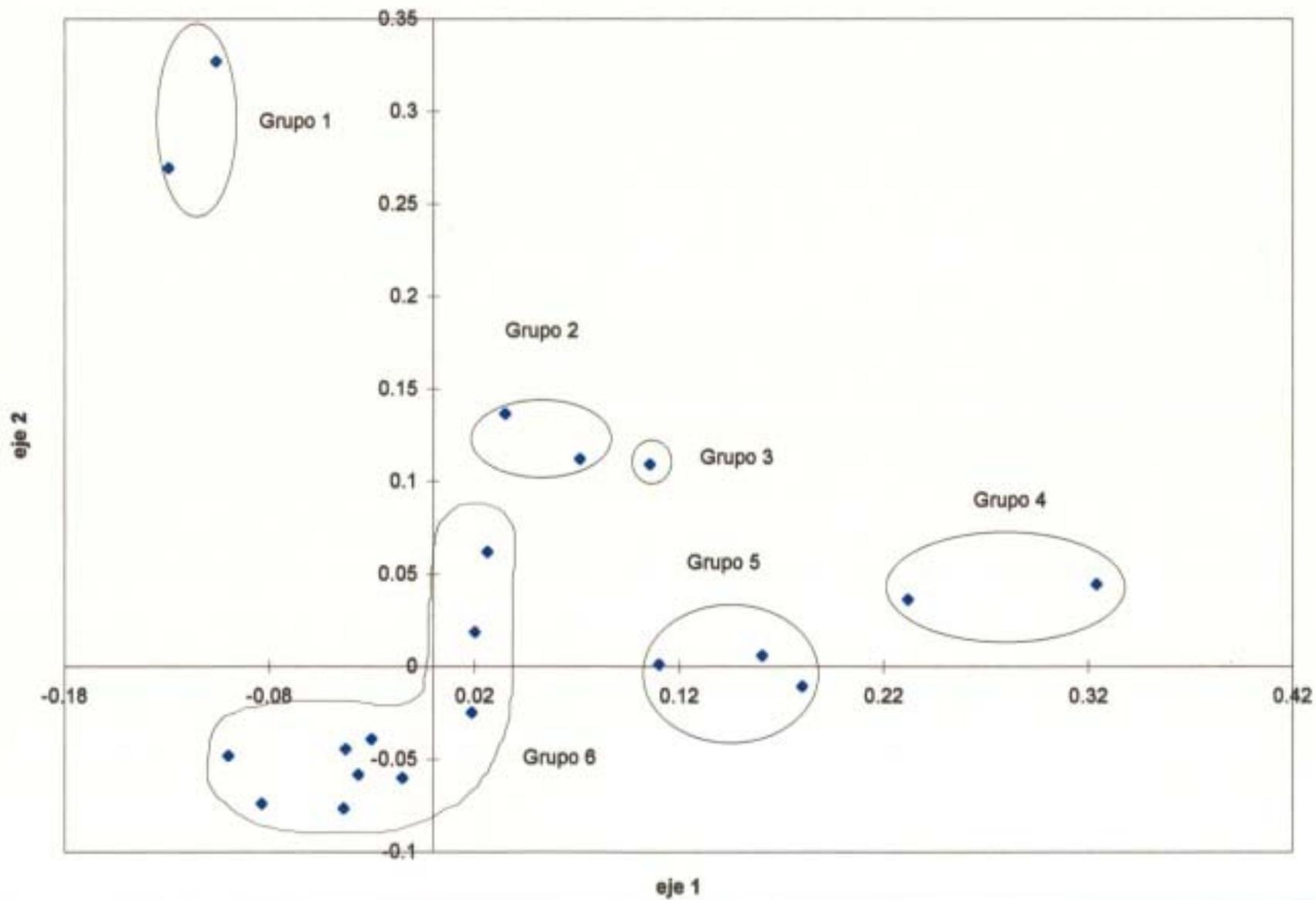
h = hipsografía

v = vegetación potencial

A partir de estos análisis se obtuvieron cuatro modelos con variaciones en el orden y número de términos de la ecuación (cuadro 6). La función lineal ajustó las frecuencias esperadas de cada grupo de especies a una superficie de respuesta (figuras 16 a - d) que muestran la distribución de la frecuencia esperada en los gradientes de las variables de hipsografía y la vegetación potencial para cuatro grupos de especies.

En el rango y las categorías de las variables graficadas, la mayoría de las frecuencias esperadas para los mismos grupos de especies, especialmente el grupo 6, respondieron a elevaciones bajas e intermedias (0-1500 msnm) y a bosque tropical perennifolio.

Figura 15. Análisis de ordenación de 20 especies de[género Chamaedorea en México



Los números indican grupos de especies distribuidos a lo largo de gradientes ambientales similares. El eje 1 combina gradientes de elevación y temperatura media anual; el eje 2 combina la vegetación potencia; con la precipitación media anual.

Cuadro 5. Caracterización ambiental de los grupos de especies del género *Chamaedorea* en México generados a través de análisis de correspondencia

Grupo	Especies	Hipsografía msnm	Vegetación Potencial
1	<i>radicalis, seifrizii</i>	0-1000	Bosque Tropical Subperennifolio
2	<i>pinnatifrons, pochutlensis</i>	500-1000	Matorral Xerófilo
3	<i>sartorii</i>	1000-1500	Matorral Xerófilo
4	<i>nubium, rojasiana</i>	1000-2000	Bosque de Coníferas-Encino
5	<i>karwinskyana, rigida, schiedeana</i>	1000-2000	Bosque Mesófilo de Montaña
6	<i>alternans, concolor, elegans, ernesti augustii, lepidota, neurochlamys, oblongata, simplex, tepejilote</i>	0-1000	Bosque Tropical Perennifolio

Cuadro 6. Modelos Lineales Generalizados de la distribución de las especies del género *Chamaedorea* en México

Grupo	Modelo	r^2
1	$Y=e(1+h+v+h^2+hv)$	0.64
4	$Y=e(1+h+v+h^2+v^2)$	0.91
5	$Y=e(1+h+v+h^2+v^2)$	0.67
6	$Y=e(1+h+v+v^2+hv)$	0.79

Y = frecuencia estimada del número de especies
 h = hipsografía (msnm)
 v = vegetación potencial
 r^2 - (devianza total-devianza residual)/(devianza total)

Figura 16. Superficies de respuesta para los grupos de especies del género *Chamaedorea* en México generados a partir del análisis de ordenación

x= hipsometría
y= vegetación potencial
z= frecuencia esperada

Tipos de vegetación:

1. Bosque tropical perennifolio, 2. Bosque tropical subcaducifolio, 3. Bosque tropical caducifolio, 4. Matorral espinoso, 5. Matorral xerófilo, 6. Pastizal, 7. Bosque mesófilo de montaña, 8. Bosque de coníferas-encino, 9. Vegetación acuática y subacuática

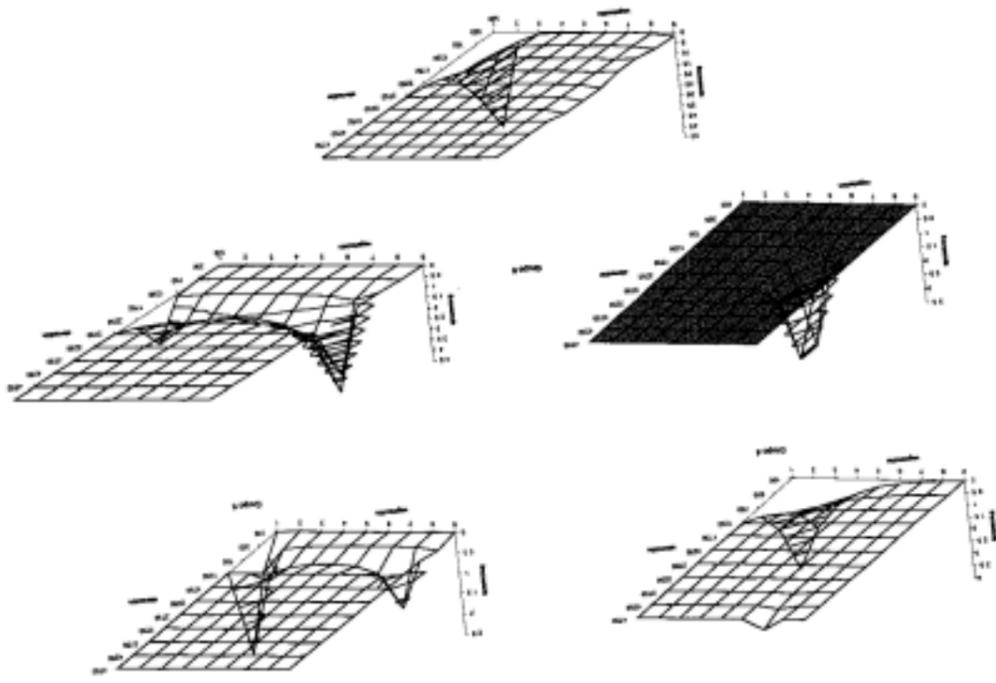
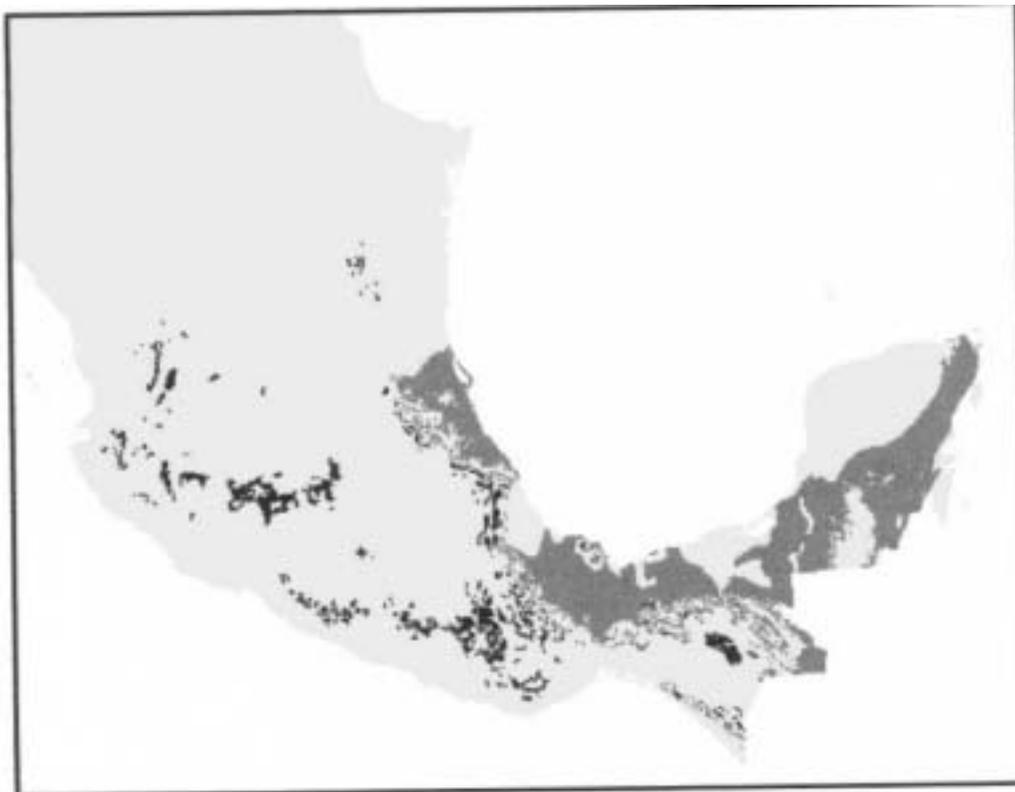


Figura 17. Mapa de distribución de la frecuencia esperada de grupos de especies del género *Chamaedorea* en México



- Grupos 1 y 6
- Grupo 2
- Grupo 4
- Grupo 5

El grupo 1 presentó las mayores frecuencias esperadas en elevaciones bajas y bosques tropicales subperennifolios. Por otro lado, según el modelo, el grupo 4 mostró mayor afinidad por elevaciones intermedias (1500-2000 msnm) y bosques templados de coníferas-encino. El grupo 5 mostró las mayores frecuencias esperadas en las elevaciones de 1500-2000 msnm y en bosques mesófilos de montaña.

Las máximas probabilidades entre las combinaciones de la elevación y la vegetación potencial fueron transferidas y mostradas en mapas digitales para los cinco grupos de especies (figura 17). Las distribuciones esperadas se localizaron en una gran porción de la región de la Costa del Golfo de México y la Península de Yucatán, zonas que presentan características ambientales que requieren los grupos con mayor número de especies del grupo 6. La zona del Sureste también muestra áreas identificadas con características ambientales donde, según el análisis, albergan bosques templados requeridos por los grupos 4 y 5.

Discusión y conclusiones

La obtención de conocimientos sobre la distribución geográfica de los organismos y las relaciones entre las especies y los factores ambientales es esencial para determinar las variables que determinan su establecimiento en el espacio. Una de las actividades esenciales que permiten conocer los patrones actuales de distribución de las especies es la optimización de la información para sustentar la toma de decisiones en bioconservación (Azura y Ramírez 1994). Esta optimización se entiende como la integración de herramientas analíticas y estadísticas que permitan identificar patrones de distribución de las especies con base en la información biológica disponible.

Uno de los pasos iniciales para la optimización de la información ha sido la construcción de inventarios de especies que ha permitido la obtención de patrones globales, regionales y locales de la riqueza de especies y detección de taxas y/o áreas que requieren de investigación intensiva. La elaboración de bases de datos es uno de los instrumentos a través de los cuales, científicos, tomadores de decisiones en materia ambiental y público en general pueden tener acceso a la información relevante sobre el conocimiento biológico y ecológico de las especies (O'Neill et al. 1993).

La base de datos estructurada para este estudio muestra que los estados con mayor riqueza de especies, y en los que se ha llevado a cabo una mayor

intensidad de colecta (82.5% de los ejemplares depositados en los herbarios consultados) son Chiapas, Veracruz y Oaxaca, estados que ocupan una región orográficamente heterogénea y que concentra a la mayoría de las especies del género. Chiapas es el estado con mayor riqueza de especies del género *Chamaedorea* en México debido al menor número de colectas que registra en comparación con los estados de Veracruz y Oaxaca. En contraste, la región de la Península de Yucatán y la del Pacífico (estados de Guerrero, Colima, Michoacán, Jalisco y Nayarit) contiene el menor número de especies. Sin embargo, es posible que la pobreza en especies se deba a que la intensidad de colecta ha sido baja (menos del 2% del total de los ejemplares).

Por otra parte, existen ejemplares colectados en los estados de Durango, Sinaloa y Nayarit que no corresponden con la distribución geográfica del género en México. Estos ejemplares provienen de palmas que fueron introducidas a estos estados como plantas en jardines y parques.

En relación con la distribución de las especies registradas en la base de datos, al igual que en el caso del número de especies por estado, es muy posible que estos datos presenten un sesgo por la heterogeneidad espacial y la intensidad con la que se ha colectado cada especie. En este sentido, las especies con distribución amplia tienen mayor representatividad en los herbarios (figura 7). Sin embargo, es posible que la cantidad reducida de ejemplares colectados de las especies del grupo de distribución restringida se deba a su rareza a nivel geográfico.

Con los inventarios de especies por sí solos no se pueden establecer acciones suficientemente sustentadas para diseñar y establecer acciones para la conservación de la biodiversidad. El desarrollo de estas acciones reside, entre otros aspectos, en comprender los fenómenos naturales que originan y mantienen la biodiversidad, siendo los primeros relativos a fenómenos históricos y evolutivos; el mantenimiento se relaciona con procesos ecológicos y genéticos. El análisis de los procesos históricos y biogeográficos es fundamental para conocer y comprender los patrones actuales de la distribución de las especies.

Los obstáculos principales que han enfrentado los investigadores durante el desarrollo de análisis de la distribución de las especies y por tanto de la proposición de acciones para la conservación han sido, entre otros, la falta de conocimiento sistematizado sobre la biología y distribución de las especies. Así, es necesario establecer estrategias de conocimiento que permitan comprender los patrones de distribución de las especies a través de la integración de técnicas eficientes de manejo de la información disponible.

Actualmente, la utilidad de los sistemas de información ha sido reconocido ampliamente y se han usado extensivamente con el fin de adquirir mayor capacidad para tener acceso a información ambiental relevante. El éxito de estos sistemas depende de la integración de bases de datos con sistemas de

información geográfica, a fin de combinar los medios más efectivos para almacenar, recuperar, analizar y reportar los datos.

El uso de herramientas analíticas como los SIGs, acopladas a bases de datos y al desarrollo de técnicas estadísticas es una opción viable que ha permitido identificar y manejar las limitaciones y los sesgos de la información (BojórquezTapia et al. 1995). En este capítulo se logró generar e integrar una base de datos con un SIG para analizar los patrones de distribución de las especies del género *Chamaedorea* en México, la cual incluyó ejemplares de 39 especies colectados en 20 estados.

A partir de los análisis de la información contenida en la base de datos se identificaron las regiones con mayor diversidad de especies. La región del Sureste resultó la más representativa, en particular el estado de Chiapas, que alberga el mayor número de especies. Asimismo, la revisión del número de registros incluidos en la base de datos mostró que en Chiapas, Veracruz y Oaxaca se ha llevado a cabo una mayor intensidad de colecta (82.5% de los ejemplares depositados en los herbarios consultados).

En relación con la distribución de las especies colectadas en los estados, la base de datos permitió clasificar a las especies en tres grupos con base en su distribución geográfica. Para ello se utilizó el criterio del número de estados en que las especies han sido registradas: restringida, intermedia y amplia. Como era de esperarse, el número de especies con patrones localizados de distribución y consideradas como raras geográficamente fue mayor (51.3% del total). Este grupo presentó un comportamiento similar entre el número de especies y su abundancia en una muestra aleatoria (Ezcurra 1990), en el cual existen muchas especies con bajas frecuencias observadas.

El ámbito de distribución de las especies en relación con su distribución geográfica también pudo ser obtenido del análisis de la información de la base de datos. Esto sugiere similitudes y diferencias entre las especies en sus características ecológicas y funcionales (fisiológicas o morfológicas). Estas diferencias y similitudes no se pudieron identificar solamente con la información contenida en la base de datos; por lo tanto, se utilizaron enfoques especiales para transformar los datos compilados en información útil para el análisis de las variables ambientales que operan sobre la distribución geográfica de las especies. Con base en estos análisis se pudieron identificar las características ambientales generales más representativas del género para los registros georeferenciados.

La integración de modelos matemáticos permitió analizar un conjunto de variables e identificar las que contribuyen en mayor proporción a explicar la variabilidad ambiental y así determinar la distribución de las especies. De esta forma, se identificaron y contrastaron grupos de especies definidos por sus requerimientos ecológicos. La hipótesis propuesta es que las especies dentro de una biota

exhiben algún grado de similitud en sus respuestas ecológicas a las condiciones ambientales bajo las cuales han evolucionado, por tanto podrían compartir similitudes en su subsecuente historia o dispersión (Azuara, en prensa).

Este análisis mostró que en la escala 1:4'000,000 la hipsometría y la vegetación potencial son las variables que explicaron la mayor varianza entre las especies, identificando seis grupos de especies caracterizados por condiciones ambientales específicas. Aunque la escala utilizada no es suficientemente confiable para predecir sitios con áreas con mayor número de especies debido a que no considera a detalle la complejidad ambiental de la región, el método optimiza el manejo y análisis de la información biológica disponible para conocer los mejores predictores ambientales que operan sobre la distribución de las especies del género.

Otro inconveniente de los mapas a pequeña escala es la poca precisión de la predicción de los sitios con mayor número de especies generados a partir de los modelos matemáticos. Como ejemplo se encuentra el grupo 4, para el cual se obtuvo un comportamiento anormal en cuanto a su caracterización por tipos de vegetación en que se distribuyeron los registros de las especies (en bosques de coníferas y encino). Como consecuencia, el modelo mostró la mayor frecuencia esperada en los mismos tipos de vegetación.

Para evitar estas desventajas evidentes en este análisis, se sugiere para futuros estudios utilizar escalas geográficas mayores (1:1'000,000 o 1:250,000) y filtros de información, como mapas de tipos de vegetación y uso del suelo **actualizados**, así como mapas topográficos o modelos digitales de terreno que permitan delinear con más detalle las características ambientales de la región y mejoren la precisión de las predicciones. Debido a que el área de estudio es muy amplia y heterogénea orográficamente, es recomendable elegir regiones o entidades federativas donde exista una mayor riqueza de especies y utilizar escalas más grandes para tener mayor certidumbre en nuestros resultados.

Asimismo, el uso de otras escalas con mayor información permitirá identificar el comportamiento de la distribución de las especies en relación con las variables utilizadas, ya que se ha demostrado que existe un comportamiento diferente en la importancia relativa de cada variable en los distintos niveles jerárquicos de la taxonomía (familias, géneros) y en la escala espacial (Azuara en prensa). Por tanto, aunque el análisis es de carácter exploratorio para poder identificar los mejores predictores de la distribución de las especies del género *Chamaedorea* a nivel nacional, el enfoque utilizado permite el uso de un gran número de datos en el análisis debido a que solamente es necesario un mínimo de información: coordenadas geográficas de los sitios de colecta y mapas de variables ambientales (Bojórquez et al. 1995).

Los resultados de este análisis indican un patrón de combinación de variables similar al de otros grupos de especies en taxa distintos, como los mamíferos (Fa 1989). *En consecuencia, las implicaciones biogeográficas de este tipo de métodos* deben ser analizadas en futuros estudios comparativos.

Bibliografía

- Azuara, M.I. y A. Ramírez. 1994. Técnicas y manejo de información geográfica en bioconservación. *Ciencia y Desarrollo* 118: 58-65
- Azuara, M.I. Entropy of distribution models: its implication in ecology, biogeography and evolution. In Press.
- Burrough. P.A. 1989. Principles of Geographical Information Systems. Clarendon Press, Oxford.
- Brown, J. 1984 On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist* 124 (2): 255-279.
- Bojórquez-Tapia, L.A., I. Azuara, E. Ezcurra and G. Flores. 1995. Identifying conservation priorities in Mexico through geographic information systems and modeling. *Ecological Applications* 5 (1): 215-231.
- Bojórquez-Tapia, L.A., P. Balvanera and A.D. Cuarón. 1994. Biological inventories and computer databases: their role in environmental assessments. *Environmental Management* 13: 545-551.
- Clark University. 1995. IDRISI for Windows. ver. 1.0 Clark Labs for Cartographic Technology and Geographic Analysis. Worcester, Massachusetts, USA.
- Ezcurra, E. 1990. Por qué hay tantas especies raras?. *Ciencias*. Número especial 4:82-88.
- Fa, J.E. 1989. Conservation-motivated analysis of mammalian biogeography in the Trans-Mexican Neovolcanic Belt. *National Geographic Research* 5: 296-316.
- Harvard University. 1990. Graduate School of Design. Laboratory for Computer Graphics and Spatial Analysis. Cambridge, Massachusetts, USA.
- Instituto de Geografía, UNAM. 1990. Atlas Nacional de México.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática INEGI. 1982, Atlas nacional del medio físico. Secretaría de Programación y Presupuesto SPP. México, D.F.
- .tones, J. 1995. Tosca ver. 2.12.
- O'Neill, H.J., R.A. Bingham, G.D. Howell, F.C. Duerden and C. Roberts. 1993. Development of an integrated environmental data base. *Environmental Management* 17 (2):257-265.

Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Primera edición. LIMUSA. México, **D. F.**

Scott, J.M., F. Davis, B. Csuti, R. Noss, B. Butterfield, C. Groves, H. Anderson, S. Caicco, F. D'Erchia, T.C. Edwards, J. Ulliman, and R.G. Wright. 1993. Gap analysis: a geographic approach to protection on biological biodiversity. Wildlife Monographs 123.

Solbrig, O. 1991. Biodiversity. Scientific issues and collaborative research proposals. MAB Digest Series No. 9. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization UNESCO. Printed in Paris, France.

CAPÍTULO 2.

**ESTRUCTURA Y VARIACIÓN GENÉTICA DE
POBLACIONES DE ALGUNAS ESPECIES
DE INTERÉS COMERCIAL DEL GENERO
CHAMAEDOREA EN MÉXICO**

Estructura y variación genética de poblaciones de algunas especies de interés comercial del género *Chamaedorea* en México

INTRODUCCIÓN

Con el fin de analizar los niveles de variación genética y la forma en que esta variación se encontraba estructurada en las poblaciones naturales de algunas especies representativas del género *Chamaedorea*, se realizó un estudio sobre genética de poblaciones de tres especies de este género en México. Las especies elegidas fueron *Chamaedorea alternans*, *Ch. elatior* y *Ch. tuerckheimii*. La primera de ellas, es una especie con la que se cuenta una amplia información sobre su estructura poblacional (Oyama et al. 1992), demografía (Oyama 1990), patrones reproductivos (Oyama 1990), interacciones bióticas (Oyama 1991; Oyama & Dirzo 1991) y genética (OteroArnaiz 1998). La segunda especie, *Ch. elatior*, es la única especie del género que crece en forma de liana. Finalmente, *Ch. tuerckheimii* es una de las especies consideradas en peligro de extinción. Además, estas tres especies son aprovechadas como plantas de ornato y en la construcción de canastos para su comercialización en mercados regionales e internacionales (Hodel 1992; Oyama 1992).

Estas tres especies se eligieron para que pudieran servir como modelos dada la imposibilidad técnica y económica de estudiar genéticamente todas las especies del género.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localidades de muestreo

Se trabajó con un total de 16 poblaciones de tres especies de *Chamaedorea*, *Ch. alternans*, *Ch. elatior* y *Ch. tuerckheimii* distribuidas en distintas localidades de los estados de Veracruz y Tabasco. Para *Ch. alternans* se estudiaron nueve poblaciones localizadas en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (poblaciones denominadas alt 1 hasta alt 7), en Santa Marta (alt 8) y en el Volcán San Martín (alt 9). De *Ch. elatior*, se eligieron cuatro poblaciones, tres en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (denominadas ela 1 a ela 3) y una en Santa Marta (ela4). También se colectaron muestras de tres poblaciones de *Ch. tuerckheimii*, dos

en la Sierra de Santa Marta (tue1 y tue2) y la otra en el ejido Las Flores, Tabasco (tue3).

En todos los sitios se colectaron *tres pinas* de la hoja más joven de cada individuo ubicado en sitios donde *Ch. alternans*, *Ch. elatior* y *Ch. tuerckheimii* fueron dominantes. En el caso de *Ch. tuerckheimii*, es una especie muy rara por lo que se colectaron *muestras de* hojas en los sitios en los que se les encontró presentes independientemente del tamaño de las poblaciones. En Santa Marta se muestrearon 70 individuos de *Ch. elatior* y 70 de *Ch. alternans*, y en San Martín se colectaron *muestras de* 75 individuos de esta última especie.

En la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles, *Ch. alternans* se trabajó en dos sitios permanentes (sitios 1 y 2) previamente seleccionados para estudios demográficos (Oyama, 1984,1987). Se colectaron muestras de 516 individuos en distintos estados de desarrollo desde plántulas hasta individuos reproductivos. Esta intensidad de colecta en estos sitios obedece a que se pretende llevar a cabo un análisis más detallado de la demografía-genética ya que se cuenta con información poblacional de más de diez años para estas poblaciones.

En el caso de *Ch. elatior* muestreamos 312 individuos localizados dentro de los terrenos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles distribuidos en diferentes sitios dentro de la misma Estación. Esto obedece a que las poblaciones se encuentran en parcelas con distintas características de orientación y pendiente por lo que es importante conocer si la subestructuración física a nivel local podría estar determinando una subestructuración genética. Las implicaciones de esto para cuestiones de conservación se discuten en la sección final de este capítulo.

En todos los casos, el material colectado se almacenó en nitrógeno líquido (196°C) para ser transportados al laboratorio en donde se guardaron en un ultracongelador a -80°C hasta su uso en el análisis genético.

Análisis electroforéticos.

Se colectaron muestras de un total de 881 individuos de *Ch. alternans* y *Ch. elatior* en tres localidades de Los Tuxtles, Veracruz, para analizar los genotipos de isoenzimas utilizando electroforesis en geles de almidón.

Se utilizaron cuatro sistemas y se analizaron 15 enzimas. El sistema morfolín-citratos (Wendel y Weeden, 1989) incluyó las enzimas fosfatasa ácida (AcPH;

C. E. 3.2.3.2), fosfogluconato deshidrogenase (6PGD; C.E. 1.1.1.44), 2

isocitrato deshidrogenasa (IDH; C.E. 1.1.1.41), sikimato deshidrogenasa (SDH; C.E. 1.1.1.25); el sistema C (Stuber *et al.*, 1988) incluyó las enzimas diaforasa (DIA; C.E. 1.6.99), glucosa 6 fosfato deshidrogenasa (G6PD; 1.1.1.49), esterasa (EST; 3.1.1.), leucina aminopeptidasa (LAP; 3.4.11.1); el sistema Mitton, a las enzimas aspartato aminotransferasa (GOT; 2.6.1.1), peroxidasa catódica (CPX; 1.11.1.7), peroxidasa anódica (APX; 1.11.1.7), rubisco (RUB; 4.1.1.39); y el sistema D (Stuber *et al.*, 1988) a las enzimas malato deshidrogenasa (MDH; 1.1.1.37), fosfoglucosa isomerasa (PGI; 5.3.1.9), fosfoglucomutasa (PGM; C.E. 5.4.2.2.).

Análisis de datos

Se construyeron matrices de datos con los genotipos inferidos de todos los individuos analizados para cada uno de los loci estudiados. Estas matrices se utilizaron para correr el programa de computadora BIOSYS- 1 (Swofford y Selander, 1981). Con este programa se obtienen en primer lugar las frecuencias alélicas para cada locus en cada población. A partir de éstas, es posible calcular una serie de estimadores que permiten evaluar la cantidad de variación genética dentro de las poblaciones y la distribución de esa variación dentro y entre poblaciones. A esto último se le denomina estructura genética.

Análisis intrapoblacionales. Los estimadores más utilizados para medir la variación genética presente en las poblaciones son (Hartl y Clark, 1989):

Proporción de loci polimórficos o polimorfismo (P). Un locus se considera polimórfico cuando presenta más de un alelo. Puesto que la probabilidad de encontrar más de un alelo en un locus se incrementa conforme aumenta el número de individuos muestreados, se determinó un criterio arbitrario para decidir si un locus es polimórfico independientemente del tamaño de la muestra. De esta manera, se dice que es un locus polimórfico cuando la frecuencia del locus más común no excede el 95 ó el 99%. Para estimar el polimorfismo, únicamente se calcula la proporción de loci que fueron polimórficos con respecto al total de los loci estudiados.

Heterocigosidad promedio esperada (H). Es el porcentaje promedio de loci heterocigos por individuo, o equivalentemente, el porcentaje promedio de individuos heterocigos por locus. Para calcularla, primero se obtiene la heterocigosidad en cada locus como $H = 1 - \sum p_i^2$; donde p_i es la frecuencia de cada uno de los alelos presentes en el locus, y luego se obtiene el promedio para todos los loci estudiados.

Este índice puede tomar valores desde cero (cuando no existe variación genética) a uno.

Número promedio de alelos por locus (A). Es simplemente el resultado de obtener el promedio aritmético del número de alelos presentes en cada uno de los loci estudiados.

Se calcularon estos tres índices para cada una de las poblaciones de las especies de *Chamaedorea*. El polimorfismo se obtuvo tanto con el criterio del 95% como del 99%. La heterocigosidad esperada en cada locus mediante el método de Levene (1949) que da una estimación no sesgada aún cuando los tamaños de muestra sean pequeños. La heterocigosidad observada se obtuvo contando directamente el número de individuos heterócigos por locus.

Para estimar la estructura poblacional se calcularon los estadísticos F de Wright. Estos índices fueron propuestos por S. Wright (1951) y son los más usados para describir la estructura poblacional. Estos índices consideran tres niveles jerárquicos: en una población subdividida podemos hablar de individuos (I), subpoblaciones (S) y la población total (T). HI es la heterocigosidad observada de un individuo en una subpoblación dada; HS es la heterocigosidad esperada de un individuo en una subpoblación equivalente en la que todos los apareamientos se realizaran al azar y HT es la heterocigosidad esperada de un individuo si la población total no estuviera subdividida y los apareamientos se realizaran al azar. Los tres estadísticos son FIS, FST y FIT y se definen como $FIS = (H_s - H_I)/H_S$; $FST = (H_T - H_S) / H_T$; y $FIT = (H_T - H_I) / H_T$.

Por lo tanto, FIS mide la reducción en la heterocigosidad de un individuo debido a apareamientos no al azar dentro de la subpoblación en la que se encuentra, con respecto a una subpoblación ideal en la que todos los apareamientos se realizaran al azar. Puede tomar valores positivos cuando la heterocigosidad es menor que la esperada y negativos cuando la heterocigosidad es mayor que la esperada.

FST mide la reducción en la heterocigosidad esperada de un individuo que se encuentra en una subpoblación con respecto a la esperada en un individuo que se encontrara en una población no subdividida con apareamientos al azar, es decir, mide los efectos de la subdivisión. Toma valores entre cero (ambas poblaciones tienen frecuencias alélicas idénticas) y uno (existen alelos alternativos fijos en cada una de las subpoblaciones).

FIT mide la reducción en la heterocigosidad observada de un individuo que se encuentra en una subpoblación con respecto a la esperada en un individuo en una población no subdividida con apareamientos al azar, es decir, toma en cuenta

conjuntamente los efectos de los apareamientos no aleatorios dentro de las subpoblaciones y los efectos de la subdivisión.

Distancias e identidades genéticas. Otros índices utilizados para estimar las diferencias entre poblaciones en términos de su composición genética son las distancias e identidades genéticas, de las cuales las más frecuentemente utilizadas son las de Nei (1972, 1978). la distancia genética estándar de Nei (1972) entre dos poblaciones se define como:

$$D = - \ln \frac{G_{xy}}{(G_x G_y)^{1/2}}$$

donde G_x , G_y y G_{xy} son las medias de E_{pi}^2 , E_{qi}^2 y E_{pqi} , sobre todos los loci.

y E_{pi}^2 y E_{qi}^2 son iguales a la probabilidad de que dos alelos tomados al azar dentro de una misma población sean idénticos. E_{pqi} es igual a la probabilidad de que, dos alelos tomados uno de cada población, sean idénticos.

Se obtuvo la matriz de distancia genética para todos los pares posibles de poblaciones y con estos datos se construyeron dendogramas mediante el algoritmo UPGMA (Sneath y Sokal, 1973).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El tamaño de muestra por locus para las 16 poblaciones de *Ch. elatior*, *Ch. alternans* y *Ch. tuerckheimii* se presentan en el Cuadro 1. En total, se analizaron 26 loci en 15 enzimas. Tres enzimas presentaron tres loci (AcPH, DIA, EST), cinco dos loci (6PGD, MDH, PGI, PGM, RUB) y el resto de las siete enzimas presentaron sólo un locus (Cuadro 1). El número total de muestras analizadas incluyendo todos los loci, individuos, poblaciones y especies fue de 16 211 (Cuadro 1).

El número de individuos por población y por locos que pudieron ser corridos exitosamente en las electroforesis fue muy variable (Cuadro 1). Por ejemplo, en el caso de *Ch. elatior* se analizaron 107 muestras en las poblaciones *ela 1* en los loci MDH-4 y CPX-1, mientras que el menor número de individuos corridos fueron en las poblaciones *ela2* y *ela4* en los loci RUB-2 y DIA-3 respectivamente. En el Cuadro 1 se pueden observar los detalles de todas las poblaciones de las tres especies estudiadas.

En promedio, se corrieron 43 individuos (intervalo 26-70) para las poblaciones de *Ch. elatior*, 37 (intervalo 15-62) para las poblaciones de *Ch. alternans* y 38 individuos (intervalo 21-61) para *Ch. tuerckheimii* (Cuadro 1).

Cuadro 1. Tamaño de muestra por locus en cada una de las 16 poblaciones de *Chamaedorea elatior*, *Ch. alternans* y *Ch. tuerckheimii*.

Especies	<i>Ch.</i>			<i>Ch. alternans</i>									<i>Ch. tuerckheimii</i>			
	<i>ela 1</i>	<i>ela2</i>	<i>ela3</i>	<i>ela4</i>	<i>alt1</i>	<i>alt2</i>	<i>alt3</i>	<i>alt4</i>	<i>alt5</i>	<i>alt6</i>	<i>alt 7</i>	<i>alt8</i>	<i>alt 9</i>	<i>tue1</i>	<i>tue2</i>	<i>tue3</i>
<i>Loci</i>																
<i>AcPH-1</i>	34	16	14	7	42	40	5	57	16	27	7	29	17	8	38	9
<i>AcPH-2</i>	58	27	25	17	46	65	20	65	14	35	12	22	36	27	70	22
<i>AcPH-3</i>	74	47	31	49	40	30	1	35	20	18	7	54	31	27	65	35
<i>6PGD-1</i>	30	17	24	12	39	55	1	35	27	30	12	46	40	20	64	20
<i>6PGD-2</i>	43	33	28	33	31	41	26	57	23	27	12	41	39	22	66	49
<i>IDH-1</i>	50	29	26	31	40	68	21	65	28	32	14	56	55	22	47	41
<i>SDH-2</i>	71	43	30	36	44	74	29	59	27	36	20	54	60	19	70	50
<i>G6PD-1</i>	85	45	29	41	45	73	25	59	26	33	16	61	59	27	70	31
<i>LAP-2</i>	100	47	31	43	43	67	33	68	27	38	19	49	49	27	69	45
<i>MDH-4</i>	107	57	31	52	46	85	30	63	26	41	20	58	57	27	68	3
<i>MDH-5</i>	105	56	30	56	48	92	33	69	29	46	21	61	65	27	68	3
<i>PGI-1</i>	86	52	29	47	45	86	39	70	26	43	23	63	60	14	27	50
<i>PGI-2</i>	83	50	25	44	37	63	17	60	19	31	12	51	53	27	44	16
<i>PGM-1</i>	47	37	21	39	45	58	19	70	21	29	18	51	52	27	72	17
<i>PGM-2</i>	71	45	33	43	44	69	33	69	25	42	27	62	60	27	72	49
<i>DIA-1</i>	41	24	18	13	35	39	9	35	23	12	4	36	44	19	72	48
<i>DIA-2</i>	36	14	21	26	42	60	32	37	27	22	11	36	40	16	63	46
<i>DIA-3</i>	12	18	14	4	28	49	1	10	19	14	8	10	9	8	49	1
<i>GOT-2</i>	100	57	33	51	49	76	24	51	25	30	12	52	50	27	69	45
<i>APX-2</i>	104	57	33	53	47	88	29	64	27	43	19	62	58	27	72	50
<i>CPX-1</i>	107	57	33	49	42	85	34	65	25	44	19	52	45	26	72	50
<i>RUB-1</i>	104	57	33	51	49	96	43	70	28	46	19	62	63	17	70	50
<i>RUB-2</i>	32	4	6	26	26	48	24	22	21	23	11	13	15	9	29	27
<i>EST-1</i>	91	48	28	13	3	13	22	5	5	3	10	38	2	20	47	13
<i>EST-2</i>	76	32	33	28	35	43	31	67	22	28	17	42	35	26	69	48
<i>EST-3</i>	93	52	29	43	33	61	23	57	25	33	11	53	47	25	66	2

Análisis intrapoblacionales

Las frecuencias alélicas de los 26 loci para las 16 poblaciones de las especies de *Ch. elatior*, *Ch. alternans* y *Ch. tuerckheimii* se presentan en el Cuadro 2. En

general, todas las enzimas reportadas fueron polimórficas aunque para cada especie alguna de las poblaciones fueron monomórficas para ciertos loci específicos. Por ejemplo, la población ela 3 de *Ch. elatior* fue monomórfica para dos enzimas (CPX-1 alelo 1, RUB-1 alelo 1), la población ela1 para tres enzimas (DIA-3 alelo 3, CPX-1 alelo1 y RUB-1 alelo 1), la población ela4 para cuatro enzimas (6PGD-1 alelo 2, DIA-3 alelo 3, RUB-1 alelo 1, RUB-2 alelo 2) y la población ela2 de la misma especie lo fue para cinco enzimas (6PGD-1 alelo2, IDH-1 alelo 2, DIA-2 alelo 3, DIA-3 alelo 3 y RUB-1 alelo 1) (Cuadro 2).

Para el caso de las poblaciones de *Ch. alternans* el número de loci monomórficos fue muy variable desde poblaciones (alta, alt5, alt 8 y alt 9) con un sólo locus monomórfico hasta poblaciones con todos sus loci polimórficos (población alt2) (ver Cuadro 2).

Para *Ch. tuerckheimii* las poblaciones presentaron dos loci monomórficos (tue2) hasta seis (tue3) y siete (tue1) (Cuadro 1).

Una síntesis de los parámetros de variabilidad genética para todas las poblaciones de las tres especies estudiadas se presenta en el Cuadro 3. Para *Ch. elatior* el promedio del número de alelos por locus fue de 2.7 siendo el valor más alto para la población ela 1 con 3.0 alelos por locus y el más bajo en las poblaciones ela2 y ela3 con 2.5. Para *Ch. alternans* el promedio fue de 2.8 siendo el valor más alto de 3.1 para la población alt2 y el más bajo de 2.3 alelos por locus en la población alt 7. Para *Ch. tuerckheimii* el promedio fue de 2.4 con un intervalo de 2.7 alelos por locus (población tue2) a 2.0 (población tue 1) (Cuadro 3).

El porcentaje de loci polimórficos promedio para *Ch. elatior* fue de 81.8% con un intervalo de 88.5% para la población ela 1 a 73.1% para la población ela2. El valor promedio para *Ch. alternans* fue de 88.1% siendo el valor más alto de 96.2% para las poblaciones alt 1, alt2, alt5 y alt 8, y el más bajo de 65.4% para la población alt3. Para *Ch. tuerckheimii* el valor promedio de loci polimórficos fue de 64.1 siendo el valor más alto en la población tue3 y el menor en tue1 (Cuadro 3).

El promedio de la heterocigosidad esperada para *Ch. elatior* fue de 0.316 y el valor promedio observado fue de 0.167. Para *Ch. alternans* el valor promedio esperado fue de 0.389 y el observado de 0.181. Para *Ch. tuerckheimii* el valor

Cuadro 2. Frecuencias alélicas en todas las poblaciones de *Chamaedorea elatior*, *Ch. alternans* y *Ch. tuerckheimii*.

Población																
<i>Ch. elatior</i>				<i>Ch.</i>				<i>Ch.</i>								
<i>Locus</i>	<i>ela1</i>	<i>ela2</i>	<i>ela3</i>	<i>ela4</i>	<i>alt1</i>	<i>alt2</i>	alt3	alt4	<i>alt5</i>	<i>alt6</i>	alt 7	alt8	<i>alt 9</i>	tue1	tue2	tue3
AcPH-1																
1	0.912	0.938	0.857	0.714	0.000	0.025	0.000	0.000	0.000	0.037	0.000	0.293	0.029	0.625	0.855	0.5
2	0.059	0.063	0.143	0.214	0.238	0.350	0.400	0.219	0.188	0.241	0.143	0.638	0.118	0.000	0.105	0.5
3	0.029	0.000	0.000	0.000	0.762	0.625	0.600	0.684	0.813	0.722	0.000	0.034	0.853	0.375	0.000	0.0
4	0.000	4.000	0.000	0.071	0.000	0.000	0.000	0.096	0.000	0.000	0.857	0.034	0.000	0.000	0.026	0.0
5	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.013	0.0
AcPH-2																
1	0.198	0.204	0.260	0.118	0.185	0.085	0.100	0.008	0.321	0.100	0.083	0.114	0.139	0.000	0.000	0.1
2	0.319	0.259	0.280	0.588	0.739	0.685	0.850	0.985	0.679	0.729	0.917	0.795	0.750	0.333	0.286	0.3
3	0.371	0.333	0.320	0.235	0.076	0.192	0.050	0.008	0.000	0.171	0.000	0.091	0.111	0.667	0.657	0.4
4	0.112	0.204	0.140	0.000	0.000	0.038	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.057	0.1
5	0.000	0.000	0.000	0.059	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.0
AcPH-3																
1	0.588	0.543	0.435	0.449	0.225	0.167	0.000	0.643	0.225	0.278	0.000	0.435	0.258	0.000	0.000	0.1
2	0.351	0.457	0.468	0.510	0.475	0.417	1.000	0.300	0.425	0.389	0.429	0.509	0.613	0.981	0.985	0.7
3	0.061	0.000	0.097	0.041	0.300	0.417	0.000	0.057	0.350	0.333	0.571	0.056	0.129	0.019	0.015	0.0
6PGD-1																
1	0.100	0.000	0.354	0.000	0.103	0.082	0.000	0.057	0.296	0.133	0.250	0.098	0.150	0.200	0.328	0.5
2	0.800	1.000	0.646	1.000	0.897	0.918	1.000	0.943	0.704	0.867	0.750	0.902	0.850	0.800	0.672	0.5
3	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.0
6PGD-2																
1	0.151	0.227	0.161	0.182	0.694	0.585	0.865	0.553	0.739	0.500	0.500	0.427	0.218	0.318	0.136	0.0
2	0.000	0.000	0.000	0.000	0.145	0.378	0.135	0.395	0.217	0.333	0.417	0.024	0.628	0.682	0.864	0.9
3	0.849	0.742	0.839	0.667	0.145	0.024	0.000	0.053	0.043	0.167	0.083	0.549	0.154	0.000	0.000	0.0
4	0.000	0.030	0.000	0.152	0.016	0.012	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.0
IDH-																
1	0.160	0.000	0.288	0.645	0.287	0.426	0.000	0.138	0.304	0.188	0.214	0.098	0.164	0.205	0.574	0.1
2	0.840	1.000	0.712	0.355	0.550	0.463	0.762	0.815	0.643	0.734	0.643	0.813	0.827	0.591	0.340	0.3
3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.162	0.088	0.238	0.046	0.054	0.078	0.143	0.089	0.009	0.205	0.085	0.5
4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.022	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.0
SDH-2																
1	0.007	0.023	0.017	0.000	0.159	0.216	0.000	0.000	0.185	0.111	0.000	0.028	0.225	0.000	0.000	0.0
2	0.028	0.000	0.117	0.028	0.739	0.662	1.000	0.814	0.778	0.750	0.900	0.880	0.550	0.000	0.000	0.0
3	0.042	0.047	0.067	0.083	0.000	0.088	0.000	0.076	0.000	0.097	0.000	0.046	0.142	0.000	0.043	0.0
4	0.859	0.907	0.800	0.819	0.102	0.034	0.000	0.110	0.037	0.042	0.100	0.046	0.083	1.000	0.957	1.0
5	0.063	0.023	0.000	0.069	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.0
G6PD-1																
1	0.024	0.000	0.000	0.000	0.011	0.000	0.020	0.017	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.971	0.9
2	0.912	0.933	0.879	0.622	0.744	0.575	0.900	0.839	0.769	0.500	0.656	0.648	0.686	0.000	0.000	0.0
3	0.065	0.067	0.121	0.317	0.244	0.425	0.080	0.144	0.231	0.470	0.344	0.295	0.280	0.000	0.000	0.0
4	0.000	0.000	0.000	0.061	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.030	0.000	0.057	0.034	0.000	0.029	0.0
LA P-2																
1	0.845	0.787	0.823	0.744	0.756	0.552	0.227	0.610	0.667	0.408	0.684	0.510	0.755	0.370	0.239	1.0

2 0.155 0.213 0.177 0.256 0.244 0.448 0.758 0.390 0.333 0.592 0.316 0.490 0.245 0.000 0.101 0.000
3 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.015 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.630 0.659 0.900

MDH-4

1 0.224 0.219 0.210 0.212 0.076 0.112 0.033 0.056 0.058 0.134 0.000 0.198 0.184 0.000 0.015 0.000
2 0.019 0.009 0.016 0.019 0.000 0.006 0.033 0.008 0.000 0.000 0.025 0.026 0.000 1.000 0.985 1.000
3 0.542 0.588 0.629 0.596 0.413 0.300 0.467 0.302 0.327 0.366 0.300 0.267 0.325 0.000 0.000 0.000
4 0.215 0.184 0.145 0.173 0.511 0.582 0.467 0.627 0.615 0.500 0.675 0.509 0.491 0.000 0.000 0.000
5 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.008 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000

MDH-5

1 0.048 0.045 0.017 0.000 0.021 0.038 0.061 0.043 0.017 0.011 0.048 0.230 0.092 0.000 0.000 0.000
2 0.029 0.009 0.033 0.018 0.000 0.043 0.000 0.022 0.052 0.065 0.000 0.016 0.054 0.037 0.029 0.000
3 0.819 0.866 0.817 0.723 0.688 0.668 0.576 0.478 0.603 0.652 0.476 0.443 0.385 0.963 0.971 1.000
4 0.019 0.000 0.000 0.000 0.021 0.000 0.000 0.022 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000
5 0.029 0.027 0.033 0.027 0.083 0.038 0.303 0.304 0.017 0.065 0.190 0.131 0.246 0.000 0.000 0.000
6 0.052 0.045 0.100 0.188 0.188 0.196 0.061 0.094 0.293 0.185 0.095 0.115 0.215 0.000 0.000 0.000
7 0.005 0.009 0.000 0.045 0.000 0.016 0.00 0.029 0.017 0.022 0.190 0.066 0.008 0.000 0.000 0.000
8 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.00 0.007 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000
0

PGI-

1 0.256 0.173 0.241 0.319 0.089 0.297 0.051 0.000 0.096 0.337 0.043 0.175 0.100 0.000 0.056 0.000
2 4721 0.740 0.759 0.681 0.889 0.692 0.897 1.000 0.788 0.500 0.957 0.810 0.858 0.000 0.037 0.180
3 0.023 0.087 0.000 0.000 0.022 0.012 0.051 0.000 0.115 0.163 0.000 0.116 0.042 1.000 0.488 0.780
4 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.040
5 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.019 0.000

PGI-

2 0.904 0.940 0.860 0.693 0.149 0.238 0.059 0.092 0.316 0.145 0.000 0.225 0.349 0.000 0.000 0.063
2 0.096 0.050 0.140 0.057 0.757 0.651 0.882 0.875 0.474 0.806 0.667 0.686 0.623 0.037 0.114 0.094
3 0.000 0.010 0.000 0.114 0.095 0.111 0.059 0.033 0.211 0.048 0.333 0.088 0.028 0.111 0.034 0.063
4 0.000 0.000 0.000 0.136 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.796 0.750 0.719
5 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.056 0.102 0.063

PGM-1

1 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.093 0.125 0.088
2 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.053 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.833 0.840 0.676
3 0.511 0.351 0.048 0.372 0.333 0.241 0.000 0.007 0.429 0.224 0.056 0.392 0.394 0.074 0.021 0.235
4 0.415 0.595 0.833 0.551 0.589 0.586 0.842 0.957 0.429 0.569 0.944 0.588 0.587 0.000 0.014 0.000
5 0.064 0.054 0.119 0.077 0.044 0.147 0.105 0.036 0.095 0.207 0.010 0.020 0.019 0.000 0.000 0.000
6 0.011 0.010 0.000 0.000 0.033 0.026 0.000 0.000 0.048 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000

PGM-2

1 0.211 0.200 0.167 0.035 0.010 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.040 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000
2 0.711 0.722 0.818 0.930 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.093 0.710 0.000 0.000 0.000 0.000
3 0.056 0.056 0.015 0.035 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.037 0.161 0.017 0.000 0.000 0.071
4 0.021 0.011 0.000 0.000 0.205 0.275 0.091 0.014 0.260 0.226 0.019 0.024 0.067 0.019 0.028 0.194
5 0.000 0.011 0.000 0.000 0.614 0.645 0.697 0.862 0.640 0.619 0.704 0.024 0.758 0.981 0.965 0.663
6 0.000 0.000 0.000 0.000 0.170 0.072 0.212 0.123 0.100 0.155 0.148 0.040 0.125 0.00 0.007 0.071
7 0.000 0.000 0.00 0.000 0.011 0.007 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.033 0.00 0.000 0.000
0 0

DIA-

1 0.793 0.750 0.944 0.808 0.614 0.731 1.000 0.943 0.457 0.458 0.625 0.944 0.466 1.000 1.000 0.990
2 0.207 0.250 0.056 0.192 0.371 0.269 0.000 0.043 0.500 0.458 0.375 0.056 0.534 0.000 0.000 0.010
3 0.000 0.000 0.000 0.000 0.014 0.000 0.000 0.000 0.043 0.083 0.000 0.000 0.000 0.000 0.00 0.000
4 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.014 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000

DIA-

2 0.056 0.000 0.000 0.000 0.060 0.250 0.00 0.000 0.037 0.273 0.000 0.764 0.112 0.000 0.000 0.000
2 0.042 0.000 0.071 0.058 0.810 0.742 1.000 0.905 0.741 0.705 1.000 0.236 0.775 0.000 0.000 0.685

3 0.861 1.000 0.929 0.827 0.119 0.008 0.000 0.000 0.185 0.023 0.000 0.000 0.112 0.969 0.865 0.315
 4 0.042 0.000 0.000 0.038 0.012 0.000 0.000 0.095 0.037 0.000 0.000 0.000 0.000 0.031 0.135 0.000
 5 0.000 0.000 0.000 0.077 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000

DIA-

3 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.010 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.750 0.816 1.000
 2 0.000 0.000 0.036 0.000 0.196 0.092 0.000 0.000 0.474 0.143 0.000 0.300 0.056 0.250 0.163 0.000
 3 1.000 1.000 0.964 1.000 0.768 0.898 1.000 1.000 0.526 0.857 1.000 0.700 0.944 0.000 0.020 0.000
 4 0.00 0.000 0.000 0.000 0.036 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000
 0

GOT-2

1 0.015 0.000 0.000 0.029 0.367 0.375 0.313 0.402 0.340 0.383 0.167 0.356 0.230 0.000 0.029 0.000
 2 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.185 0.188 0.144
 3 0.895 0.956 0.955 0.971 0.633 0.625 0.688 0.598 0.660 0.617 0.833 0.644 0.770 0.815 0.768 0.744
 4 0.09 0.044 0.045 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.014 0.111
 0

APX

-2 0.563 0.614 0.621 0.330 0.245 0.409 0.155 0.094 0.278 0.302 0.105 0.403 0.388 0.759 0.667 0.620
 2 0.313 0.254 0.197 0.377 0.574 0.528 0.448 0.719 0.407 0.581 0.842 0.556 0.440 0.185 0.292 0.210
 3 0.101 0.132 0.106 0.283 0.138 0.063 0.190 0.141 0.315 0.116 0.053 0.040 0.172 0.056 0.000 0.000
 4 0.024 0.000 0.076 0.009 0.043 0.000 0.172 0.016 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000
 5 0.00 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.034 0.031 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.042 0.170
 0

CPX

-1 1.000 0.991 1.000 0.918 0.000 0.000 0.191 0.000 0.000 0.000 0.053 0.596 0.022 0.000 0.000 0.000
 2 0.00 0.000 0.000 0.000 0.524 0.541 0.647 0.523 0.480 0.489 0.737 0.144 0.422 0.904 0.972 0.790
 3 0.000 0.009 0.000 0.082 0.000 0.082 0.029 0.008 0.000 0.091 0.000 0.010 0.078 0.000 0.021 0.050
 4 0.000 0.000 0.000 0.000 0.476 0.371 0.132 0.469 0.520 0.420 0.211 0.250 0.478 0.000 0.000 0.160
 5 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.006 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.096 0.007 0.000

RUB-1

1 1.000 1.000 1.000 1.000 1.000 0.990 1.000 1.000 1.000 1.000 1.000 1.000 1.000 1.000 0.857 0.920
 2 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.010 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.143 0.080

RUB-2

1 0.031 0.000 0.000 0.000 0.173 0.177 0.021 0.000 0.071 0.152 0.000 0.115 0.033 0.000 0.000 0.000
 2 0.85 0.750 0.333 1.000 0.827 0.823 0.979 0.955 0.881 0.848 1.000 0.846 0.967 1.000 1.000 1.000
 3 0.109 0.250 0.667 0.000 0.000 0.000 0.000 0.045 0.048 0.000 0.000 0.038 0.000 0.000 0.000 0.000

EST-

1 0.005 0.000 0.000 0.077 0.333 0.000 0.068 0.000 0.300 0.000 0.500 0.026 0.000 0.050 0.043 0.231
 2 0.918 0.885 0.839 0.808 0.333 0.692 0.364 0.100 0.700 1.000 0.300 0.408 0.500 0.050 0.16 0.154
 3 0.077 0.115 0.161 0.115 0.333 0.308 0.545 0.900 0.000 0.000 0.200 0.566 0.500 0.900 0.766 0.615
 4 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.023 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.032 0.000

EST-

2 0.00 0.000 0.000 0.018 0.000 0.000 0.210 0.052 0.000 0.000 0.059 0.000 0.000 0.115 0.087 0.240
 2 0.316 0.266 0.273 0.196 0.214 0.314 0.065 0.030 0.159 0.179 0.000 0.488 0.314 0.135 0.058 0.010
 3 0.684 0.734 0.727 0.768 0.786 0.686 0.726 0.918 0.841 0.732 0.941 0.512 0.686 0.750 0.855 0.729
 4 0.000 0.000 0.000 0.018 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.089 0.000 0.000 0.000 0.000 0.000 0.021

EST-

3 0.694 0.750 0.759 0.593 0.091 0.189 0.000 0.035 0.060 0.030 0.091 0.453 0.149 0.880 0.833 1.00
 2 0.290 0.240 0.207 0.233 0.030 0.098 0.000 0.088 0.100 0.015 0.000 0.453 0.096 0.000 0.030 0.000
 3 0.016 0.010 0.034 0.174 0.788 0.631 1.000 0.754 0.840 0.758 0.864 0.085 0.723 0.120 0.136 0.000
 4 0.000 0.000 0.000 0.000 0.091 0.082 0.000 0.123 0.000 0.197 0.045 0.009 0.032 0.000 0.000 0.000

Cuadro 3. Variabilidad genética en 26 loci en todas las poblaciones de *Chamaedorea elatior*, *Ch. alternans* y *Ch. tuerckheimii*. Un locus se considera polimórfico cuando la frecuencia del alelo más común no excede 0.95. Las expectativas en H-W se calcularon mediante el método no sesgado de Levene (1949). Los errores estándar se muestran entre paréntesis.

Población	Tamaño promedio de muestra por locus	Número promedio de alelos por locus	Porcentaje de loci polimórficos	Heterocigosidad promedio	
				Observada	Esperada en Hardy-Weinberg
<i>C. elatior</i>					
<i>ela 1</i>	70.8 (5.7)	3.0 (0.3)	88.5	0.155 (0.032)	0.314 (0.037)
<i>ela2</i>	39.3 (3.2)	2.5 (0.2)	73.1	0.143 (0.034)	0.276 (0.043)
<i>ela3</i>	26.5 (1.4)	2.5 (0.2)	84.6	0.169 (0.030)	0.316 (0.037)
<i>ela4</i>	34.9 (3.1)	2.8 (0.2)	80.8	0.199 (0.031)	0.356 (0.042)
<i>C. alternans</i>					
<i>alt1</i>	39.4 (1.9)	3.0 (0.2)	96.2	0.212 (0.029)	0.432 (0.032)
<i>alt2</i>	62.5 (4.0)	3.1 (0.2)	96.2	0.218 (0.027)	0.454 (0.028)
<i>alt3</i>	23.2 (2.3)	2.4 (0.2)	65.4	0.089 (0.023)	0.271 (0.046)
<i>alt4</i>	53.2 (3.7)	2.9 (0.3)	76.9	0.153 (0.025)	0.284 (0.040)
<i>alt5</i>	23.1 (1.0)	2.7 (0.2)	96.2	0.196 (0.028)	0.445 (0.029)
<i>alt6</i>	31.0 (2.2)	2.8 (0.2)	92.3	0.205 (0.029)	0.443 (0.035)
<i>alt 7</i>	14.7 (1.1)	2.3 (0.2)	80.8	0.104 (0.026)	0.324 (0.043)
<i>alt 8</i>	46.7 (2.9)	3.1 (0.2)	96.2	0.237 (0.028)	0.429 (0.033)
<i>alt 9</i>	43.9 (3.4)	2.9 (0.2)	92.3	0.214 (0.030)	0.423 (0.037)
<i>C. tuerckheimii</i>					
<i>tue1</i>	21.8 (1.3)	2.0 (0.2)	57.7	0.135 (0.033)	0.221 (0.039)
<i>tue2</i>	61.1 (2.7)	2.7 (0.2)	65.4	0.129 (0.031)	0.244 (0.034)
<i>tue3</i>	31.5 (3.6)	2.4 (0.2)	69.2	0.153 (0.035)	0.298 (0.046)

promedio de heterocigosidad esperada fue de 0.254 y 0.139 para el observado (Cuadro 3).

Análisis intrapoblacionales

Las identidades o similitudes genéticas estimadas con los índices de identidad e identidad no sesgada de Nei (1978) entre todos los pares posibles de las poblaciones de las tres especies de *Chamaedorea* se presentan en el Cuadro 4. En general, se puede observar que las identidades genéticas son mayores entre las poblaciones de cada especie que entre especies. Hay una clara diferenciación específica entre las tres especies. En este mismo sentido, en el Cuadro 5 se presentan los valores de las distancias genéticas estimadas por los índices de Rogers y los distancia genética no sesgada de Nei (1978). Estos resultados corroboran lo expresado anteriormente: los valores de distancia en las poblaciones intraespecíficas son menores que entre especies de *Chamaedorea*.

Los dendrogramas construidos mediante el algoritmo UPGMA a partir de las identidades y distancias genéticas se muestran en las Figuras 1 a 3. En todos los casos se incluyen a las tres especies de *Chamaedorea* estudiadas y el patrón que se puede observar es que las especies de *Ch. elatior* y *Ch. alternans* son más cercanas genéticamente que las poblaciones de *Ch. tuerckheimii*.

Estas tres especies han sido clasificadas en tres subgéneros distintos; *Ch. elatior* pertenece al subgénero *Chamaedorea*, *Ch. alternans* al subgénero *Stephanostachis* y *Ch. tuerckheimii* al subgénero *Chamaedoropsis* (Hodel 1992). Las diferencias genéticas encontradas reflejan claramente la separación taxonómica de estas especies.

Estructura genética

Los valores de F de Wright para estimar los parámetros de la estructura genética de las poblaciones de las tres especies de *Chamaedorea* se presentan en los Cuadros 6 al 8 para *Ch. elatior*, *Ch. alternans* y *Ch. tuerckheimii* respectivamente. Los valores más alto de F se concentran en los FIS y FIT en los tres casos. Para *Ch. elatior* los valores de diferenciación entre poblaciones son muy bajos (0.06) lo cual indica que las poblaciones estudiadas son muy similares genéticamente. La estructuración interna de las poblaciones es bastante alta ya que el 44% de la variación se explica a este nivel en esta especie. Sólo en tres casos los valores de FIS son negativos para los loci DIA-3, MNR-1 y MNR-2, lo cual indica que la

Cuadro 4. Similitud genética entre las poblaciones de tres especies de *Chamaedorea* (*Ch. elatior*, *Ch. alternans* y *Ch. tuerckheimii*). Los valores por debajo de la diagonal corresponden a los estimados de identidad de Nei (1972) y los indicados por encima de la diagonal a los de identidad no sesgada de Nei (1978)

	<i>Ch. elatior</i>				<i>Ch.</i>									<i>Ch. tuerckheimii</i>		
Población	ela 1	ela2	ela3	ela4	alt1	alt2	alt3	alt4	alt5	alt6	alt 7	alt 8	alt 9	tue1	tue2	tue3
<i>C. elatior</i>																
ela 1	***	.997	.969	.965	.673	.682	.603	.616	.668	.667	.609	.796	.706	.556	.547	.520
ela2	.991	***	.977	.957	.666	.671	.612	.616	.658	.658	.605	.783	.700	.571	.554	.520
ela3	.963	.969	***	.942	.656	.667	.608	.612	.643	.640	.608	.778	.675	.541	.538	.506
ela4	.958	.948	.932	***	.714	.730	.651	.655	.699	.702	.670	.813	.728	.570	.575	.534
<i>C. alternans</i>																
alt1	.666	.657	.646	.704	***	.979	.941	.951	.987	.960	.933	.834	.971	.537	.511	.528
alt2	.678	.666	.661	.723	.967	***	.922	.923	.958	.982	.910	.850	.961	.548	.539	.549
alt3	.599	.607	.602	.645	.929	.914	***	.944	.892	.906	.904	.817	.907	.523	.501	.518
alt4	.614	.613	.608	.650	.941	.918	.938	***	.889	.897	.916	.822	.940	.516	.496	.507
alt5	.660	.649	.633	.688	.968	.945	.879	.878	***	.961	.898	.792	.952	.519	.493	.507
alt6	.661	.651	.632	.694	.945	.971	.896	.888	.945	***	.893	.821	.951	.506	.493	.504
alt 7	.602	.597	.599	.660	.916	.897	.890	.905	.880	.877	***	.783	.900	.488	.490	.513
alt 8	.790	.776	.770	.805	.823	.842	.810	.816	.781	.811	.771	***	.825	.493	.479	.495
alt 9	.698	.691	.665	.718	.953	.949	.894	.929	.934	.935	.882	.814	***	.561	.534	.544
<i>C. tuerckheimii</i>																
tue1	.553	.566	.536	.565	.531	.544	.519	.513	.512	.501	.481	.489	.553	***	.986	.935
tue2	.545	.551	.535	.572	.505	.536	.498	.494	.488	.489	.484	.476	.528	.981	***	.944
tue3	.517	.516	.501	.529	.521	.544	.513	.504	.500	.498	.505	.491	.537	.927	.938	***

Cuadro 5. Distancia genética entre todas las poblaciones de *Chamaedorea elatior*, *Ch. alternans* y *Ch. tuerckheimii*. Los valores indicados por abajo de la diagonal son los estimados con el índice de distancia de de Rogers modificada (Wright, 1978) y los valores indicados arriba de la diagonal son los estimadores de distancia no sesgada de Nei (1978).

Población	<i>C. elatior</i>				<i>C. alternans</i>									<i>C. tuerckheimii</i>		
	ela2	ela3	ela4	alt1	alt2	alt3	alt4	alt5	alt6	alt7	alt 8	alt 9	tue1	tue2	tue3	
<i>C. elatior</i>																
ela 1	***	.003	.031	.036	.395	.383	.506	.484	.403	.406	.495	.229	.348	.586	.603	.654
ela2	.081	***	.023	.044	.407	.399	.490	.484	.418	.419	.502	.245	.357	.561	.591	.653
ela3	.161	.150	***	.060	.422	.405	.498	.491	.442	.446	.498	.251	.393	.615	.619	.682
ela4	.168	.192	.214	***	.337	.315	.428	.423	.359	.354	.400	.207	.317	.562	.553	.627
<i>C. alternans</i>																
alt1	.462	.476	.475	.427	***	.021	.060	.050	.014	.041	.069	.181	.030	.621	.672	.639
alt2	.449	.467	.462	.410	.137	***	.082	.080	.043	.018	.094	.163	.039	.601	.618	.600
alt3	.535	.536	.533	.497	.226	.248	***	.058	.114	.098	.101	.202	.097	.648	.691	.658
alt4	.522	.530	.526	.490	.205	.240	.213	***	.118	.109	.088	.196	.062	.661	.702	.678
alt5	.464	.480	.482	.437	.135	.176	.289	.287	***	.040	.107	.233	.049	.656	.707	.678
alt6	.463	.479	.483	.433	.178	.127	.270	.275	.177	***	.114	.198	.050	.681	.707	.686
alt 7	.524	.535	.526	.477	.236	.260	.280	.260	.279	.282	***	.245	.105	.718	.714	.668
alt 8	.367	.387	.384	.347	.320	.298	.359	.350	.354	.328	.383	***	.192	.707	.737	.702
alt9	.441	.454	.464	.419	.166	.172	.271	.222	.196	.193	.277	.329	***	.579	.627	.608
<i>C. tuerckheimii</i>																
tue1	.575	.573	.586	.561	.569	.557	.605	.605	.578	.584	.619	.593	.557	***	.014	.067
tue2	.574	.578	.581	.550	.578	.555	.612	.612	.585	.584	.611	.594	.566	.121	***	.058
tue3	.581	.590	.591	.566	.557	.538	.593	.595	.566	.567	.588	.573	.549	.235	.214	***

Cuadro 6. Resumen de los estadísticos de F en todos los loci en las cuatro poblaciones de *Ch. elatior*.

<i>Locus</i>	<i>Ch. elatior</i>		
	F(IS)	F(IT)	F(ST)
AcPH-1	.408	.438	.050
AcPH-2	.085	.122	.040
AcPH-3	.645	.651	.016
6PGD-1	.760	.804	.184
6PGD-2	.131	.155	.028
IDH-1	.909	.935	.284
SDH-2	.640	.646	.017
G6PD-1	.282	.351	.097
GDH-2	.552	.574	.049
LAP-2	.161	.168	.009
MDH-4	.267	.269	.003
MDH-5	.412	.424	.020
PGI-1	.879	.881	.012
PGI-2	.254	.298	.059
PGM-1	.700	.730	.097
PGM-2	.483	.503	.038
DIA-1	.630	.643	.037
DIA-2	.683	.696	.040
DIA-3	-.037	-.009	.027
GOT-2	.253	.267	.019
APX-2	.452	.474	.041
CPX-1	.407	.439	.053
RUB-2	.912	.940	.320
ME-2	.703	.728	.084
MNR-1	-.241	-.210	.025
MNR-2	-.118	-.108	.009
EST-1	.270	.281	.015
EST-2	.261	.267	.007
EST-3	.605	.614	.022
Promedio	.440	.474	.060

Cuadro 7. Resumen de los estadísticos de F en todos los loci en las nueve poblaciones de *Ch. alternans*.

<i>Locus</i>	<i>Ch. alternans</i>		
	F(IS)	F(IT)	F(ST)
AcPH-1	.689	.791	.330
AcPH-2	.677	.697	.061
AcPH-3	.678	.733	.171
6PGD-1	.738	.755	.068
6PGD-2	.351	.448	.150
IDH-1	.710	.730	.071
SDH-2	.456	.498	.077
G6PD-1	.280	.327	.066
GDH-2	.571	.636	.152
LAP-2	.423	.484	.107
MDH-4	.699	.706	.022
MDH-5	.419	.450	.054
PGI-1	.909	.919	.115
PGI-2	.461	.505	.081
PGM-1	.578	.633	.129
PGM-2	.256	.404	.199
DIA-1	.525	.615	.191
DIA-2	.652	.749	.279
DIA-3	.707	.762	.188
GOT-2	.007	.032	.025
APX-2	.787	.802	.069
CPX-1	.536	.596	.128
RUB-1	1.000	1.000	.009
RUB-2	.530	.556	.055
ME-2	.699	.803	.344
MNR-1	-.705	-.536	.099
MNR-2	.454	.488	.061
EST-1	.641	.743	.284
EST-2	.263	.345	.111
EST-3	.440	.559	.212
Promedio	.482	.556	.143

Cuadro 8. Resumen de los estadísticos de F en todos los loci en las tres poblaciones de *Ch. tuerckheimii*.

Locus	F(IS)	F(IT)	F(ST)
ACPH-1	.845	.875	.196
ACPH-2	-.101	-.071	.027
ACPH-3	.233	.302	.089
6PGD-1	.797	.810	.067
6PGD-2	.564	.603	.089
IDH-1	.837	.861	.150
SDH-2	1.000	1.000	.029
G6PD-1	.758	.760	.010
LAP-2	.044	.112	.071
MDH-4	1.000	1.000	.010
MDH-5	1.000	1.000	.012
PGI-1	.685	.709	.075
PGI-2	.454	.460	.011
PGM-1	.267	.296	.039
PGM-2	.122	.234	.128
DIA-1	-.011	-.003	.007
DIA-2	.387	.657	.440
GOT-2	.384	.391	.011
GOT-3	.547	.715	.370
APX-2	.120	.141	.024
CPX-1	.073	.134	.066
RUB-1	1.000	1.000	.050
EST-1	.671	.691	.060
EST-2	.327	.345	.028
EST-3	.252	.289	.051
EST-4	.038	.100	.065
Promedio	.414	.476	.106

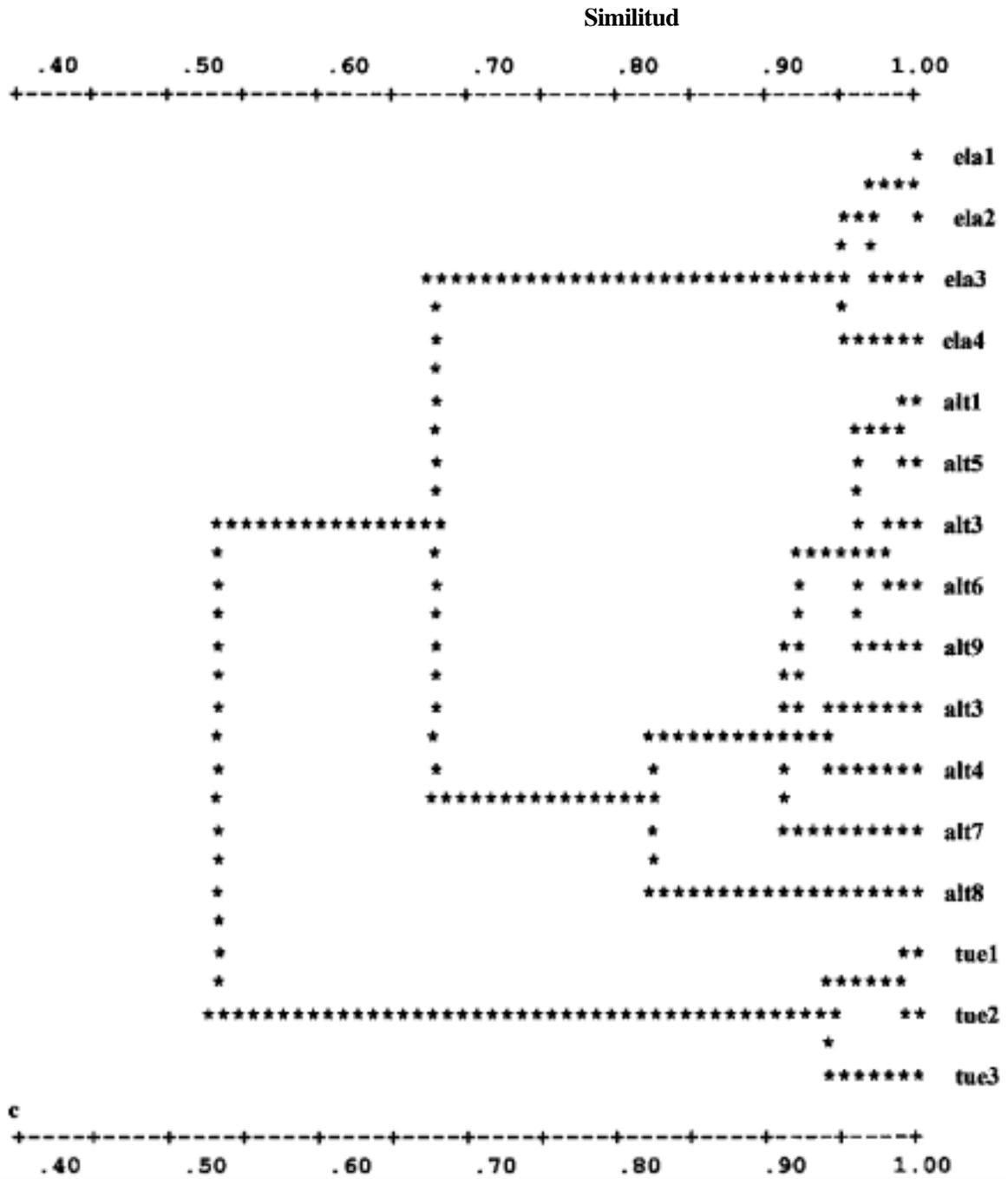


Figura 1. Dendrograma obtenido por un análisis de grupos con base en el algoritmo UPGMA (cluster analysis using unweighted pair group method). El coeficiente utilizado fue el de Nei (1978) (identidad genética no sesgada). Los estadísticos estimados fueron: Farris (1972) 'f' = 2.834; Prager and Wilson (1976) "F" = 3.296; desviación estándar (Fitch and Margoliash, 1967) = 5.199; y coeficiente de correlación co-fenética = .980.

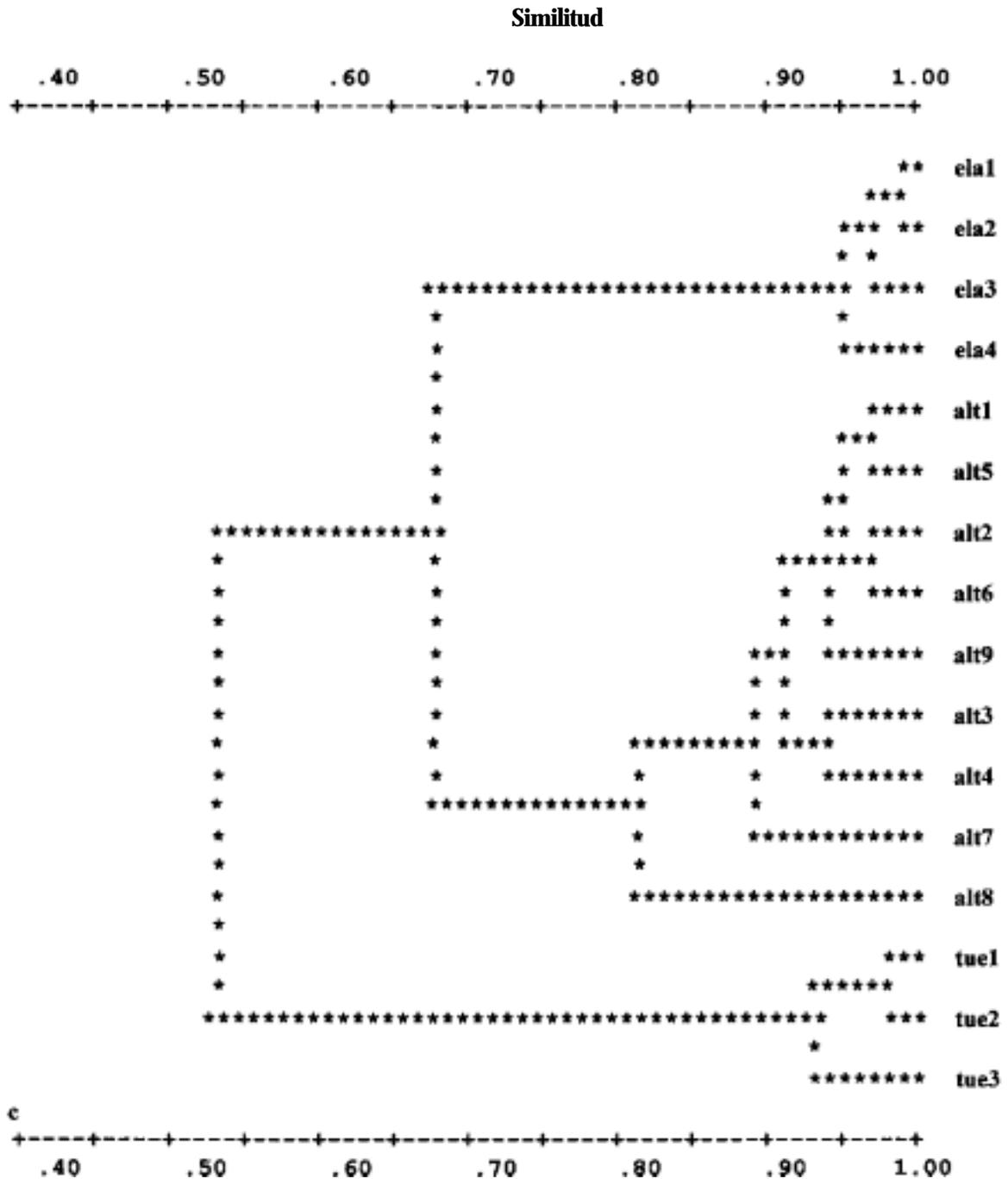


Figura 2. Dendograma obtenido por un análisis de grupos con base en el algoritmo UPGMA (cluster analysis using unweighted pair group method). El coeficiente utilizado fue el de Nei (1972) (identidad genética). Los estadísticos estimados fueron: Farris (1972) $f' = 2.845$; Prager and Wilson (1976) $"F" = 3.345$; desviación estándar (Fitch and Margoliash, 1967) = 5.221; y coeficiente de correlación co-fenética = .980.

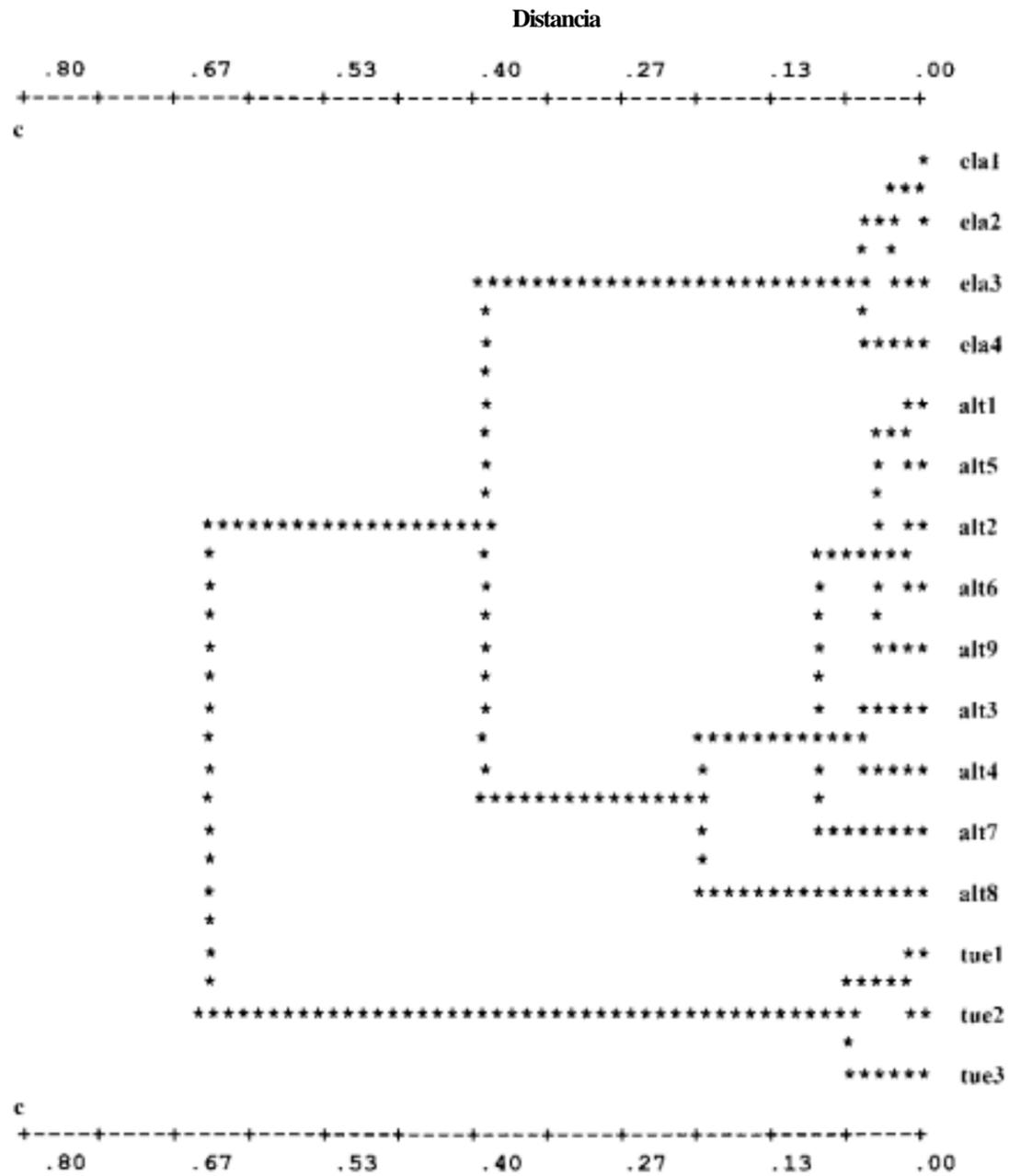


Figura 3. Dendrograma obtenido por un análisis de grupos con base en el algoritmo UPGMA (cluster analysis using unweighted pair group method). El coeficiente utilizado fue el de Nei (1978) (distancia genética no sesgada). Los estadísticos estimados fueron: Farris (1972) "f" = 4.336; Prager and Wilson (1976) "F" = 9.963; desviación estándar (Fitch and Margoliash, 1967) = 21.448; y coeficiente de correlación co-fonética = .977.

mayoría de los loci presentan poca heterocigosidad con respecto a lo esperado en equilibrio Hardy Weinberg (Cuadro 6).

Para *Ch. alternans*, los valores promedio de los estadísticos F fueron más altos para FIT y menores para FST. Nuevamente hay poca diferenciación entre poblaciones, aunque mayor que las poblaciones de *Ch. elatior*, y la mayor estructuración es a nivel intrapoblacional (Cuadro 7). Finalmente, para *Ch. tuerckheimii*, el patrón es muy similar al de *Ch. alternans* y los valores de FIS fue de 0.414, el de FIT de 0.476 y el de FST de 0.106 (Cuadro 8).

Los resultados de este estudio indican que las poblaciones de las tres especies de *Chamaedorea* muestran niveles de variación genética altos comparados con otros reportados para zonas tropicales. Las poblaciones entre especies no se encuentran diferenciados genéticamente aunque la separación genética entre especies es muy clara. En el caso de las poblaciones de *Ch. tuerckheimii* no muestra tendencias distintas a poblaciones comunes como las de *Ch. alternans* a pesar de que se encuentra seriamente amenazadas. Sin embargo, es claro que existen muy pocas poblaciones y en los sitios remanentes, hay muy pocos individuos.

LITERATURA CITADA

- Acquaah G. 1992. *Practical protein electrophoresis for genetic research*. Hong Kong: Dioscorides Press.
- Cardy B. J., Stuber C. W. & Goodman M. M. 1981. *Techniques for starch gel electrophoresis of enzyme from maize (Zea mays), revised*. Institute of Statistics Mimeographs Serie 1317. NC: North Carolina State University.
- Cheliak W. & Pitel J. 1984. *Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from forest tree species*. Berkeley: Petawa National Forestry Institute. Hakim-Elahi A. 1981. *Temporal changes in the population structure of the slender wild oat (Avena barbata) as measured by allozyme polymorphism*. Ph. D. Thesis. University of Carolina, Davis.
- Hartl D. L. & Clark A. G. 1989. *Principles of population genetics*. 2nd. ed. Sinauer Associates, Sunderland. MA.
- Levene H. 1949. On a matching problem arising in genetics. *Annals of Mathematics and Statistics* 20: 91-94.
- Mitton J. B., Linhart Y. B., Sturgeon K. B. & Hamrick J. L. 1979. Allozyme polymorphisms detected in mature needle tissue of ponderosa pine. *Journal of Heredity* 70: 86-89.
- May B. 1992. Starch gel electrophoresis of allozymes. En: Hoezel A. R., ed. *Molecular genetic analysis of populations. A practical approach*. New York: Oxford University Press, 1-27.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106: 283-292.
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Otero-Arnaiz A. 1998. Variación genética y biología reproductiva de *Chamaedorea alternans* mediante el uso de los marcadores moleculares (RAPDs) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Oyama K. 1990. Variation in growth and reproduction in a Neotropical dioecious palm, *Chamaedorea tepejilote*. *Journal of Ecology* 78: 648-663.
- Oyama K. 1991. Seed predation by a curculionid beetle on the dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Principes* 35: 156-160. 9

- Oyama K. 1992. Conservation and exploitation of tropical resources: the case of *Chamaedorea* palms. *Evolutionary Trends in Plants* 6: 17-20.
- Oyama K. & Dirzo R. 1991. Ecological aspects of the interaction between *Chamaedorea tepejilote*, a dioecious palm and *Calyptocephala marginipennis*, a herbivorous beetle, in a Mexican rain forest. *Principes* 35: 86-93.
- Oyama K., Dirzo R. & Ibarra-Manríquez G. 1992. Population structure of the dominant palm species in a Mexican rain forest. *Tropics* 2: 23-28.
- Pasteur N., Pasteur G., Bonhomme F., Catalan J. & Britton-Davidian J. 1988. *Practical isozyme genetics*. England: Ellis Horwood Limited.
- Richardson B. J., Baverstock P. R. & Adams M. 1986. *Allozyme electrophoresis. A handbook for animal systematics and population studies*. Australia: Academic Press.
- Sneath P. H. A. & Sokal R. R. 1973. *Numerical taxonomy*. W. H. Freeman, San Feo.
- Soltis D. E., Haufler C. H., Darrow D. C. & Gastony C. J. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. *American Fern Journal* 73: 9-27.
- Stuber C. W., Wendel J. M. & Goodman M. M. 1988. Techniques and scoring procedures for starch gel electrophoresis of enzymes from maize (*Zea mays*). *Technical Bulletin* 286. NC: North Carolina State University.
- Swofford D. L. & Selander R. K. 1981, *BIOSYS-1 (release 1.7): a computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics*. Users manual. Illinois Natural History Survey, Illinois.
- Tanksley S. D., Orton T. J. 1983. *Isozymes in plant genetics and breeding*. Amsterdam: Elsevier, 443-472.
- Wendel J. F., Weeden N. F. 1989. Visualization and interpretation of plant isozymes. En: Soltis D. E., Soltis P. S., eds. *Isozymes in plant biology*. Portland: Dioscorides Press, 5-45.
- Wright S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* 15: 323-354.

CAPÍTULO 3.

**VARIACIÓN GENÉTICA DE
CHAMAEDOREA ALTERNANS Y SU RELACIÓN
CON ALGUNOS PARÁMETROS DEMOGRÁFICOS
EN LA SELVA DE LOS TUXTLAS, MÉXICO**

Resumen

En este trabajo se describen la variación y estructura genética a nivel de ADN de una población de la palma *Chamaedorea alternans* creciendo en la selva de 'Los Tuxtlas' revelada por medio de los marcadores moleculares RAPDs. Se analiza la relación entre la variación genética y algunos parámetros demográficos como categorías de edad, tamaño, producción de estructuras reproductivas y sexo. Se amplificaron un total de 53 fragmentos con 5 oligonucleótidos. El polimorfismo fue de 0.75 en los individuos adultos y de 0.89 cuando se incluyeron los datos de las plántulas. La probabilidad de encontrar 2 palmas adultas con el mismo patrón de bandeo fue de 1.5×10^{-6} con los 5 oligonucleótidos utilizados. Los elevados niveles de diversidad genética ($H = 0.3$) pueden ser mantenidos por el flujo génico causado por la dispersión del polen y de las semillas y sugieren que *C. alternans* no ha sufrido efectos importantes por deriva génica o por endogamia. El que no se hayan encontrado diferencias significativas ($P=0.05$) en los niveles de variación genética entre las distintas categorías consideradas y los bajos niveles de diferenciación genética entre subpoblaciones ($G_{st}=0.0332$), categorías de edad ($G_{st}=0.039$) y tamaño ($G_{st}= 0.1091$) confirman la existencia de un elevado flujo génico espacial y posiblemente temporal. Sólo siete de 38 loci presentaron diferencias significativas ($P=0.05$) en las frecuencias alélicas entre las subpoblaciones. Por otro lado, siete loci son polimórficos en las plántulas y monomórficos en los adultos, esto indica que existe un flujo génico vía polen de una fuente diferente de los individuos muestreados. La tendencia que se observa en la producción de estructuras reproductivas durante el período 1995-1995 es que entre más homocigoto recesivo es un individuo, mayor es la producción, excepto en el número de flores por inflorescencia, aunque la única relación significativa ($P=0.05$) fue con la producción de infrutescencias. Los niveles de diferenciación entre sexos fueron también muy bajos ($G_{st} = 0.056$) y no se presentó ninguna banda exclusiva para uno de los sexos.

Introducción

El estudio de la evolución es en parte, el estudio de la variación entre los organismos y sus consecuencias. La estructura genética de una población determina el potencial evolutivo de una especie y es afectada tanto por factores demográficos como genéticos. Los factores demográficos incluyen todos los procesos que determinan la historia de vida de una especie y los factores genéticos incluyen procesos como la mutación, recombinación, deriva génica y selección (Nei, 1987; Hartl y Clark, 1989).

La variación genética de una población esta formada por la suma de toda la variación genética entre los individuos dentro de una población y se mide con parámetros como el polimorfismo, P y la diversidad genética o heterocigosidad promedio, H . Un locus se considera polimórfico si su alelo más común presenta una frecuencia mayor de 0.95 (Hartl y Clark, 1989). La diversidad genética, H es el porcentaje de heterócigos por locus esperados de la población, es decir, la proporción esperada de loci heterócigos en un individuo escogido al azar. Para medir la distribución de la variación genética la diversidad genética total de la población (H_t) puede descomponerse en la diversidad genética dentro (H_s) y entre (D_{st}) subpoblaciones. La magnitud relativa de la diferenciación genética entre subpoblaciones puede ser medida mediante el coeficiente de variación genética, $G_{st} = D_{st}/H_t$, que varía de 0 a 1 (Nei, 1987).

Utilizando estos parámetros se han determinado los niveles de variación y la estructura genética dentro de diferentes especies, mediante la variación en la electroforesis de proteínas (Harris, 1966; Lewontin y Hubby, 1966). Revisiones recientes de un gran número de este tipo de estudios han revelado por un lado, que la mayor parte de los estudios de genética de poblaciones se han llevado a cabo con especies de comunidades de climas templados, principalmente anuales, perenes de vida corta o

coníferas; y que son escasos los trabajos de este tipo con herbáceas de vida larga, especies de árboles de angiospermas o de monocotiledóneas y por otra parte, que la variación genética en las poblaciones vegetales no se distribuye al azar y que los niveles y estructura de esta variación son afectados por el sistema de apareamiento, flujo génico, dispersión y selección (Howe *et al.*, 1985; Hamrick y Loveless, 1986; Hamrick, 1990; Hamrick *et al.*, 1992; Loveless, 1992).

Uno de los factores más importantes que moldea la estructura genética de las poblaciones es el flujo génico, niveles elevados de flujo génico aumentan el tamaño efectivo de las poblaciones y reducen la diferenciación local por deriva génica o selección natural; mientras que si el flujo génico es limitado se reduce el tamaño efectivo de las poblaciones y aumenta la diferenciación entre subpoblaciones (Fleming y Heinhaus, 1981; Levin, 1988; Howe, 1989; 1990; Slatkin, 1993). El flujo génico esta dado por la dispersión de polen y de semillas (Levin, 1981).

Una baja dispersión de polen puede resultar en elevadas tasas de autofecundación o fecundación entre individuos cercanos. La mayoría de los árboles tropicales presentan altos niveles de fecundación cruzada y el dioicismo es relativamente común (Bawa y Opler, 1975; Bawa, 1980; Bullock, 1985). El estudio de la estructura genética poblacional y de los sistemas de apareamiento de los árboles tropicales ha mostrado que con pocas excepciones (ver Murawski *et al.*, 1990; Murawski y Hamrick, 1991; Murawski *et al.*, 1994), la tasa de entrecruzamiento es mayor de 0.80 (e.g. O'Malley y Bawa, 1987; O'Malley *et al.*, 1988; Eguiarte *et al.*, 1992; Boshier *et al.*, 1995).

La dispersión de semillas es el segundo componente del flujo génico en las poblaciones. Algunos autores (Levin, 1981; Fenster, 1991; Rasmussen y Brodsgaard, 1992) consideran que el flujo génico vía semillas es menor que el flujo génico vía polen, lo cual puede explicar en parte porque el mecanismo de polinización predice de manera más adecuada la distribución de la variación genética dentro

y entre poblaciones que el mecanismo de dispersión de semillas (Hamrick y Godt, 1989; Hamrick *et al.*, 1992). Aunque Hamrick (1993) estudiando tres especies tropicales con diferentes densidades poblacionales y mecanismos de dispersión de semillas encontró que las especies con semillas dispersadas por viento y con baja densidad poblacional presentan una mayor estructura genética en sus plántulas que las especies con semillas dispersadas por animales o con densidades mayores.

Entonces, entre otros factores, el flujo génico vía polen y vía semillas, así como la distribución espacial de los individuos dentro de una población tienen importantes efectos sobre la estructura genética. Particularmente, en las comunidades de selva tropical se presenta una gran diversidad de especies, de las cuales algunas presentan una gran abundancia y densidad, mientras que otras son poco abundantes (Hubbell y Foster, 1983; Bongers *et al.*, 1988). Los individuos reproductivos de especies poco abundantes pueden estar muy separados entre sí, lo cual podría resultar en autofecundación (Murawski *et al.*, 1990; Murawski y Hamrick, 1991) o bien, promover el flujo de polen a largas distancias (Boshier *et al.*, 1995). En las especies con elevadas densidades poblacionales podría ser mayor la probabilidad de apareamientos entre individuos cercanos y posiblemente emparentados (Hamrick y Loveless, 1986; Bawa y Ashton, 1991; Loveless, 1992).

Los datos de 97 estudios de la genética de especies tropicales leñosas (Loveless, 1992) han mostrado que los niveles de diversidad genética son elevados para los árboles tropicales y que gran parte de esta diversidad se presenta a nivel intrapoblacional (Hamrick y Godt, 1989; Hamrick, 1990; Loveless, 1992), lo cual se explica por las elevadas tasas de fecundación cruzada en árboles tropicales debido a sistemas como el dioicismo, protandria, heterostilia e incompatibilidad genética (Bawa, 1974; Bawa y Opler, 1975; Baker *et al.*, 1983; Bawa *et al.*, 1985). Aún cuando el conocimiento actual sobre la ecología, genética y evolución de las especies de selva es fragmentario, el uso de las

técnicas de la electroforesis de enzimas y de los marcadores moleculares, así como el estudio de la polinización, biología reproductiva y sistemas de apareamiento incrementarán nuestro entendimiento de la biología de las especies de selva, necesarios para su conservación y manejo (Bawa, 1990, Bawa y Krugman, 1991).

Como se mencionó anteriormente, la estructura genética de las poblaciones ha sido determinada comúnmente mediante la variación enzimática. Esta técnica se basa en las diferencias de carga eléctrica y peso molecular entre variantes de enzimas específicas, las cuales pueden ser diferenciadas por medio de una electroforesis. Desafortunadamente la electroforesis de enzimas presenta algunas limitaciones: los genes detectados no son representativos del genoma en general, debido a que sólo pueden ser estudiados los genes que codifican para enzimas solubles, y de estos sólo se detectan las diferencias de nucleótidos que cambian la composición de aminoácidos y sólo los cambios de aminoácidos que pueden cambiar la carga o peso molecular de la molécula pueden ser identificadas; por lo tanto, el polimorfismo que revelan es limitado (Schaal *et al.*, 1991).

Existen varias *formas de detectar* un mayor polimorfismo genético directamente de la molécula de ADN. Los marcadores moleculares basados en la reacción en cadena de la polimerasa (PCR, "Polymerasa chain reaction"; Saiki *et al.*, 1985; Scharf *et al.*, 1986) incluyendo el polimorfismo en longitud de endonucleasas de restricción (RFLP-PCR, "Restriction fragment length polymorphisms based on PCR"), minisatélites (VNTR, "Variable Number of Tandem Repeats", Jeffreys *et al.*, 1985) y RAPDs ("Random Amplified Polymorphic DNAs", Welsh y McClelland, 1990 ; Williams *et al.*, 1990 ; Caetano-Anollés *et al.*, 1991) son una variedad de técnicas apropiadas para estudios de genética de poblaciones en plantas (Bachmann, 1994). En particular los RAPDs aún cuando se trata de marcadores dominantes, han sido más utilizados debido a que es una técnica sencilla y el número de

oligonucleótidos disponibles es ilimitado, muestrean aleatoriamente el genoma y no requieren de un conocimiento previo de la secuencia de ADN. Esta técnica se basa

en la probabilidad estadística de que se presenten sitios complementarios a un oligonucleótido diseñado aleatoriamente a lo largo del genoma. Los polimorfismos (diferencias en el número de bandas) entre los individuos generados por los RAPDs se deben a cambios en la secuencia de los nucleótidos en los sitios de acoplamiento y por inserción o delección de los fragmentos en estos sitios (Williams *et al.*, 1990).

Los resultados de los estudios que utilizan los RAPDs para describir la variación y estructura genética de las poblaciones (e.g. Mosseler *et al.*, 1992; Gustafsson y Gustafsson, 1994; Peakall, 1995; Roelofs y Bachmann, 1995; Steward y Excoffier, 1996; Paran *et al.*, 1997) han encontrado niveles mayores de variación y han permitido estudiar la estructura genética en especies en las cuales se había detectado poca o nula variación con enzimas (Brauner *et al.*, 1992; Rossetto *et al.*, 1995; Friar *et al.*, 1996; Tuskan *et al.*, 1996).

En este trabajo se estudian los niveles de variación y la estructura genética, así como su relación con parámetros demográficos como categorías de edad, tamaño, sexo y producción de estructuras reproductivas de una población de *Ch. alternans* en la selva tropical de Los Tuxtlas mediante el uso de los marcadores moleculares RAPDs.

Objetivos:

1. Describir la variación y estructura genética de una población de *Chamaedorea alternans* en la selva de "Los Tuxtlas" por medio de los marcadores moleculares RAPDs.
2. Estimar si existen diferencias en la variación genética entre las diferentes categorías de

tamaño, edad y sexo.

3. Determinar la relación entre la variación genética y la producción de estructuras reproductivas durante el periodo reproductivo de 1995-1996.

Sistema de estudio

Ch. alternans es una palma dioica, anemófila y con frutos carnosos. Es de las especies más comunes del sotobosque de Los Tuxtlas (Oyama, 1984; Bongers *et al.*, 1988). Estudios previos de esta especie han documentado algunos aspectos de su biología (*cf. C. tepejilote*). Análisis detallados de los parámetros demográficos a nivel individual y de población mostraron que la predación de semillas por la larva del curculiónido *Eugeraeus unifasciatus* Campion (Oyama, 1991) y la mortalidad de plántulas son los estados más críticos de su ciclo de vida; y que individuos del mismo tamaño pueden producir diferencialmente inflorescencias por dos órdenes de magnitud (Oyama, 1987; 1990). El estudio de la fenología reproductiva de esta especie (capítulo anterior) indica que existe una gran variación en el rendimiento de frutos entre los individuos de *Ch. alternans* y éste parece estar limitado por una combinación de limitación de recursos, polen y posiblemente depresión por endogamia. Por otro lado, sólo una pequeña fracción de la población contribuye a la producción de frutos anual. En observaciones fenológicas llevadas a cabo durante 4 años, 15 individuos de la población produjeron más del 82% de los frutos (Oyama, 1987), y observaciones durante un período reproductivo (capítulo anterior) indican que 5 individuos (20% de los individuos reproductivos femeninos) produjeron el 75% de los frutos de la población, lo cual puede tener implicaciones sobre la estructura genética de la población.

Sitio de estudio

La colecta de material se llevó a cabo en un sitio permanente de 600m² dentro de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". La descripción del sitio se presenta en el capítulo anterior.

Métodos.

Material vegetal. Se midió y cuantificó el número de nudos de todos los *individuos reproductivos de la población dentro de un área de 600 m² y se registró su sexo* (periodo reproductivo de 1995, 62 individuos en total: 25 femeninos y 37 masculinos). Se colectaron hojas de cada uno de estos individuos, se lavaron y se congelaron en nitrógeno líquido para su transporte y se almacenaron a -80°C hasta la extracción de ADN. Durante la época de fructificación (1996) se colectaron semillas de cada individuo. Se germinaron y se dejó crecer a las plántulas en una cámara de crecimiento hasta tener un tamaño adecuado para la extracción de ADN (Se utilizaron un total de 86 plántulas).

Trabajo de laboratorio.

La extracción de ADN de *Ch. alternans* se llevó a cabo siguiendo el protocolo recomendado para árboles tropicales (de la Cruz *et al.*, 1995) y posteriormente se purificó el ADN siguiendo un protocolo de limpieza. Los extractos de ADN se analizaron en geles de agarosa al 0.8%. La cuantificación de ADN se determinó usando un mini-fluorómetro (Hoefler Scientific Instrumente).

Amplificación de ADN. Se probaron 20 oligonucleótidos decámeros de Operon Technologies Inc. (Alameda Calif, USA) como primers para la amplificación. Con 11 de estos oligonucleótidos se obtuvieron amplificaciones. Se utilizaron primers con un contenido de G o C no mayor del 60%, éstos se eligieron tomando en cuenta la cantidad y claridad de las bandas amplificadas y el polimorfismo. El volumen total de la reacción fue de 25 ul conteniendo 10 ng de

ADN genómico, 1 x buffer (Promega; 50mM KCl, 10 mM Tris HCl, pH9. 0.1% Triton x-100, 2 mM MgCl₂, 0.1 mM de cada nucleótido dATP, dCTP, dGTP y dTTP, 0.2 pM del primer y 1.5 U de Taq DNA polimerasa (Promega). Cada reacción se llevo a 30 μ l con aceite mineral estéril para evitar la evaporación durante la reacción.

Las amplificaciones se llevaron a cabo en un termociclador modelo PTC-100 (MJ Research) programado a 45 ciclos de 1 min a 94° C (desnaturalización), 1 min a 38°C (alineación), 30s a 54°C (para evitar alineaciones erróneas), 2min a 72°C (extensión) con una extensión final de 15 min a 72°C. Los productos de la amplificación fueron separados en geles de agarosa al 1.4% corridos a 120V en 0.5x TBE por 4 h. Los geles se tiñeron con bromuro de etidio y se visualizaron y fotografiaron con luz UV.

Análisis. Los fragmentos de cada locus fueron tomados como presente (1) o ausente (0) para cada uno de los individuos. Sólo se tomaron en cuenta las bandas que podían identificarse claramente en todos los individuos, eliminados del análisis aquellos para los cuales no se logró obtener un patrón de bandeo claro para el total de las bandas. Cada banda fue considerada como un locus independiente.

Se llevó a cabo una correlación pareada de Spearman entre las bandas obtenidas. Las bandas para las cuales la correlación fue perfecta (1 ó -1) fueron eliminadas. Este procedimiento asegura que un sólo locus fue muestreado (Whitkus *et al.*, 1997). Para eliminar sesgo en las estimaciones de los parámetros de diversidad genética se eliminaron los loci cuya frecuencia de homócigos recesivos fuera mayor de $3/N$, donde N es el número de individuos de la población (Lynch y Milligan, 1994).

La población fue subdividida en masculino (n = 35) y femenino (n = 17) y en plántulas (n = 86) e individuos reproductivos (n = 52) para el análisis por edades. En el caso de número de inflorescencias producidas y longitud de la palma la subdivisión de la población se hizo de manera diferencial entre sexos (Tabla 1), ya que se han observado diferencias en estos parámetros entre

sexos (Oyama, 1987). Para ver si existe una estructura espacial de la población se consideraron dos parches de 16 individuos dentro de ésta separados entre si por 10m de distancia. Para cada caso y cada componente de la población se calcularon los siguientes parámetros genéticos: el número efectivo de alelos (n_e), la diversidad genética (h , Nei, 1973) y el índice de diversidad de Shannon (l). Además se llevó a cabo el análisis de diversidad genética para poblaciones subdivididas (Nei, 1987). Todos los parámetros poblacionales fueron calculados por medio del programa GENPOP desarrollado por Raymond y Rousset (1995a, b) para datos dominantes y diploides. Aún cuando se siguieron las restricciones en el número de bandas tomadas en cuenta para el análisis (Lynch y Milligan, 1994; Whitkus *et al.*, 1997), puede existir un sesgo en las estimaciones de diversidad genética debido a la dominancia del marcador. Sin embargo, el objetivo de este trabajo es comparar los niveles de diversidad entre los componentes de la población, lo cual no se ve afectado si consideramos que este sesgo se distribuye aleatoriamente dentro de la población.

Tabla 1. Categorías de subdivisión de la población en función de la longitud de los individuos y del número de inflorescencias producidas durante el período de floración de 1995-1996.

	Categoría	femeninos (n)	Masculinos (n)	Total
Longitud (cm)	1	0-100 (7)	0-150 (22)	29
	11	100-200 (6)	151-300 (9)	15
	111	> 200 (4)	> 300 (4)	8
Número de inflorescencias	A	1-4 (12)	1-7 (14)	26
	B	5-8 (2)	8-14 (15)	17
	C	> 8 (3)	>14 (6)	9

Se llevaron a cabo correlaciones paramétricas de la variación genética con respecto a la producción de estructuras reproductivas durante el periodo de 1995-1996. Las características reproductivas fueron el número de inflorescencias, el número de flores, flores por inflorescencia, número de infrutescencias, número de frutos y rendimiento de frutos (frutos/flores) por individuo. La variable

independiente utilizada fue la proporción del número de bandas por individuo como una estimación de la variación genética obtenida con los RAPDs.

Para complementar los resultados se emplearon los métodos de taxonomía numérica para estimar las relaciones genéticas entre los individuos en la población. Debido a que existen varias posibles razones para la ausencia de un fragmento específico en los datos obtenidos con RAPDs (Bowditch *et al.*, 1993; Backeljau *et al.*, 1995), el uso de un coeficiente que omita la consideración de los datos negativos es más adecuado. En este caso se utilizaron los coeficientes de similitud de Dice: $d(J,K) = 2N_{J,K}/(N_J + N_K)$ y de Jacard: $J_d(J, K) = 1 - N_{J,K}/(N_J + N_K) - N_{J,K}$ donde J y K son dos diferentes plantas, $N_{J,K}$ es el número de bandas compartidas y N_J y N_K es el número total de bandas de las plantas J y K respectivamente. La probabilidad de encontrar 2 individuos con el mismo patrón de bandeo (P) se calculó como la similitud promedio (5) elevada por el número promedio de bandas por planta (N): S^N (Nybom y Hall, 1991).

Con cada una de las matrices de similitud se llevó a cabo un análisis de clasificación aglomerativa (UPGMA, "unweighted pair group method") y se generó la clasificación consenso para ambos coeficientes utilizando el programa NTSYS-pc (Rohlf, 1993).

Resultados

El número de fragmentos de ADN amplificados por cada primer varía de 8 a 13 (Tabla 2). El tamaño de los fragmentos va de 452 a 2028 pb. Se amplificaron un total de 53 fragmentos producidos por los 5 primers, de los cuales el 75% fueron polimórficos en los individuos adultos, aumentando el polimorfismo a 89% cuando se incluyeron los datos de las plántulas. Se eliminaron 10 individuos del análisis debido a que no se encontró un patrón de bandeo claro para las 53 bandas.

Tabla 2. Resumen de los datos obtenidos con los marcadores moleculares RAPDs con 5 primers para n = 136 plantas de *Chamaedorea alternans* (52 adultos y 86 plántulas). En esta tabla se muestra la secuencia, el número de bandas obtenidas, el número de bandas promedio así como el intervalo por genotipo y el tamaño de las bandas. Se muestra también la probabilidad de encontrar a 2 individuos con el mismo patrón de bandeo (P, ver texto) para cada primer.

Secuencia del primer 5 a 3''	Número de bandas (polimórficas: adultos, población total)	No. promedio de bandas/planta (pares de bases) (intervalo)	Tamaño	p
F9 CCAAGOTTCC	13(9, 11)	8.9(6-11)	452-1845	0.33
F13 GGCTGCAGAA	11(8, 11)	9.0(7-11)	492-2028	0.53
F14 TGCTGCAGGT	13(11, 12)	8.7(6-12)	522-1660	0.19
F15 CCAGTACTCC	8(6, 7)	6.1(3-8)	676-1722	0.54
F16 GGAGTACTGG	8(6, 6)	4.7(3-7)	675-1170	0.58
total	53(40, 47)	37.33(32.43)	452-2028	1.5x10 ⁻⁶

El análisis de correlación por rangos de Spearman redujo el análisis a las bandas polimórficas, reduciendo de esta forma la posibilidad de duplicar el muestreo del mismo locus. Con el tamaño de muestra de 52 para el análisis de la población adulta y de 138 para el análisis de adultos y plántulas no se presentaron loci cuya frecuencia fuera mayor de 0.94 o de 0.97 respectivamente, a excepción de los loci monomórficos. Los parámetros genéticos se basaron únicamente en los loci polimórficos para satisfacer esta restricción (40 loci para adultos y 47 para adultos y plántulas de un total de 53 loci).

Con el oligonucleótido F14 la probabilidad de encontrar 2 individuos con el mismo patrón de bandeo fue de 0.19 (tabla 2); con los datos generados por 2 (F9 y F14) y 3 oligonucleótidos (F9, F13 y F14) esta probabilidad disminuye a 1.6×10^{-2} y 3.14×10^{-3} respectivamente. Para cada individuo adulto se obtuvo un patrón único con los 5 oligonucleótidos utilizados ($P = 1.5 \times 10^{-6}$).

Estructura espacial de la población.

Para cuantificar la estructura espacial de la población se consideraron dos subpoblaciones de 16 individuos reproductivos cada una. El número promedio de alelos por locus (n_a) fue mayor que el número efectivo de alelos por locus (n_e) en este y en los siguientes casos indicando que uno de los alelos es más común que el otro. La heterosis total esperada para la población fue de $H_t=0.3398$. La mayoría de la variación genética se presenta entre los individuos, $H_s=0.3285$ y el coeficiente de diferenciación entre las subpoblaciones fue de sólo $G_{st}=0.0332$. Con una migración (N_m) de 7.28 por

generación entre las subpoblaciones. La variación genética de la población 1 fue ligeramente menor ($h = 0.3198, l=0.4729$) que la de la población 2 ($h=0.3372, l=0.5025$), aunque estas diferencias no son significativas ($t, p<0.05$). Sólo siete de los 38 loci presentaron diferencias significativas en las frecuencias alélicas entre las subpoblaciones y se trata de loci monomórficos en una subpoblación y polimórficos en la otra (tabla 3).

Tabla 3. Frecuencias alélicas para dos subpoblaciones de *Chamaedorea alternans* y la prueba de χ^2 para la heterogeneidad en frecuencias alélicas entre las subpoblaciones para los 38 loci polimórficos.

Locus	Población 1		Población 2		χ^2	p
	Alelo 0	Alelo 1	Alelo 0	Alelo 1		
9,2	0.5000	0.5000	0.3536	0.6464	0.701333	0.402336
9,3	0.8660	0.1340	0.8292	0.1708	0.084182	0.771708
9,5	0.6614	0.3386	0.7500	0.2500	0.302129	0.582551
9,6	0.7906	0.2094	0.7906	0.2094	0.000000	1.000000
9,7	0.2500	0.7500	0.2500	0.7500	0.000000	1.000000
9,9	0.3536	0.6464	0.6124	0.3876	2.146085	0.142934
9,10	0	1.0000	0.2500	0.7500	4.571429	0.032509"
9,11	0.8292	0.1708	0.8292	0.1708	0.000000	1.000000
9,12	0.8660	0.1340	0.7906	0.2094	0.320269	0.571446
13,2	0.3536	0.6464	0.2500	0.7500	0.407135	0.523427
13,4	0	1.0000	0.2500	0.7500	4.571429	0.032509"
13,6	0.6614	0.3386	0.6614	0.3386	0.000000	1.000000
13,7	0.2500	0.7500	0	1.0000	4.571429	0.032509"
13,8	0.2500	0.7500	0	1.0000	4.571429	0.032509"
13,9	0.5000	0.5000	0.5590	0.4410	0.111846	0.738052
13,10	0.8660	0.1340	0.6124	0.3876	2.669926	0.102261
14,1	0.3536	0.6464	0.4330	0.5670	0.211684	0.645451
14,2	0.8292	0.1708	0.7500	0.2500	0.301699	0.582819
14,3	0.5590	0.4410	0.4330	0.5670	0.508099	0.475963
14,4	0.7906	0.2094	0.7500	0.2500	0.074413	0.785017
14,5	0.7071	0.2929	0.6614	0.3386	0.077231	0.781086
14,6	0.9354	0.0646	1.0000	0	1.067854	0.301431
14,7	0.5590	0.4410	0.6614	0.3386	0.352828	0.552516
14,8	0.5590	0.4410	0.4330	0.5670	0.508099	0.475963
14,10	0.2500	0.7500	0	1.0000	4.571429	0.032509"
14,11	0.8292	0.1708	0.7906	0.2094	0.077355	0.780914
15,1	0.3536	0.6464	0	1.0000	6.871591	0.008758"
15,2	0.9014	0.0986	0.9014	0.0986	0.000000	1.000000
15,4	0.8292	0.1708	0.9014	0.0986	0.358042	0.549596
15,5	0.5000	0.5000	0.5000	0.5000	0.000000	1.000000
15,7	0.3536	0.6464	0.4330	0.5670	0.211684	0.645451
15,8	0.4330	0.5670	0.2500	0.7500	1.191522	0.275023
16,2	0.2500	0.7500	0	1.0000	4.571429	0.032509"
16,4	1.0000	0	0.9014	0.0986	1.659624	0.197654
16,5	0.8660	0.1340	0.8292	0.1708	0.084182	0.771708
16,6	0.8292	0.1708	0.6614	0.3386	1.185463	0.276247
16,7	0.6614	0.3386	0.5000	0.5000	0.856307	0.354774
						1.000000

Variación genética entre edades.

Al comparar la variación genética entre los individuos adultos y las plántulas producidas en 1996 no se encontraron diferencias significativas. El número de loci polimórficos para las plántulas fue mayor (43) que para los individuos adultos (40). La diversidad genética promedio de la población fue de $H_t=0.2987$. Los niveles promedio de diversidad genética fueron menores en la población adulta ($h=0.2854$, $l=0.4329$) que en las plántulas ($h=0.2888$, $l=0.4436$), pero las diferencias no fueron significativas al aplicar la prueba de t ($p<0.05$). La variación genética dentro de cada edad fue de $H_s=0.2871$. El coeficiente de diferenciación refleja que sólo el 3.9% de la variación total se debe a la diferenciación entre adultos y plántulas. Al llevar a cabo el mismo análisis pero dividiendo a los individuos adultos en tres categorías de edad se encontró que la diversidad genética es menor conforme aumenta la categoría de edad. En los individuos menores de 25 nudos la diversidad genética fue de $h=0.2829$ e $l=0.4256$; en los de entre 25 y 30 nudos de $h=0.2273$ e $l=0.3341$ y en los mayores de 50 nudos de $h=0.2052$ e $l=0.3010$. Aunque, tampoco se encontraron diferencias significativas en los parámetros de diversidad genética entre edades (t , $p<0.05$).

Para el 46.8% (22) de los loci se presentan diferencias significativas en las frecuencias alélicas entre adultos y plántulas (tabla 4). Siete loci son polimórficos en las plántulas y monomórficos en los adultos (9.8, 9.13, 13.1, 13.5, 13.1 1, 14.9

y 15.6), esto indica que existe un flujo génico vía polen de una fuente diferente de los individuos muestreados, aunque hay que tener cuidado con esta consideración debido a la naturaleza dominante del marcador.

Tabla 4. Prueba de χ^2 para la heterogeneidad de las frecuencias alélicas entre plántulas y adultos de *Chamaedorea alternans* para cada uno de los 43 loci polimórficos

Locus	Plántulas				Y, ²	p<
	Alelo 0	Alelo 1	Alelo 0	Alelo 1		
9.2	0	1.0000	0.3922	0.6078	39.582120	0.000000"
9.3	0.9705	0.0295	0.8321	0.1679	8.281352	0.004005"
9.5	0.5807	0.4193	0.6651	0.3349	0.971770	0.324239
9.6	0.7625	0.2375	0.7845	0.2155	0.088543	0.766037
9.7	0.5603	0.4397	0.1961	0.8039	17.610139	0.000027"
9.8	0.1868	0.8132	0	1.0000	10.991478	0.000915*
9.9	0.6647	0.3353	0.4804	0.5196	4.570745	0.032522*
9.10	0.2853	0.7147	0.1387	0.8613	3.933209	0.047342"
9.11	0.9524	0.0476	0.8987	0.1013	1.473870	0.224736
9.12	0.8283	0.1717	0.8660	0.1340	0.347955	0.555273
9.13	0.1525	0.8475	0	1.0000	8.762691	0.003075"
13.1	0.1078	0.8922	0	1.0000	6.011262	0.014215"
13.2	0.2853	0.7147	0.2402	0.7598	0.335849	0.562235
13.3	0.1078	0.8922	0.1387	0.8613	0.293063	0.588264
13.4	0	1.0000	0.1387	0.8613	12.583602	0.000389"
13.5	0.1868	0.8132	0	1.0000	10.991478	0.3009 i 5"
13.6	0.7548	0.2452	0.6934	0.3066	0.623367	0.429799
13.7	0.2853	0.7147	0.2402	0.7598	0.335849	0.562235
13.8	0.3235	0.6765	0.1387	0.8613	5.844230	0.015628"
13.9	0.8283	0.1717	0.5883	0.4117	9.644925	0.001899'
13.10	0.7924	0.2076	0.7596	0.2404	0.203821	0.651654
13.11	0.1078	0.8922	0	1.0000	6.011262	0.014215"
14.1	0.3888	0.6112	0.3397	0.6603	0.335229	0.562596
14.2	0.8141	0.1859	0.7966	0.2034	0.063794	0.800597
14.3	0.3735	0.6265	0.4160	0.5840	0.245928	0.619957
14.4	0.8826	0.1174	0.7721	0.2279	2.961119	0.085289
14.5	0.3410	0.6590	0.6651	0.3349	13.687296	0.000216"
14.6	0.9584	0.0416	0.9707	0.0293	0.137543	0.710736
14.7	0.4313	0.5687	0.5718	0.4282	2.559177	0.109656
14.8	0.8422	0.1578	0.5189	0.4811	16.817577	0.000041"
14.9	0.1078	0.8922	0	1.0000	6.011262	0.014215"
14.10	0.1525	0.8475	0.1387	0.8613	0.049304	0.824278
14.11	0.8069	0.1931	0.7966	0.2034	0.021818	0.882572
14.13	0.1078	0.8922	0.1387	0.8613	0.293063	0.588264
15.1	0	1.0000	0.1961	0.8039	18.211820	0.000020'
15.2	0.6988	0.3012	0.8987	0.1013	7.404992	0.006504*
15.4	0.8760	0.1240	0.8987	0.1013	0.163260	0.686172
15.5	0.3735	0.6265	0.4599	0.5401	1.002764	0.316643
15.6	0.1525	0.8475	0	1.0000	8.762691	0.003075"
15.7	0.6195	0.3805	0.3397	0.6603	10.153694	0.001440'
15.8	0.2157	0.7843	0.3669	0.6331	3.737414	0.053207
16.2	0	1.0000	0.1961	0.8039	18.211820	0.000020'
16.4	0.9645	0.0355	0.9507	0.0493	0.157525	0.691446
16.5	0.8069	0.1931	0.8204	0.1796	0.038497	0.844448
16.6	0.7701	0.2299	0.7468	0.2532	0.096746	0.755770
16.7	0.5807	0.4193	0.5371	0.4629	0.250675	0.616600
16.8	0.9022	0.0978	0.9405	0.0595	0.623628	0.429702

Variación genética entre tamaños.

El número de loci polimórficos fue de 37, 34 y 25 para las categorías I, II y III de tamaños respectivamente. La diversidad genética promedio disminuye conforme aumenta el tamaño. La heterosis esperada de 0.3197, 0.2970 y 0.2363, así como el índice de Shannon de 0.4812, 0.4445 y 0.3469 respectivamente para las categorías I, II y III de tamaños no presentan diferencias significativas ($t, p < 0.05$). La diferenciación genética entre los tamaños ($G_{st} = 0.1091$) es demasiado grande, considerando que se trata de componentes de la misma población. Por otro lado, el 17.5% (7) de los loci presentaron diferencias significativas entre las categorías de tamaño (Tabla 5).

Relación de la variación genética con la producción de estructuras reproductivas.

El número de loci polimórficos fue de 38, 29 y 26 para las categorías A, B y C de producción de inflorescencias respectivamente. La diversidad genética promedio disminuye conforme aumenta la producción de inflorescencias. Los valores de la heterosis esperada fueron de 0.3395, 0.2562 y 0.2298, y los del índice de Shannon fueron de 0.5079, 0.3824 y 0.3427 para las categorías A, B y C respectivamente. La diferenciación genética entre las categorías de producción de inflorescencias ($G_{st} = 0.1235$) es aún mayor que entre las categorías de tamaño pero al igual que en ese caso al aplicar la prueba de t no se encontraron diferencias

significativas en los niveles de diversidad genética dada por la heterosis esperada ni por el índice de Shannon entre las categorías ($p < 0.05$).

Tabla 5. Prueba de heterogeneidad χ^2 de las frecuencias alélicas entre las categorías de longitud, los intervalos de cada

Locus	categoría se presentan en la tabla 1						χ^2	p
	Longitud I		Longitud II		Longitud III			
	Alelo 0	Alelo 1	Alelo 0	Alelo 1	Alelo 0	Alelo 1		
9.2	0.4549	0.5451	0.3651	0.6349	0	1.0000	5.640949	0.059578
9.3	0.8305	0.1695	0.8944	0.1056	0.7071	0.2929	1.297181	0.522782
9.5	0.6695	0.3305	0.8165	0.1835	0	1.0000	15.617700	0.000406"
9.6	0.7428	0.2572	0.7746	0.2254	0.9354	0.0646	1.369070	0.504325
9.7	0.1857	0.8143	0.2582	0.7418	0	1.0000	2.403040	0.300737
9.9	0.3714	0.6286	0.6325	0.3675	0.5000	0.5000	2.750054	0.252833
9.10	0	1.0000	0.2582	0.7418	0	1.0000	10.322158	0.005736"
9.11	0.8710	0.1290	0.9661	0.0339	0.8660	0.1340	1.076325	0.583820
9.12	0.8906	0.1094	0.8944	0.1056	0.7071	0.2929	1.961461	0.375037
13.2	0.1857	0.8143	0.3651	0.6349	0	1.0000	4.423024	0.109535
13.3	0.1857	0.8143	0	1.0000	0	1.0000	4.764398	0.092347
13.4	0	1.0000	0.2582	0.7418	0	1.0000	10.322158	0.005736"
13.6	0.7428	0.2572	0.6325	0.3675	0.6124	0.3876	0.836429	0.658221
13.7	0.1857	0.8143	0.3651	0.6349	0	1.0000	4.423024	0.109535
13.8	0.1857	0.8143	0	1.0000	0	1.0000	4.764398	0.092347
13.9	0.4549	0.5451	0.7746	0.2254	0.6124	0.3876	4.191843	0.122957
13.10	0.7428	0.2572	0.7303	0.2697	0.8660	0.1340	0.608538	0.737663
14.1	0.3216	0.6784	0.3651	0.6349	0.3536	0.6464	0.092347	0.954876
14.2	0.7192	0.2808	0.8563	0.1437	0.9354	0.0646	2.309154	0.315191
14.3	0.4152	0.5848	0.4472	0.5528	0.3536	0.6464	0.188544	0.910035
14.4	0.7878	0.2122	0.8165	0.1835	0.6124	0.3876	1.353690	0.508218
14.5	0.6433	0.3567	0.8165	0.1835	0.3536	0.6464	4.914836	0.085656
14.6	0.9826	0.0174	0.9661	0.0339	0.9354	0.0646	0.504003	0.777243
14.7	0.6159	0.3841	0.4472	0.5528	0.6124	0.3876	1.225762	0.541788
14.8	0.5571	0.4429	0.5164	0.4836	0.3536	0.6464	1.040287	0.594435
14.10	0.1857	0.8143	0	1.0000	0	1.0000	4.764398	0.092347
14.11	0.8305	0.1695	0.7746	0.2254	0.7071	0.2929	0.642012	0.725419
14.13	0	1.0000	0	1.0000	0.3536	0.6464	16.451175	0.000268'
15.1	0.2626	0.7374	0	1.0000	0	1.0000	7.076500	0.029064'
15.2	0.8710	0.1290	0.8944	0.1056	1.0000	0	1.137713	0.566172
15.4	0.8906	0.1094	0.8944	0.1056	0.9354	0.0646	0.142387	0.931282
15.5	0.4549	0.5451	0.5164	0.4836	0.3536	0.6464	0.558784	0.756243
15.7	0.3216	0.6784	0.3651	0.6349	0.3536	0.6464	0.092347	0.954876
15.8	0.3216	0.6784	0.4472	0.5528	0.3536	0.6464	0.677923	0.712510
16.2	0.2626	0.7374	0	1.0000	0	1.0000	7.076500	0.029064"
16.4	0.9469	0.0531	0.9309	0.0691	1.0000	0	0.546084	0.761061
16.5	0.7878	0.2122	0.8563	0.1437	0.8660	0.1340	0.451542	0.797901
16.6	0.8710	0.1290	0.5164	0.4836	0.6124	0.3876	6.940725	0.031106'
16.7	0.4913	0.5087	0.6325	0.3675	0.5000	0.5000	0.833692	0.659122
16.8	0.9469	0.0531	0.8944	0.1056	1.0000	0	1.085744	0.581077

Para once de los 40 loca se presentaron diferencias significativas en las frecuencias alélicas entre las categorías de producción de inflorescencias (tabla 6).

En cinco loci se presenta polimorfismo en las frecuencias alélicas en la primera categoría y hacia la tercera categoría estos loci son monomórficos (9.2, 9.7, 14.1, 15.1 y 16.2). En seis loci las frecuencias alélicas del alelo 0 son menores en la categoría B, que en las otras dos categorías.

Tabla 6. Frecuencias alélicas de las categorías A, B y C de producción de inflorescencias (los intervalos de cada representan en la tabla 1) v la prueba de heterogeneidad χ^2 de las frecuencias alélicas entre categorías de inflorescencias

Locus	A		B		C		χ^2	P
	Alelo 0	Alelo 1	Alelo 0	Alelo 1	Alelo 0	Alelo 1		
9.2	0.4385	0.5615	0.4201	0.5799	0	1.0000	6.047461	0.048620"
9.3	0.8086	0.1914	0.8044	0.1956	0.9428	0.0572	0.977025	0.613538
9.5	0.7071	0.2929	0.6417	0.3583	0.5774	0.4226	0.556630	0.757058
9.6	0.8549	0.1451	0.7276	0.2724	0.6667	0.3333	1.798343	0.406907
9.7	0.2774	0.7226	0	1.0000	0	1.0000	8.372105	0.015206*
9.9	0.4385	0.5615	0.5941	0.4059	0.3333	0.6667	1.828252	0.400867
9.10	0.1961	0.8039	0	1.0000	0	1.0000	5.653379	0.059209
9.11	0.8771	0.1229	0.9393	0.0607	0.8819	0.1181	0.468052	0.791341
9.12	0.8086	0.1914	0.8745	0.1255	1.0000	0	2.101688	0.349643
13.2	0.2774	0.7226	0	1.0000	0.3333	0.6667	6.304355	0.042759"
13.3	0.1961	0.8039	0	1.0000	0	1.0000	5.653379	0.059209
13.4	0	1.0000	0.2425	0.7575	0	1.0000	9.219788	0.009953'
13.6	0.6504	0.3496	0.6417	0.3583	0.8819	0.1181	1.916110	0.383638
13.7	0.2774	0.7226	0	1.0000	0.3333	0.6667	6.304355	0.042759'
13.8	0.1961	0.8039	0	1.0000	0	1.0000	5.653379	0.059209
13.9	0.4385	0.5615	0.6860	0.3140	0.7454	0.2546	3.900256	0.142256
13.10	0.8086	0.1914	0.6860	0.3140	0.7454	0.2546	0.850292	0.653674
14.1	0.4385	0.5615	0.2425	0.7575	0	1.0000	6.517888	0.038429"
14.2	0.7845	0.2155	0.7276	0.2724	0.9428	0.0572	1.686559	0.430297
14.3	0.5189	0.4811	0.2425	0.7575	0.3333	0.6667	3.461591	0.177143
14.4	0.7596	0.2404	0.7670	0.2330	0.8165	0.1835	0.126492	0.938712
14.5	0.6504	0.3496	0.6417	0.3583	0.7454	0.2546	0.326353	0.849441
14.6	0.9608	0.0392	0.9701	0.0299	1.0000	0	0.361079	0.834820
14.7	0.5547	0.4453	0.5941	0.4059	0.5774	0.4226	0.066644	0.967227
14.8	0.5189	0.4811	0.3430	0.6570	0.7454	0.2546	3.880363	0.143678
14.10	0.1961	0.8039	0	1.0000	0	1.0000	5.653379	0.059209
14.11	0.8086	0.1914	0.7670	0.2330	0.8165	0.1835	0.137130	0.933733
14.13	0	1.0000	0	1.0000	0.3333	0.6667	15.210884	0.000498'
15.1	0.2774	0.7226	0	1.0000	0	1.0000	8.372105	0.015206"
15.2	0.8987	0.1013	0.8402	0.1598	1.0000	0	1.630048	0.442629
15.4	0.9199	0.0801	0.8402	0.1598	0.9428	0.0572	0.951914	0.621290
15.5	0.4385	0.5615	0.4201	0.5799	0.5774	0.4226	0.654484	0.720909
15.7	0.3397	0.6603	0.3430	0.6570	0.3333	0.6667	0.002450	0.998776
15.8	0.4385	0.5615	0	1.0000	0.4714	0.5286	10.902904	0.004290'
16.2	0.2774	0.7226	0	1.0000	0	1.0000	8.372105	0.015206'
16.4	0.9405	0.0595	0.9393	0.0607	1.0000	0	0.567868	0.752816
16.5	0.8086	0.1914	0.8044	0.1956	0.8819	0.1181	0.284556	0.867380
16.6	0.8321	0.1679	0.6417	0.3583	0.6667	0.3333	2.256923	0.323531
16.7	0.6794	0.3206	0.2425	0.7575	0.4714	0.5286	7.882872	0.019420'
16.8	0.9199	0.0801	0.9701	0.0299	0.9428	0.0572	0.463903	0.792985

La proporción del número de bandas polimórficas de cada individuo (heterócigos o dominantes) fue tomado como un parámetro de la variación genética. Las figuras 1 y 2 muestran los resultados de las correlaciones paramétricas llevadas a cabo entre la estimación de la variación genética y el número de inflorescencias, flores, flores por inflorescencia, infrutescencias, frutos y rendimiento de frutos (número de frutos/número de flores). La única correlación significativa fue la relación negativa de la variación genética con el número de infrutescencias. La tendencia que se observa es que entre más homócigo recesivo es un individuo, mayor es el número de infrutescencias que produjo. Esta misma tendencia aun cuando las relaciones no fueron significativas, es la que se presenta en el resto de las características reproductivas consideradas, excepto en el número de flores por inflorescencia, en donde los individuos más homócigos recesivos produjeron inflorescencias con menos flores.

Variación genética entre sexos

El número de loci polimórficos fue de 40 para los individuos masculinos y de 33 para los individuos femeninos. Tanto la diversidad genética promedio como el índice de diversidad de Shannon muestran niveles menores en los individuos femeninos ($h=0.3362$, $I=0.5095$) que en los masculinos ($h=0.2845$, $I=0.4272$). Sin embargo, al aplicar la prueba de t estas diferencias no resultaron significativas

($p < 0.05$). La mayor parte de la diversidad total de la población se observó entre los individuos ($H_s = 0.3103$) y el coeficiente de diferenciación genética entre los sexos fue de sólo 0.0529. Únicamente el locus 16,7 presentó diferencias significativas en las frecuencias alélicas entre sexos (tabla 8). Sin embargo, esta banda no fue exclusiva de uno de los sexos. Análisis multivariado

Tabla 8. Frecuencias alélicas para los 40 loci polimórficos de cada sexo de la población de *Chamaedorea alternara* en la selva

Locus	I. femeninos		I. masculinos		χ^2	PC
	Alelo 0	Alelo 1	Alelo 0	Alelo 1		
9.2	0.4201	0.5799	0.3780	0.6220	0.085191	0.770382
9.3	0.8044	0.1956	0.8452	0.1548	0.135858	0.712434
9.5	0.7276	0.2724	0.6325	0.3675	0.464042	0.495741
9.6	0.8044	0.1956	0.7746	0.2254	0.060084	0.806363
9.7	0.2425	0.7575	0.1690	0.8310	0.396834	0.528729
9.9	0.5423	0.4577	0.4472	0.5528	0.414827	0.519529
9.10	0	1.0000	0.1690	0.8310	3.242417	0.071755
9.11	0.9075	0.0925	0.8944	0.1056	0.021430	0.883613
9.12	0.8745	0.1255	0.8619	0.1381	0.015613	0.900563
13.2	0.3430	0.6570	0.1690	0.8310	1.980271	0.159362
13.3	0	1.0000	0.1690	0.8310	3.242417	0.071755
13.4	0	1.0000	0.1690	0.8310	3.242417	0.071755
13,6	0.7276	0.2724	0.6761	0.3239	0.142542	0.705767
13.7	0.3430	0.6570	0.1690	0.8310	1.980271	0.159362
13,8	0	1.0000	0.1690	0.8310	3.242417	0.071755
13.9	0.6860	0.3140	0.5345	0.4655	1.080647	0.298553
13,10	0.8402	0.1598	0.7171	0.2829	0.942488	0.331639
14,1	0.2425	0.7575	0.3780	0.6220	0.943880	0.331282
14.2	0.8745	0.1255	0.7559	0.2441	0.985526	0.320838
14.3	0.4201	0.5799	0.4140	0.5860	0.001721	0.966910
14.4	0.6860	0.3140	0.8106	0.1894	1.003533	0.316457
14.5	0.6417	0.3583	0.6761	0.3239	0.060890	0.805094
14.6	0.9393	0.0607	0.9856	0.0144	0.855319	0.355052
14.7	0.4851	0.5149	0.6094	0.3906	0.721706	0.395585
14.8	0.5941	0.4059	0.4781	0.5219	0.616472	0.432361
14,10	0	1.0000	0.1690	0.8310	3.242417	0.071755
14,11	0.7670	0.2330	0.8106	0.1894	0.134612	0.713698
14,13	0	1.0000	0.1690	0.8310	3.242417	0.071755
15.1	0.2425	0.7575	0.1690	0.8310	0.396834	0.528729
15.2	0.9701	0.0299	0.8619	0.1381	1.454784	0.227762
15.4	0.9075	0.0925	0.8944	0.1056	0.021430	0.883613
15.5	0.4851	0.5149	0.4472	0.5528	0.066028	0.797211
15,7	0.4851	0.5149	0.2390	0.7610	3.185602	0.074290
15.8	0.4201	0.5799	0.3381	0.6619	0.332180	0.564378
16.2	0	1.0000	0.2390	0.7610	4.842997	0.027759
16,4	0.9393	0.0607	0.9562	0.0438	0.069252	0.792428
16.5	0.9075	0.0925	0.7746	0.2254	1.357501	0.243971
16.6	0.7670	0.2330	0.7368	0.2632	0.055083	0.814443
16.7	0.8044	0.1956	0.3381	0.6619	9.957065	0.001602'
16.8	0.9075	0.0925	0.9562	0.0438	0.483096	0.487023

La clasificación consenso basada en ambos coeficientes de similitud generó 2 grandes grupos y 11 subgrupos, 6 de ellos agrupan exclusivamente individuos del mismo sexo, 4 masculinos y 2 femeninos, mientras que 5 de los subgrupos están formados por individuos masculinos y femeninos (Fig. 3). Esta estructura poblacional no responde a una estructura temporal (tamaño o edad), a la distribución espacial de los individuos, ni a la producción de inflorescencias.

Discusión

Los marcadores moleculares RAPDs pueden ser muy útiles en estudios de identificación individual. Este es el primer trabajo con una especie de selva tropical creciendo en su hábitat natural, en el que se logra identificar genéticamente a cada individuo. Sólo se utilizaron 5 primers con los cuales se lograron identificar 53 loci para los cuales cada una de las palmas adultas resultó genéticamente única (Tabla 17). Esto nos indica la gran variación genética presente en la población de *C. alternans*, ya que estos marcadores son sensibles al grado de diferenciación genética entre las entidades bajo estudio (Otero *et al.*, 1997). Aunque existen trabajos previos en los que se ha resaltado la capacidad de estos marcadores para detectar variación genética por medio de la identificación de individuos, clones o genets, éstos se han llevado a cabo con plantas cultivadas (p.ej. Wolff, 1995; Ko *et al.*, 1996; Miller *et al.*, 1996). Lo anterior ha llevado a sugerir que estos marcadores pueden también ser muy útiles en estudios de sistemas de apareamiento para análisis de paternidad (Lewis y Snow, 1992; Dweikat *et al.*, 1993. Akerman *et al.*, 1995; Gjuric y Smith, 1996). Sin embargo, hasta la fecha no se ha llevado a cabo ningún trabajo de paternidad en poblaciones naturales de plantas utilizando estos marcadores.

Variación genética de la población

Los niveles de variación genética encontrados entre los individuos de *C. alternans* de esta

población son muy altos, lo cual significa que el sistema de apareamiento y la dispersión de

las semillas han mantenido el flujo génico suficiente como para evitar una erosión genética de esta población. Estos resultados podrían responder a la naturaleza del marcador genético utilizado. En plantas, los RAPDs han mostrado por lo general niveles similares o mayores de polimorfismo que marcadores codominantes (dos Santos *et al.*, 1994; Heun *et al.*, 1994; Cisneros y Quiros, 1995; Lu *et al.*, 1996). Sin embargo, en estudios previos se han presentado niveles elevados de variación intrapoblacional en especies con fecundación cruzada (Russell *et al.*, 1993; Nesbitt *et al.*, 1995; Yeh *et al.*, 1995; Gunter *et al.*, 1996; Paran *et al.*, 1997) y niveles de variación intrapoblacional menores en especies con autofecundación como *Hordeum spontaneum* y *Mendicago truncatula* por medio de los marcadores RAPDs (Dawson *et al.*, 1993; Bonnin *et al.*, 1996).

Las especies dioicas presentan por lo general altos niveles de polimorfismo intrapoblacional y baja diferenciación entre poblaciones (Loveless y Hamrick, 1984; Hamrick, 1990). Para *Ch. alternans* el nivel de diversidad genética de la población fue aun mayor a la reportada por Loveless (1992) para árboles tropicales. Esto puede explicarse por el bajo número de trabajos genéticos en especies tropicales tomados en cuenta por Hamrick (1990). Aunque, estas comparación debe tomarse con precaución debido a que en cada trabajo varían el número de loci muestreados, el número de poblaciones, las distancias entre éstas y el marcador molecular utilizado, afectando las estimaciones de la estructura genética de las especies (Alvarez-Buylla y Garay, 1994; Chase *et al.*, 1995).

Los elevados niveles de variación genética pueden ser mantenidos por el flujo *génico en Ch.*

alternans, causado por la dispersión del polen y de las semillas. No se llevaron a cabo estimaciones directas de la dispersión de polen o semillas, pero en el estudio de la fenología de esta misma población (capítulo anterior) no se encontraron evidencias de una limitación de polen sobre la producción de frutos. Por otro lado, la fuente del polen que polinizó a la población seguramente fue muy variable genéticamente, ya que las semillas producidas en su mayoría por una proporción pequeña de la población presentaron una variación genética mayor que los individuos adultos. Lo anterior se confirma con el hecho de que algunos loci son polimórficos en las plántulas y monomórficos en los individuos adultos, lo que indica que además del polen de los individuos adultos hubo un ingreso de polen externo a la población.

En cuanto a las semillas, los frutos carnosos de *Ch. alternans* los hacen atractivos a diferentes especies de frugívoros. Sí bien no se ha estudiado la distancia de dispersión de las semillas, se han reportado algunas observaciones que indican que algunas de las semillas podrían ser dispersadas a largas distancias dentro del sotobosque. Trejo-Pérez (1989) observó semillas viables de esta especie en el tracto digestivo de dos especies de aves: *Catharus minimus* y *Turdus assimilis*. Escalona (1989) encontró que *Ch. alternans* es dispersada por las aves *Hylocichla mustelina*, *Habia fuscicauda* y *Turdus assimilis* y posiblemente por murciélagos frugívoros (*Carollia brevicauda* y *Artibeus photis*). Otro factor que en combinación con los anteriores puede explicar la elevada variación genética es la latencia de las semillas. Sí bien, se ha mencionado que en las semillas de este género la latencia se limita a períodos de tiempo muy cortos (Hodel, 1992), las semillas colectadas para este trabajo presentaron una germinación muy asincrónica y aún después de dos años seguían germinando. Si esto se presenta también en condiciones naturales las plántulas encontradas en un tiempo determinado provienen de diferentes períodos reproductivos y por ende con una combinación genética distinta.

Debido a la alta densidad de individuos y al mecanismo de polinización por viento existe una mayor probabilidad de apareamiento entre individuos cercanos. Sin embargo, la alta variación genética

encontrada y el sistema de apareamiento (tasa de entrecruzamiento = 1) sugieren que *Ch. alternans* no ha sufrido efectos importantes por deriva génica o por endogamia.

Variación genética entre subpoblaciones y categorías de edad y tamaño.

En este trabajo se muestra que la variación genética detectada por los RAPDs en *Ch. alternans* no se agrupa en subpoblaciones, ni en categorías de edad o tamaño, lo que confirma la existencia de un elevado flujo génico espacial y posiblemente temporal. La diferenciación genética entre subpoblaciones fue de sólo el 3.3%. Lo cual indica que las presiones de selección no han permitido una diferenciación local como se ha reportado en las especies de árboles *Abies lasiocarpa* y *Pinus edulis* entre subpoblaciones separadas hasta por menos de 10m, en respuesta a presiones de selección como viento, temperatura o parasitismo (Grant y Mitton, 1977; Mopper *et al.*, 1991 en Linhart y Grant, 1996). Por otro lado, el que no se hayan encontrado diferencias significativas en el nivel medio de variación genética entre los individuos adultos y las plántulas indica que existe una fuerte relación por descendencia, lo cual se confirma con las diferencias en la variación genética entre los diferentes estadios de tamaño, las cuales no fueron significativas. Lo anterior concuerda con los resultados de Bai *et al.* (1997) quienes tampoco encontraron diferencias entre las diferentes categorías de tamaño en una población de *Panax quinquefolium* y con los datos reportados para *Astrocarium mexicanum* en la misma selva, donde tampoco se encontró una correlación entre el tamaño y la heterocigosidad (Eguiarte *et al.*, 1992).

Variación genética y producción de estructuras reproductivas

En general, no se encontraron diferencias significativas en los niveles de variación genética entre las diferentes categorías de producción de inflorescencias y no hubo una agrupación de cada categoría en el análisis de clasificación. Sin embargo, la moderada diferenciación genética

encontrada (12.3% responde en parte a las tendencias observadas para algunos loci que presentaron diferencias significativas en las frecuencias alélicas las cuales indican que el ser homocigo para uno de los alelas en los loci 9.2, 9.7, 14.1, 15.1 y 16.2 puede representar una mayor producción de inflorescencias. En trabajos anteriores se han reportado asociaciones de la variación genética de un loci codominante y características relacionadas con la adecuación (Wolff y Haeck, 1990; Bush y Smouse, 1991; Lónn *et al.*, 1996). En este trabajo se detectaron cinco loci dominantes (9.2, 9.7, 14.1, 15.1, y 16.2) asociados a la producción de inflorescencias (Tabla 6).

Las correlaciones de la variación genética con la producción de estructuras reproductivas no fueron significativas a excepción de la producción de infrutescencias. Estos resultados indican que factores ambientales como la disponibilidad de luz, tipo de suelo, relaciones de competencia, etc. tienen una mayor influencia que los factores genéticos en la fecundidad de los individuos de esta población, por desgracia no se tienen datos de la variación de los factores ambientales dentro del sitio de estudio. La tendencia que se observa en la producción de infrutescencias es que entre más homocigo recesivo es un individuo, mayor es el número de infrutescencias que produjo. Esta misma tendencia aun cuando las relaciones no fueron significativas, es la que se presenta en el resto de las características reproductivas consideradas, excepto en el número de flores por inflorescencia. En *Astrocarium mexicanum*, otra especie de palma tampoco se encontró una correlación de la variación genética (detectada mediante enzimas) con la fecundidad (Eguiarte *et al.*, 1992). Variación genética entre sexos.

Los niveles de diferenciación entre sexos en la población fueron muy bajos ($G_{st} = 0.056$). Si bien, se encontró una mayor diversidad genética entre los individuos masculinos que entre los femeninos estas diferencias no son significativas. Por otro lado, la única de las características estudiadas que se asocia en parte con la estructura genética intrapoblacional observada en el análisis de clasificación es el sexo. No se presentó ninguna banda exclusiva para uno de los sexos, pero en el

locus 16.7 se encontraron diferencias significativas en las frecuencias alélicas entre sexos.

En conclusión se puede decir que la población de *Ch. alternans* presenta elevados niveles de variación genética detectados por los RAPDs, lo cual sugiere un elevado flujo génico y que la deriva génica no ha tenido efectos importantes sobre la población. No se presentaron diferencias significativas en los niveles promedio de variación genética entre subpoblaciones, categorías de edad, tamaño, producción de inflorescencias o sexo, es decir, que la diferenciación genética es mayor entre los individuos que entre las categorías consideradas en este estudio. La producción de estructuras reproductivas durante el período 1995-1996 en general es mayor conforme más homocigoto recesivo es un individuo, aunque la única característica para la cual esta relación fue significativa fue el número de infrutescencias producidas.

Referencias

- Adam-Bloridon, A.F., M. Sévgnac, H. Bannerot y M. Dron. 1994. SCAR, RAPD and RFLP markers linked to a dominant gene (Are) conferring resistance to anthracnose in common bean. *Theoretical and Applied Genetics* 88:865-870.
- Akerman, S., J. Tammissola, S.P. Lapinjoki, H. Soderlund, V. Kauppinen, A. ViheraAarnio, M. Regina y R. Hagqvist. 1995. RAPD markers in parentage confirmation of a valuable breeding progeny of European white birch. *Canadian Journal of Forest Research* 25:1070-1076.
- Alvarez-Buylla, E.R. y A. Garay. Population genetics structure of *Cecropia obtusifolia*, a tropical pioneer tree species. *Evolution* 48:437-453.
- Bachmann, K. 1994. Molecular markers in plant ecology. *New Phytology* 126:403-418.
- Backeljau T., L. de Bruyn, H. de Wolf, K. Jordaens, S. van Dongen, R. Verhagen y B. Winnepenninckx. 1995. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) and parsimony methods. *Cladistics* 11:119-130.
- Bai D., J. Brandle y R. Reeleder. 1997. Genetic diversity in North American ginseng (*Panax quinquefolius* L.) grown in Ontario detected by RAPD analysis. *Genome* 40:111-115.
- Baker, H.G., K.S. Bawa, G.W. Frankie y P.A. Opler. 1983. Reproductive biology of plants in tropical forest. En: Golley, F.B. (ed.). *Tropical Rain Forest Ecosystems: Structure and Function*. *Ecosystems of the World* 14A. Elsevier Scientific Publishers, Amsterdam. pp 183-215.
- Bawa, K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28:85-92.
- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions, sexual systems and pollen flow. Comentario. En: Bawa K.S. y M. Hadley (eds.). *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. *Man and the Biosphere Series*. Vol. 7. UNESCO. París. Pp 65-68.

- Bawa, K.S. y P.S. Ashton. 1991. Conservation of rare trees in tropical rain forest: a genetic perspective. En: Falk, D. y K. Holsinger (eds.). *Biology of Rare Plants: Implications for Conservation and Management*. Oxford University Press, London. pp 62-71.
- Bawa, K.S. y S.L. Krugman. 1991. Reproductive Biology and Genetics of Tropical Trees in Relation to Conservation and Management. En: Rain Forest Regeneration and Management. Man and the Biosphere Series Vol. 6. UNESCO. París. Pp. 119-133..
- Bawa, K.S. y P.A. Opler. 1975. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* 29:1671-79.
- Bawa, K.S., D.R. Perry y J.H. Beach. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *American Journal of Botany* 72:331-345.
- Bawa, K.S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:15-19 .
- Bongers, F., J. Popma, J. Mease del Castillo y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition on the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74:55-80.
- Bonnin, Y., T. Huguet, M. Gherardi, J.-M. Prosperi y Y. Olivieri. 1996. High level of polymorphism and spatial structure in a selfing plant species, *Medicago truncatula* (Leguminosae), shown using RAPD markers. *American Journal of Botany* 83:843-855.
- Boshier, D.H., M.R. Chase y K.S. Bawa. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. 2. Mating system. *American Journal of Botany* 82:476-483.
- Bowditch, B. M., D.G. Albright, J.G.K. Williams y M.J. Braun. 1993. Use of randomly amplified polymorphic DNA markers in comparative genome studies. *Methods in Enzymology* 224:294-309.
- Bracale, M., E. Caporali, M.G. Gali, C. Longo, G. Marziani-Longo, G. Rossi, A. Spada, C. Soave, A. Falavigna, F. Rafaldi, E. Maestri, F.M. Restivo y F. Tassi. 1991. Sex determination and differentiation in *Asparagus officinalis* L. *Plant Science* 9:295-316.

- Brauner S., D.J. Crawford y T.F. Stuessy 1992. Ribosomal DNA and RAPD variation in the rare plant family Lactoridaceae. *American Journal of Botany* 79:1436-1439.
- Bullock, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 17:287-301.
- Bush, R.M. y P.E. Smouse. 1991. The impact of electrophoretic genotype on life history traits in *Pinus taeda*. *Evolution* 45:481-498.
- Caetano-Anolles, G., G.J. Bassam y P.M. Gresshof. 1991. High resolution DNA amplification fingerprinting using very short arbitrary oligonucleotide primers. *Biotechnology* 9:553-556.
- Catalán, P., Y. Shi, L. Armstrong, J. Draper y C.A. Stace. 1995. Molecular phylogeny of the grass genus *Brachypodium* P. Beauv. based on RFLP and RAPD analysis. *Botanical Journal of the Linnean Society* 117:263-280.
- Chalmers, K.L., R. Waugh, J.I. Sprent, A.J. Simons y W. Powell. 1992. Detection of genetic variation between and within populations of *Gliricidia sepium* and *G. maculata* using RAPD markers. *Heredity* 69:465-472.
- Chase, M.R., D.H. Boshier y K.S. Bawa. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. 1. Genetic variation in natural populations. *American Journal of Botany* 82:468-475.
- Cisneros, P.L. y C.F. Quiros. 1995. Variation and phylogeny of the triploid cultivated potato *Solanum chaucha* Juz. et Buk. based on RAPD and isozyme markers. *Genetic Resources and Crop Evolution* 42:373-386.
- Corniquel, B. y L. Mercier. 1994. Date palm (*Phoenix dactilifera* L.) cultivar identification by RFLP and RAPD. *Plant Science* 101:163-172.
- Dawson, I.K., K.J. Chalmers, R. Waugh y W. Powell. 1993. Detection and analysis of genetic variation in *Hordeum spontaneum* populations from Israel using RAPD markers. *Molecular Ecology* 2:151-159.
- de la Cruz, M., R. Whitkus y L. Mota-Bravo. 1995. Tropical tree DNA isolation and amplification. *Molecular Ecology* 4:787-789.
- Devey M.E., Bell J.C., Smith D.N., Neale D.B. y Moran G.F. 1996. A genetic linkage map for *Pinus radiata* based on RFLP, RAPD, and microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics* 92:673-679.
- dos Santos, J.B., J. Nienhuis, P. Skroch, J. Tivang y M.K. Slocum. 1994. Comparison of RAPD and RFLP genetic markers in determining genetic similarity among *Brassica oleraceae* L. genotypes.

- Dweikat, Y., S. Mackenzie, M. Levy y H. Ohm. 1993. Pedigree assessment using RAPD-DGGE in cereal crop species. *Theoretical and Applied Genetics* 85:497-505.
- Eguiarte, L.E., N. Pérez-Nasser y D. Piñero. 1992. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palco): implications for evolution and conservation. *Heredity* 69:217-228.
- Escalona S., G. 1989. Aspectos de la dispersión de semillas de *Chamaedorea tepejilote* (Palmae). Tesis de Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Fenster, C. B. 1991. Gene flow in *Chamaecrista fasciculata* (Leguminosae). 1. Gene dispersal. *Evolution* 45:398-409.
- Fleming, T. H. y E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forest. *Biotropica* 13:45-53.
- Friar E.A., R.H. Robichaux y D.W. Mount 1996. Molecular genetic variation following a population crash in the endangered Mauna Kea silversword, *Argyroxiphium sandwicense* ssp. *sandwicense* (Asteraceae). *Molecular Ecology* 5:687-691.
- Fritsch, P. y L.H. Rieseberg. 1992. High outcrossing rates maintain male and hermaphrodite individuals in populations of the flowering plant *Datisca glomerata*. *Nature* 359:633-636.
- García, G.M., H.T. Stalker y G. Kochert. 1995. Introgression analysis of an interspecific hybrid population in peanuts (*Arachis hypogaea* L.) using RFLP and RAPD markers. *Genome* 38:166-176.
- Gjuric, R. y S.R. Smith Jr. 1996. Identification of cross-pollinated and self-pollinated progeny in alfalfa through RAPD nulliplex loci analysis. *Crop Science* **36:389-393**.
- Gunter, L.E., G.A. Tuskan y S.D. Wulschleger. 1996. Diversity among populations of switchgrass based on RAPD markers. *Crop Science* 36:1017-1022.
- Gustafsson L. y P. Gustafsson. 1994. Low genetic variation in Swedish populations of the rare species *Vicia pisiformis* (Fabaceae) revealed with RFLP (rDNA) and RAPD. *Plant Systematics and Evolution* 189:133-148.
- Hamrick, J.L. 1990. Isozymes and the analysis of genetic structure in plant populations. *En: Soltis, E.D. y P.S. Soltis (eds.). Isozymes in Plant Biology*. Chapman and Hall, London, pp 87-105.
- Hamrick, J.L. y M.D. Loveless, 1986. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of plant populations. *En: Estrada, A. y T.H. Fleming (eds.). Frugivores and Seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers. pp 211-223.

- Hamrick, J.L., M.J.W. Godt y S.L. Sherman-Broyles. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forest* 6:95-124.
- Hamrick, J.L. y M.J.W. Godt. 1989. Allozyme diversity in plant species. En: Brown, A.H.D., M.T. Clegg, A.L. Kahler y B.S. Weir (eds.). *Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA. pp. 44-64.
- Hamrick, J.L., D.A. Murawski y John Nason. 1993. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. *Vegetatio* 107:1108:281-297.
- Harris, H. 1966. Enzyme polymorphisms in man. *Proceedings of Royal Society of London*. 8 164:298-310.
- Hartl, D.L. y A.G. Clark. 1989. *Principles of Population Genetics*. Sinauer Assc. Massachusetts, USA.
- Heun, M., J.P. Murphy y T.D. Phillips. 1994. A comparison of RAPD and isozyme analyses for determining the genetic relationships among *Avena sterilis* L. accessions. *Theoretical and Applied Genetics* 87:689-696.
- Hodel, D.R. 1992. *Chamaedorea* palms. The species and their cultivation. The International Palm Society, Allen Press. Lawrence, Kansas.
- Hormaza, J.I., L. Dollo y V.S. Polito. 1994. Identification of a RAPD marker linked to sex determination in *Pistada vera* using bulked segregant analysis. *Theoretical and Applied Genetics* 89:9-13.
- Howe, H.F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: Implications for seedling demography. En: Bawa K.S. y M. Hadley (eds.). *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants*. Man and the biosphere Series, Vol. 7. UNESCO y Parthenon Publishing Group, Paris. pp.191-218.
- Howe, H.F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79:417-426.
- Howe, H.F., E.W. Schupp y L.C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66:781-791.
- Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. En: Sutton, S.L., T.C. Whitmore y S. Chadwick (Eds.), *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications, London.
- Iqbal M.J. y A.L. Rayburn. 1994. Stability of RAPD markers for determining cultivar specific DNA profiles in rye (*Secale cereale* L.). *Euphytica* 75:215-220.
- Kim, N-S., K-M. Shim, K-M. Yoon, Y-B. Shin, Y-S. Cho, M-Y. Eun y Y-G Cho. 1996. Polymorphism and phylogenetic analyses in rice cultivated in Korea by RAPDs and RFLPs. *Korean Journal of Genetics* 18:211-224.

- Ko, H.L., R.J. Henry, P.R. Beal, J.A. Moisaner y K.A. Fisher. 1996. Distinction of *Ozothamnus diosmifolius* (Vent.) DC genotypes using RAPD. *Hortscience* **31**:858-861.
- Levin, D.A. 1981. Dispersal versus gene flow in seed plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **68**:233-253.
- Levin, D.A. 1988. Local differentiation and the breeding structure of plant populations. En: Gottlieb, L.D. y S.K. Jain (eds.). *Plant Evolutionary biology*. Chapman and Hall. London. pp 305-329.
- Lewis, P.O. y A.A. Snow. 1992. Deterministic paternity exclusion using RAPD markers. *Molecular Ecology* **1**:155-160.
- Lewontin, R.C. y J.L. Hubby. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural *populations of Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **54**:595-609.
- Linhart, Y.B. y M.C. Grant. 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**:237-277.
- Lönn, M., H.C. Prentice y K. Bengtsson. 1996. Genetic structure, allozyme-habitat associations and reproductive fitness in *Gypsophila fastigiata* (Caryophyllaceae). *Oecologia* **106**:308-316
- Loveless, M.D. 1992. Isozyme variation in tropical trees: patterns of genetic organization. *New Forests* **6**:67-94.
- Loveless, M.D. y J.L. Hamrick. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**:65-95.
- Lu, J., M.R. Knox, M.J. Ambrose, J.K.M. Brown y T.H.N. Ellis. 1996. Comparative analysis of genetic diversity in pea assessed by RFLP- and PCR-based methods. *Theoretical and Applied Genetics* **93**:1103-1111
- Lynch, M. y B.G. Milligan. 1994. Analysis of population genetic structure whit RAPD markers. *Molecular Ecology* **3**:9199
- Marshall, P., M.-C. Marchand, Z. Lisieczko y B.S. Landry. 1994. A simple method to estimate the percentage of hybridity in canola (*Brassica napus*) F₁ hybrids. *Theoretical and Applied Genetics* **89**:853-858.
- Miller, A.C.E., C.P. Brookers, H.D. Loxdale, G.W. Cussans. 1996. Using RAPD markers to identify genets of an arable grass weed, *Arrhenatherum elatius* spp. bulbosum. *Annals of Applied Biology*. **129**: 71-82.
- Mosseler, A., K.N. Egger y G.A. Hughes. 1992. Low levels of genetic diversity in red pine confirmed by random amplified polymorphic DNA markers. *Canadian Journal of Forest Research* **22**:1332-1337.

- Murawski, D.A., B. Dayanandan y K.S. Bawa. 1994. Outcrossing rates of two *endemic Shorea species from Sri Lankan tropical rain forest*. *Biotropica* **26:23-29**.
- Murawski, D.A. y J.L. Hamrick. 1991. The effect of the density of flowering *individuals on the mating systems of nine tropical tree species*. *Heredity* 67:167-174.
- Murawski, D.A., J.L. Hamrick, S.P. Hubbell y R.B. Foster. 1990. Mating systems of two Bombabacaceous trees of a neotropical moist forest. *Oecologia* 82:501-506 .
- Nei, M. 1973. *Analysis of gene diversity in subdivided populations*. *Proceedings of National Academy of Science. USA* 70:3321-3323.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press. New York, USA.
- Nesbitt, K.A., B.M. Potts, R.E. Vaillancourt, A.K. West y J.B. Reid. 1995. Partitioning and distribution of RAPD variation in a forest tree species, *Eucalyptus globulus* (Myrtaceae). *Heredity* 74:628-637.
- Nybohm H. y H.K. Hall. 1991. *Minisatellite DNA 'fingerprints' can distinguish Rubus cultivars and estimate their degree of relatedness*. *Euphytica* 53:107-114.
- O'Malley, D.M. y K.S. Bawa. 1987. Mating systems of a tropical rain forest tree species. *American Journal of Botany* 74:1143-1149.
- O'Malley, D.M., D.P. Buckley, G.T. Prance y K.S. Bawa. 1988. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae). 2. Mating system. *Theoretical and Applied Genetics* 76:929-932.
- Otero-Arnaiz A., M. de la Cruz y K. Oyama. 1997. El uso de los marcadores moleculares RAPDs en plantas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 60:85-117.
- Oyama, K. 1984. Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de *Chamaedorea tepejilote* (Palmae). Tesis de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Oyama, K. 1987. Demografía y dinámica poblacional de *Chamaedorea tepejilote* Liebm. (Palmae) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz (México). Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Oyama, K. 1990. Variation in growth and reproduction in the Neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Journal of Ecology* 78:648-663.
- Oyama, K. 1991. Seed predation by a curculionid beetle on the dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Principes* 35:156-160.
- Oyama, K. 1993. Are age and height correlated in *Chamaedorea tepejilote* (Palmae)? *Journal of*

Tropical Ecology 9:381-385.

Paran, I., D. Gidoni y R. Jacobsohn. 1997. Variation between and within broomrape (Orobanchaceae) species revealed by RAPD markers. *Heredity* 78:68-74.

Peakall, R., P.E. Smouse y D.R. Huff. 1995. Evolutionary implications of allozyme and RAPD variation in diploid populations of dioecious buffalograss *Buchloë dactyloides*. *Molecular Ecology* 4:135-147.

Rasmussen I.R. y B. Brodsgaard. 1992. Gene flow inferred from seed dispersal and pollinator behavior compared to DNA analysis of restriction site variation in a patchy population of *Lotus corniculatus* L. *ecologia* 89:277-283.

Raymond, M. y F. Rousset. 1995a. An exact test for population differentiation. *Evolution* 49:1280-1283.

Raymond, M. y F. Rousset. 1995b. GENPOP (ver. 1.2), a population genetics software for exact test and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86:248-249.

Rieseberg, L.H., D.M. Arias, M.C. Ungerer, C.R. Linder y B. Sinervo. 1996. The effects of mating design on introgression between chromosomally divergent sunflower species. *Theoretical and Applied Genetics* 93:633-644.

Roelofs, D. y K. Bachmann. 1995. Chloroplast and nuclear DNA variation among homozygous plants in a population of the autogamous annual *Microseris douglasii* (Asteraceae, Lactuceae). *Plant Systematics and Evolution* 196:185-194.

Rohlf, F.J. 1993. NTSYS-pc Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, Versión 1.80. Exeter Publishers, Setauket, NY.

Rossetto, M., P.K. Weaver y K.W. Dixon 1995. Use of RAPD analysis in devising conservation strategies for the rare and endangered *Grevillea scapigera* (Proteaceae). *Molecular Ecology* 4:321-329.

Russell, J.R., F. Hosein, E. Johnson, R. Waugh y W. Powell. 1993. Genetic differentiation of cocoa (*Theobroma cacao* L.) populations revealed by RAPD analysis. *Molecular Ecology* 2:89-97.

Saiki, R.K., S. Scharf, F. Faloona, K.B. Mullis, G.T. Horn, H.A. Erlich, N. Arnheim. 1985. Enzymatic amplification of (B-Globin genomic sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia. *Science* 230:1350-1354.

Schaal, B.A., W.J. Leverich y S.H. Rogstad. 1991. A comparison of methods for assessing genetic variation in plant conservation biology. En: Falk D.A. y K.E. Holsinger (eds.). *Genetics and Conservation of Rare Plants*. Oxford University Press.

Shah, F. H., O.Rashid, A.J. Simons y A. Dunsdon. 1994. The utility of RAPD markers for the determination of genetic variation in oil palm (*Elaeis guineensis*). *Theoretical and Applied Genetics* 89:713-718.

- Scharf, S.J., G.T. Horn y H.A. Erlich. 1986. Direct cloning and sequence analysis of enzymatically amplified genomic sequences. *Science* 233:1076-1078.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* 47:264-279.
- Sondur, S.N., R.M. Manshardt y J.I. Stiles. 1996. A genetic linkage map of papaya based on randomly amplified polymorphic DNA markers. *Theoretical and Applied Genetics* 93:547-553.
- Stewart, C.N.Jr. y L. Excoffier. 1996. Assessing population genetic structure and variability with RAPD data: Application to *Vaccinium macrocarpon* (American Cranberry). *Journal of Evolutionary Biology* 9:153-171.
- Trame, A.M., A.J. Coddington y K.N. Paige. 1995. Field and genetic studies testing optimal outcrossing in *Agave schottii*, a long-lived clonal plant. *Oecologia* 104:93-100.
- Trejo-Pérez (libro de regeneración de selvas)
- Tuskan G.A., K.E. Francis, S.L. Russ, W.H. Romme y M.G. Turner. 1996. RAPD markers reveal diversity within and among clonal and seedling stands of Aspen in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research*. 26:2088-2098.
- Welsh J. y M. McClelland. 1990. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucleic Acids Research* 18:7213-7218.
- Whitkus, R., M. de la Cruz, L. Mota-Bravo y A. Gómez-Pompa. 1997. Genetic diversity of tropical crops maintained by ancient cultures: an example in *Cacao*. *Theoretical and Applied Genetics* (en prensa).
- Williams, J.G.K., A.R. Kubelik, K.J. Livak, J.A. Rafalski y S.V. Tingey. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research* 18:6531-6535.
- Wolff, K. y J. Haeck. 1990. Genetic analysis of ecologically relevant morphological variability in *Plantago lanceolata* L. VI. The relation between allozyme heterozygosity and some fitness components. *Journal of Evolutionary Biology* 3:243-255.
- Wolff, K., E. Zietkiewicz y H. Hofstra. 1995. Identification of chrysanthemum cultivars and stability of DNA fingerprint patterns. *Theoretical and Applied Genetics* 91:439-447.
- Wright, S. 1951, The genetic structure of populations. *Annals of Eugenics* 15:322-354.
- Yeh F.C., Chong D.K.X. y Yang R.-C. 1995. RAPD variation within and among natural populations of trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) from Alberta. *Journal of Heredity* 86:454-460.

CAPÍTULO 4.

**EFFECTO DE LA COSECHA DE HOJAS SOBRE LA
DINÁMICA FOLIAR Y DE POBLACIONES
EN ESPECIES DE *CHAMAEDOREA* DE
IMPORTANCIA COMERCIAL Y BIOLÓGICA**

Introducción

Desde un punto de vista demográfico, la posibilidad de extraer de manera sustentable recursos bióticos de las poblaciones de organismos silvestres, descansa en entender la sensibilidad que tiene la dinámica de las poblaciones a perturbaciones de origen natural y antrópica (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995, Alvarez-Buylla et al., 1996). En este sentido, la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), es decir, la velocidad con la que cambia la densidad de una población por unidad de tiempo, es un parámetro crítico. Poblaciones en crecimiento poseen $\lambda > 1.0$, poblaciones en equilibrio $\lambda = 1.0$ y poblaciones en proceso de extinción poseen $\lambda < 1.0$. La sensibilidad que tiene una población a perturbaciones puede evaluarse definiendo el efecto de las perturbaciones sobre λ (De Kroon et al., 1986). Así, al manipular los recursos de una población debe cumplirse que λ adopte valores > 1 , es decir, que a mediano o largo plazo las acciones de manejo no lleven a extinguir a la población.

Se han desarrollado técnicas que permiten establecer la sensibilidad relativa (o elasticidad) de λ a cambios en sus componentes demográficos básicos, es decir, en las tasas de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad a edades o tamaños específicos (De Kroon, et al., 1986, Caswell, 1989). Los parámetros demográficos más importantes para la dinámica de una población son aquellos que exhiben valores altos de elasticidad (De Kroon, et al., 1986). Utilizando este enfoque, se ha estudiado a una docena de especies de plantas tropicales con el propósito de establecer principios ecológicos de manejo y conservación de recursos vegetales (Peters, 1991; Alvarez-Buylla, 1994; Olmsted y Alvarez-Buylla, 1995; Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla 1995; Alvarez-Buylla et al., 1996).

Varias especies del género Chamaedorea son fuente importante de productos no maderables de gran valor económico (Hodel, 1992). Básicamente, de poblaciones naturales de estas palmas se extraen hojas y frutos a través de prácticas que no han sido planeadas para extraer de manera sustentable estos recursos. La economía de las poblaciones rurales del sureste de México y Centroamérica dependen en algún grado de la explotación de palmas chamaedoreas (o "chate"), sobre todo cuando el ingreso proveniente de cultivos básicos (por ejemplo, maíz, frijol, chile) disminuyen debido a problemas de mercado o por la falta de incentivos

gubernamentales. En la región de la Chinantla, Oaxaca, la sobre-explotación del chate ha provocado que en algunas regiones ocurra una disminución drástica, en ocasiones hasta la extinción local, de poblaciones naturales de especies de Chamaedorea (J. Meave, com. pers.). De persistir las actuales formas de manejo, es esperable que aumente el riesgo de extinción de las especies sujetas a explotación.

La extracción de partes fotosintéticas (hojas) afecta el desempeño de las plantas al reducir su capacidad para asimilar carbono. Las diferentes funciones que realiza una planta (sobrevivencia, crecimiento y reproducción) depende del balance neto entre la ganancia de carbono, a través de la fotosíntesis, y su pérdida a través de la respiración. La defoliación provoca un cambio en el balance de carbono ya que la capacidad de captación de luz y absorción de CO₂ disminuyen. Además, en las palmas chate la cosecha de hojas no es aleatoria sino que tiende a seleccionar hojas jóvenes y maduras pero no seniles. Las hojas jóvenes y maduras tiene un valor alto para la ganancia de carbono mientras que las hojas seniles aumentan la carga respiratoria de la planta (Bazzaz, 1996). Por lo tanto, es esperable que una sobre explotación de hojas provoque un efecto negativo sobre la economía de carbono de las palmas y, en última instancia, sobre la persistencia de las poblaciones manejadas.

En el presente trabajo se llevó a cabo el estudio de poblaciones de dos especies de Chamaedorea cuyas hojas y frutos son comercializados (Ch. elegans) o que tienen un uso potencial como plantas ornamentales (Ch. tuerckheimii). El propósito principal fue el de desarrollar modelos demográficos, calibrados con información de campo, útiles en el análisis de posibles impactos de manejo sobre la dinámica de poblaciones de especies sujetas a la extracción de productos no maderables. Con el modelo queremos responder a las siguientes preguntas: ¿Qué estadio de vida y qué componente demográfico es el más importante para la dinámica de poblaciones de Chamaedorea elegans y Ch. tuerckheimii? ¿Qué cuotas de extracción de individuos, o sus partes (hojas y frutos) pueden permitir manipular a las población sin provocar su extinción? ¿Cuál sería el efecto sobre 7X de diferentes regímenes de extracción de individuos (y hojas)? Un segundo objetivo de este trabajo fue el de evaluar el desarrollo de una población de Ch. elegans establecida como cultivo bajo las condiciones de un bosque secundario.

En la región de estudio, estos cultivos se están desarrollando como una vía de conservación y

manejo de palmas chamaedoreas.

Materiales y Métodos

Localidad de estudio

El sitio de estudio se localiza en la parte superior (> 1,000 msnm) de la ladera sureste del volcán Santa Marta, en terrenos propiedad del poblado de Santa Marta, municipio de Soteapan, Veracruz. En la región de estudio la precipitación excede los 6,000 mm por año y la vegetación predominante es bosque mesófilo de montaña con Quercus ocarpa, Ulmus mexicana, Liquidambar staraciflua como elementos arbóreos dominantes (25-35 m de alto) en el dosel.

Especies de estudio

Chamaedorea tuerckheimii ("goanay") es una palma de dimensiones pequeñas con una altura que no rebasa 1 m. Posee un tallo solitario de 3-7 cm de diámetro, con hojas enteras de borde aserrado y ligeramente bífidas. Se distribuye en algunas regiones de Veracruz y Oaxaca en México y en Alta Verapaz, Guatemala, entre los 900 y 1,500 msnm (Henderson et al., 1995). Produce frutos unisemillados de aprox. 1 cm de largo por 0.7 cm de diámetro. Tiene un alto potencial de uso como planta ornamental. Chamaedorea elegans ("chate", "pacay" o "palmilla") es una palma de dimensiones pequeñas de hasta 2 m de altura, de tallo solitario ca. 1 cm de diámetro y 5 a 8 hojas finamente pinadas. Tiene amplia distribución en México, principalmente a través de la costa del Golfo de México y la región del sureste. También se localiza en Guatemala y Belice y en todo su ámbito de distribución se le puede encontrar entre los 400 a 1,200 msnm. Produce frutos globosos de entre 4 y 7 cm de diámetro (Henderson et al., 1995). Se le cría para uso ornamental pero de las poblaciones naturales extraen fuertes cantidades de semillas y hojas (Hodel, 1992).

Censo de las poblaciones

i. Poblaciones naturales

En el bosque, se establecieron sitios permanentes de observación que variaron en número y forma dependiendo de cada especie. En marzo de 1994, se establecieron siete parcelas circulares para Chamaedorea tuerckheimii cubriendo un área total de censo de 800 m². Cada palma individual fue localizada en un mapa de coordenadas, con un error menor a 0.2 m, y etiquetada con un número particular de identificación. Cada individuo fue ubicado en una de las siguientes categorías: i) plántula, palmas recién emergidas con evidencia de estructuras cotidlonarias, ii) palmas juveniles, palmas sin tallo aparente por arriba del suelo y iii) palmas adultas, con tallo aparente por arriba del suelo. De cada individuo censado, se obtuvieron las siguientes medidas: longitud del tallo (desde su unión con las raíces hasta la punta del meristemo apical de crecimiento), número de hojas, identidad sexual (los individuos masculinos presentan un número mayor de flores por unidad de longitud de raquila que los femeninos), número de inflorescencias y/o infrutescencias y longitud de la lamina foliar de la tercera hoja partiendo del meristemo apical. En total, se marcaron 212 individuos de Chamaedorea tuerckheimii.

En junio de 1994, se establecieron seis parcelas permanentes para Chamaedorea elegans, cinco de 50 x 4 m y una de 30 x 4 m, cubriendo un área total de censo de 1,120 m². La población fue censada siguiendo el mismo protocolo de campo descrito para Ch. tuerckheimii. En total, se registraron y etiquetaron 290 individuos representativos de todos los estadios de vida.

ii. Población de Chamaedorea elegans en cultivo

Se estableció una parcela permanente de estudio en un cultivo de palmas con el propósito de seguir el comportamiento fisiológico y demográfico de palmas que estarán sujetas a un programa de cosecha de hojas. El cultivo se encuentra ubicado en un bosque secundario ("achual") cuya extensión

aproximada es de una hectárea. Este acahual tenía una edad sucesional de 6 años en 1995. El árbol secundario Trema micrantha (Tiliaceae) fue el elemento arbóreo dominante (3-15 m de altura). Estos árboles constituyen un dosel homogéneo y sus copas abiertas y hojas relativamente pequeñas permiten que, a nivel del sotobosque, ocurran cantidades superiores de luz a las encontradas en el bosque primario. Antes de la introducción de las palmas al acahual, se removió con "machete" la vegetación de sotobosque (plantas menores de 3 m de altura), lo que permitió un aumento adicional de energía solar a nivel del suelo. Los pobladores transplantaron las palmas del bosque natural al acahual en 1993. Cada palma se extrajo utilizando un machete, procurando lastimar a las raíces lo menos posible. Las palmas extraídas se agruparon en paquetes de decenas y se transportaron envueltas en tela de yute. Las palmas se sembraron en boquetes de 30 cm de diámetro por 40 cm de profundidad y se depositó tierra del mismo sitio para afianzar la planta. Durante dos años las palmas se cuidaron removiendo posibles plantas trepadoras y, cuando se requirió, se reacondicionó el suelo. En marzo de 1995, registramos y etiquetamos 300 palmas de Chamaedorea elegans y se tomaron los mismos registros y se siguió el mismo programa de monitoreo antes descritos para las poblaciones naturales.

Análisis datos

i. Componentes demográficos

Crecimiento de los individuos y dinámica foliar

Para evaluar el crecimiento de las palmas, se marcó una banda angosta de color (con pintura vinílica) a la mitad del tallo y se midió la longitud del tallo entre esta marca y el ápice del meristemo de crecimiento (llamada de aquí en adelante longitud "L 1 "). Con el propósito de registrar la producción de hojas, se marcó con una pequeña banda de color (de pintura vinílica) a la hoja más joven y a la tercera por debajo de esta. El crecimiento de cada individuo (C) se cuantificó como la ganancia relativa anual en longitud del tallo $TRC_t = [L 1(t+1) - L 1(t)]/L 1(t)$ y como la producción anual de hojas.

Para analizar la dinámica de hojas, de cada palma se obtuvo el número de hojas al inicio del estudio

(H_t), el número de hojas producidas durante la año (H_g), el número de hojas perdidas (H_p) y la tasa neta de recambio de hojas (G_n). Esta tasa se calculó como: $G_n = (H_g - H_p)/H$; cuando $G_n = 0$ el número de hojas vivas en la copa se encuentra en equilibrio, si $G_n > 0$ la copa tiende a aumentar en hojas y si $G_n < 0$ la copa tiende a reducirse en hojas. Para las poblaciones de Chamaedorea elegans de campo y cultivo, se exploró el número de hojas en pie que define un valor de G_n , en equilibrio a través de relacionar G_n , como función de H_t . Para el propósito de extracción de hojas, es importante conocer esta función ya que con ella se puede establecer el nivel de cosecha que puede mantener valores positivos de G_n . *Reproducción*

Se marcó el raquis de las inflorescencias e infrutescencias con el propósito de registrar la producción de las nuevas. Además, se registró el número de frutos producidos por infrutescencia.

Sobrevivencia y reclutamiento de plántulas

Después de un año, se recensaron todos los individuos sobrevivientes y se obtuvieron nuevos registros de longitud del tallo, producción de hojas y estructuras reproductivas. También se registró, en su caso, el número de hojas cosechadas. A través de toda la superficie de las parcelas permanentes se registraron a las plántulas nuevas y se les asignó un número e etiqueta de identificación y se contó el número de hojas.ii.

Modelos demográficos y análisis de sensibilidad

Con los datos obtenidos durante el periodo anual, se estimaron las siguientes tasas demográficas: i) tasa de permanencia a tamaños específicos (P_{ji} , $i=j$), definida como la proporción anual de sobrevivientes que permanecieron en la misma categoría de tamaño i durante el intervalo tiempo, ii) tasa de progresión a tamaños específicos (G_{ji} , $i<j$), definida como la proporción de sobrevivientes de una categoría de tamaño i que pasó a la siguiente(s) categoría(s) j (s), iii) tasa de fecundidad a tamaños específicos (m_j), definida como la cantidad de semillas producidas por palma de la categoría i durante el intervalo de tiempo. La tasa de mortalidad anual a tamaños específicos (M_{ij}) se calculó como $1-[P_{ji} + G_{ji}]$.

Estas tasas se utilizaron para dar Valores a un modelo matricial de crecimiento de las poblaciones de la forma $V_{t+1} = M_t V_t$ (o bien, $v_t = M_t V_0$) donde M es una matriz cuadrada de dimensión $n \times n$ (con la diagonal principal

ocupada por los Valores de Phi, las subdiagonales por Valores de G_{ji} y el primer renglón por los Valores de m_{jj} y V es un Vector que define la frecuencia de individuos presentes en los diferentes estadios de desarrollo. La raíz latente dominante de la matriz M corresponde a la tasa finita de crecimiento de la población (λ). Este modelo supone que las tasas demográficas son independientes de la densidad de las poblaciones y que son constantes a través del tiempo (Caswell, 1989).

Utilizamos el índice de elasticidad e_{ij} (De Kroon et al., 1988) para evaluar la sensibilidad relativa de λ a cambios en los Valores de las tasas demográficas a tamaños específicos. El valor de e_{ij} Varía entre 0 y 1; la importancia para λ de un parámetro demográfico aumenta con el Valor de elasticidad. Finalmente, se llevaron a cabo análisis de simulación de diferentes regímenes de extracción de individuos con el fin de establecer sus probables impactos sobre λ . En tales regímenes hipotéticos, cambiamos los Valores de las tasas demográficas a tamaños específicos para explorar cuál de estas tasas tienen un Valor relativamente mayor para la dinámica de las poblaciones.

Resultados y discusión

Patrones demográficos de *Chamaedorea elegans*

bajo condiciones de campo y cultivo

i. Mortalidad.

Durante el periodo de marzo de 1995 a junio de 1996, en las condiciones naturales de campo, se registraron tasas anuales de mortalidad de 22% para las palmas entre 4 y 8 cm de longitud del tallo, y de entre 1 y 4% para palmas mayores a estas tallas. Durante el mismo periodo, todas las palmas establecidas en el cultivo sobrevivieron. Esto muestra que la manipulación de las palmas en el cultivo, y el ambiente interno del acahual, favoreció, al menos inicialmente, el desempeño de las palmas.

ii. Crecimiento

El crecimiento en longitud del tallo de *Chamaedorea elegans* fue constante, independiente del tamaño de las palmas (Fig. 1). Este crecimiento fue 5 veces mayor en el cultivo que bajo las condiciones naturales: en promedio, las palmas crecieron 5.9 cm en el acahual y solo 1.2 cm en el bosque natural. Esta diferencia se debió a que en el cultivo las palmas produjeron al año, en promedio, 4.4 hojas mientras que en el bosque sólo 1.1

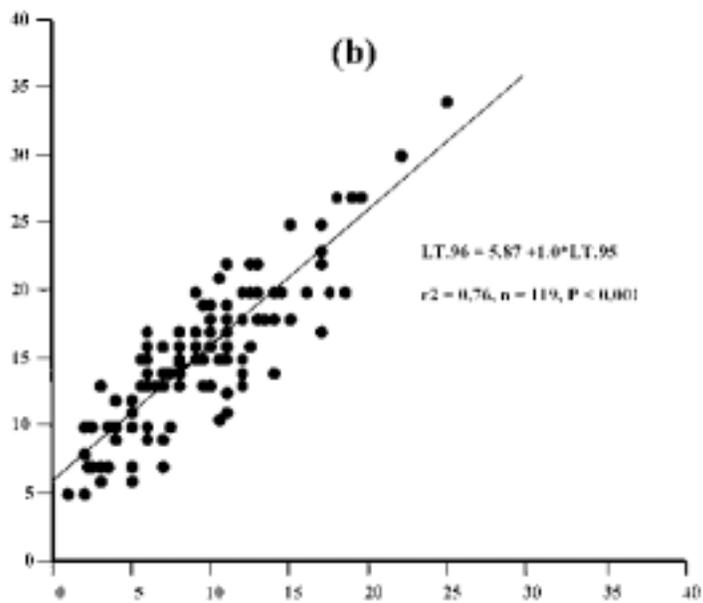
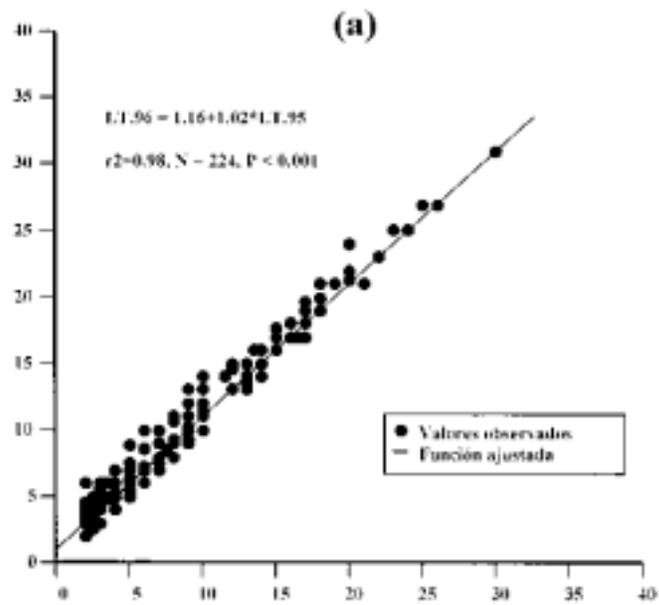


Fig. 1. Crecimiento de palmas de *Chamaedorea elegans* bajo: (a) condiciones de bosque natural y (b) condiciones de cultivo en acahual en Santa Marta, Veracruz. Se indica los valores de los parámetros de regresión lineal ajustados a cada caso.

hojas. En promedio, la producción de una hoja en el cultivo aumentó 1.3 cm año^{-1} del tallo (longitud de entrenudo) y 1.1 cm año^{-1} bajo condiciones de campo. Así, el número de hojas producido por año fue un atributo mucho más flexible que el tamaño del entrenudo.

Como producto de los diferentes tasas demográficas ocurridas entre las poblaciones de bosque y cultivo, la estructura de tamaños de la población de bosque casi no varió de un año al otro, mientras que aquella de la población en el cultivo aumentó en la frecuencia de individuos de tallas mayores (Figura 2).

iii. Reproducción.

Bajo condiciones del cultivo el porcentaje de palmas que produjeron estructuras reproductivas fue cinco veces mayor al registrado en la población del bosque natural (cerca de 15 %). Además, en promedio, una palma del cultivo produjo al año cinco veces más infrutescencias que una del bosque natural, las cuales produjeron en promedio 1.2 infrutescencias. En promedio, las palmas de bosque produjeron 34.7 (e.e. = 8.3) frutos por infrutescencia, valor muy semejante al producido en el cultivo (promedio + e.e. = $37.0 + 4.2$). Sin embargo, la producción anual promedio de frutos por individuo fue superior en el cultivo a nivel de toda la población de individuos maduros ($18.5 + 4.4$ en cultivo vs $14.8 + 3.5$ en bosque), pero sobre todo a nivel de los individuos reproductivos ($84.5 + 7.7$ y $50.9 + 3.5$ frutos ind^{-1} en el cultivo y bosque, respectivamente).

Dinámica foliar de *Chamaedorea elegans*

El análisis de la dinámica de ganancia y pérdida de hojas, bajo las condiciones del bosque, sugiere la existencia de un proceso de regulación del número de hojas que puede mantener una palma en pie (Figura 3a). La tasa de caída de hojas aumentó de manera exponencial con la cantidad de hojas en pie, alcanzando un máximo de 2 hojas año^{-1} en palmas con 15 hojas en pie. Posiblemente, las palmas aceleran el proceso de abscisión de hojas cuando las cargas

respiraciones crecen a medida que se acumulan hojas en la copa y la eficiencia fotosintética de las hojas viejas disminuye.

Bajo las condiciones de campo, la ganancia de hojas mostró una relación parabólica con el número de hojas en pie. La ganancia de hojas en palmas con menos de 10 hojas tendió a aumentar a medida que aumentó la superficie foliar por palma hasta una producción anual promedio de 1.5 hojas (Fig. 3a). Palmas con un mayor número de hojas ganaron cada vez menos hojas al aumentar el área foliar por palma. Estas respuestas sugieren que las demandas respiratorias en los individuos tienden a superar las ganancias fotosintéticas cuando el área foliar total de una palma aumenta por encima de un cierto umbral. Así, la energía potencialmente asignable a la producción de hojas disminuye en palmas con grandes áreas foliares

La Figura 3b muestra el cambio de la ganancia neta de hojas como función del número de hojas en pie en la población de bosque. Se encontraron dos puntos de equilibrio (número de hojas en las que la ganancia neta es igual a cero). El punto b indica un equilibrio estable en el que el número de hojas en pie (aprox. 13 hojas) tiende a mantenerse a través de un mecanismo de retroalimentación negativa. Cuando el número de hojas en pie supera este punto al tiempo siguiente el número de hojas tiende a reducirse. Inversamente, cuando se reduce el número de hojas por debajo de b el número de hojas tiende a aumentar. El punto a señala un equilibrio inestable (aprox. 1 hoja) donde una palma no puede mantener el mismo número de hojas si ocurriese algo que cambiase las tasas de ganancia o pérdida de hojas. En este punto, si la palma pierde una hoja ésta no podría recuperarse y moriría. Si la hoja no se pierde, la palma tendería a alcanzar el número de hojas en equilibrio estable.

En el cultivo, la ganancia y pérdida de hojas mostraron tendencias similares de cambio con relación al número de hojas vivas en pie (Figura4a,b). En este caso, la pérdida de hojas se debió a la cosecha de hojas más que al proceso natural de abscisión foliar. La dinámica de recambio de hojas en el cultivo fue mucho más rápida que bajo las condiciones del bosque natural. En promedio, la ganancia y pérdida anual de hojas fueron alrededor de tres veces mayores en el cultivo que en el bosque.

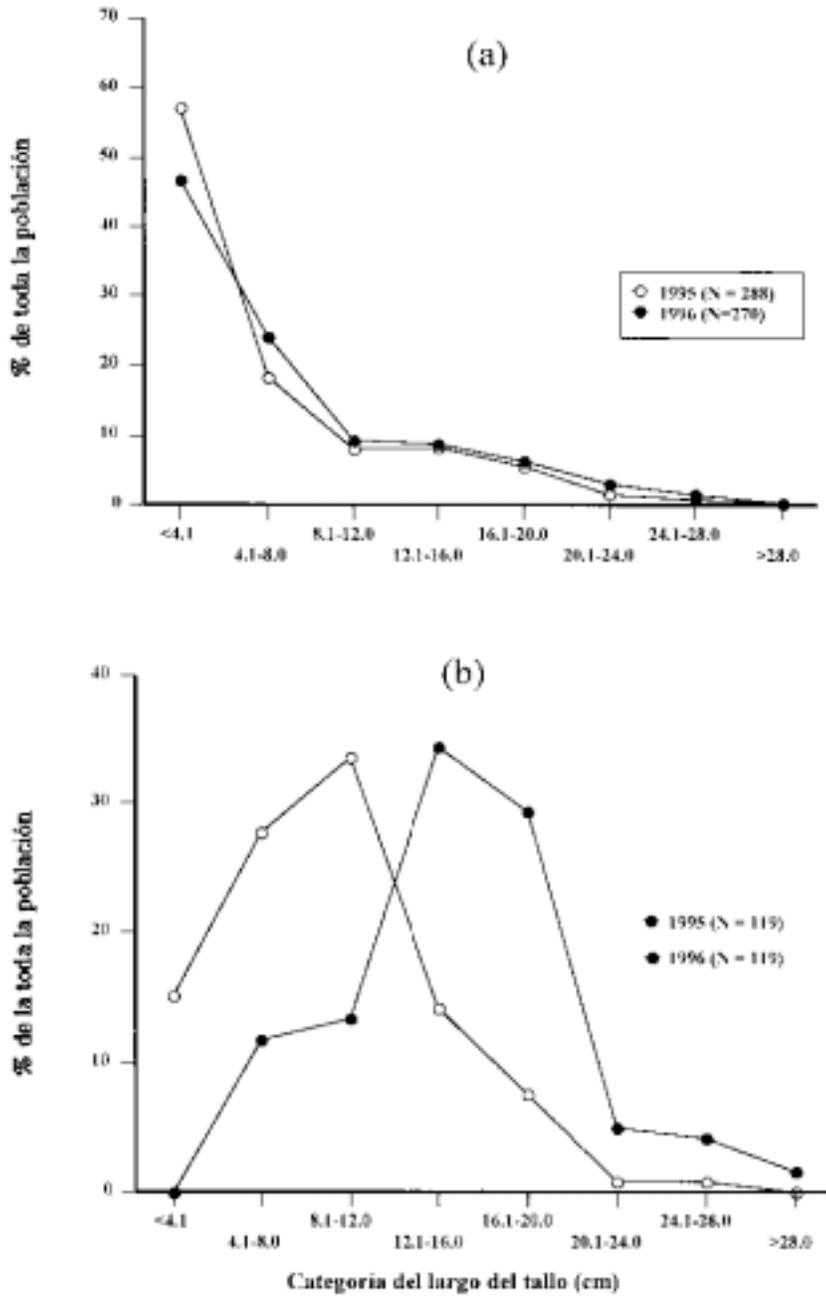


Fig. 2. Cambio anual en la estructura poblacional de poblaciones de *Chamaedorea elegans* en Santa Marta, Veracruz. a) Condiciones de bosque natural, b) condiciones de cultivo en acahual

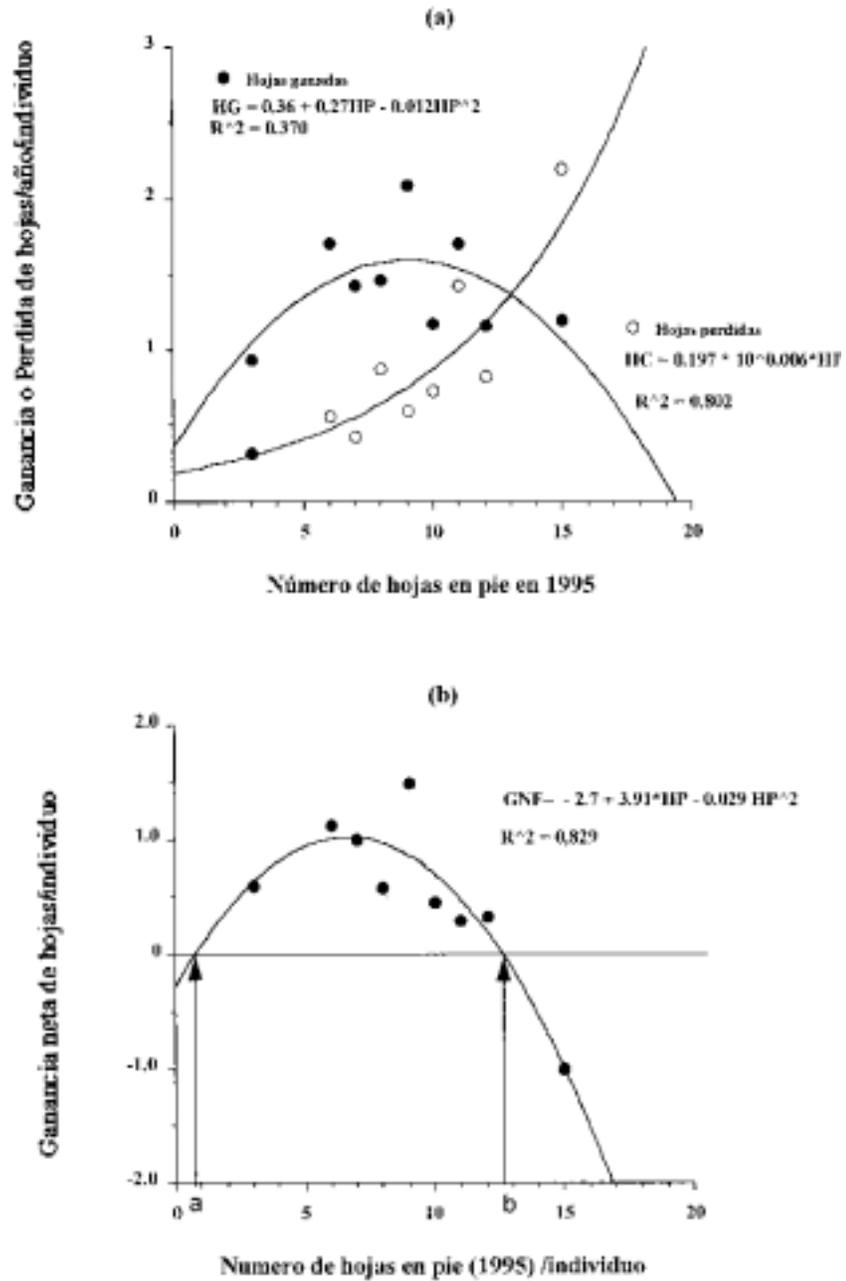


Fig. 3. Dinámica de recambio foliar en la copa de palmas de *Chamaedorea elegans* en Santa Marta, Veracruz. a) Ganancia y pérdida de hojas como función del número de hojas en pie, b) Recambio neto de hojas (GNF) como función del número de hojas vivas en pie. Note el punto de equilibrio inestable (a) y estable (b). En cada caso se muestran los valores de ajustes estadísticos. Ver texto para más detalles.

A diferencia de la población del bosque natural, en el cultivo se detectó solo un punto de equilibrio estable, el cual ocurrió alrededor de las 8 hojas en pie (Figura 4c). Este número de hojas en equilibrio fue 50% menor al encontrado bajo condiciones naturales. La desaparición del punto de equilibrio inestable se debió a que la defoliación ocurrió sólo si las palmas tenían más de ocho hojas vivas en pie (Figura 4b) y, muy probablemente, a que las buenas condiciones de luz del acahual permitieron acumular reservas y fotosíntetatos utilizables en la producción de nuevas hojas aún cuando el número de hojas en pie fuese reducido (< 2 ; Figura 4a). Los resultados de esta parte del estudio muestran que bajo las condiciones del acahual, el cultivo de las palmas permitió cuadruplicar la cosecha de hojas respecto al nivel que puede obtenerse en el bosque.

Modelación de la dinámica de poblaciones i. *Chamaedorea elegans*

La Figura 5 muestra una representación diagramática del flujo demográfico de individuos a través del ciclo de vida de *Chamaedorea elegans* bajo las condiciones del bosque natural. En el diagrama se ilustran las tasas demográficas a tamaños específicos. Las plántulas se reconocieron como individuos de menos de un año de edad (con reminiscencias aún de cotiledones). Después de un año, las palmas tienen el potencial de reproducirse por lo cual no definimos una categoría de individuos juveniles. Los individuos maduros se categorizaron en seis grupos de 4 cm de altura del tallo. Los individuos categorizados como Maduros-VI incluyen a palmas mayores de 20 cm de altura. Los números en cursivas, entre las flechas, indican la tasa anual de progresión a tamaños específicos (G_{ij}). Los números al lado de flechas en diagonal, indican la tasa anual de mortalidad a tamaños específicos (M_{ij}). Los números dentro de las flecha en forma de circuitos indican la tasa anual de permanencia a tamaños específicos (P_{ji} , $i = j$). La probabilidad de reproducción se indica con los número subrayados y los valores fecundidad a tamaños específicos (m_g) se indican en las casillas por encima de las categorías de los individuos maduros. Los números grandneto de hojas (GNF) como función del número de hojas vivas en pie. Note el punto de equilibrio inestable (a) y estable (b) . En cada caso se

muestran los valores de ajustes estadísticos. Ver texto para más detalles

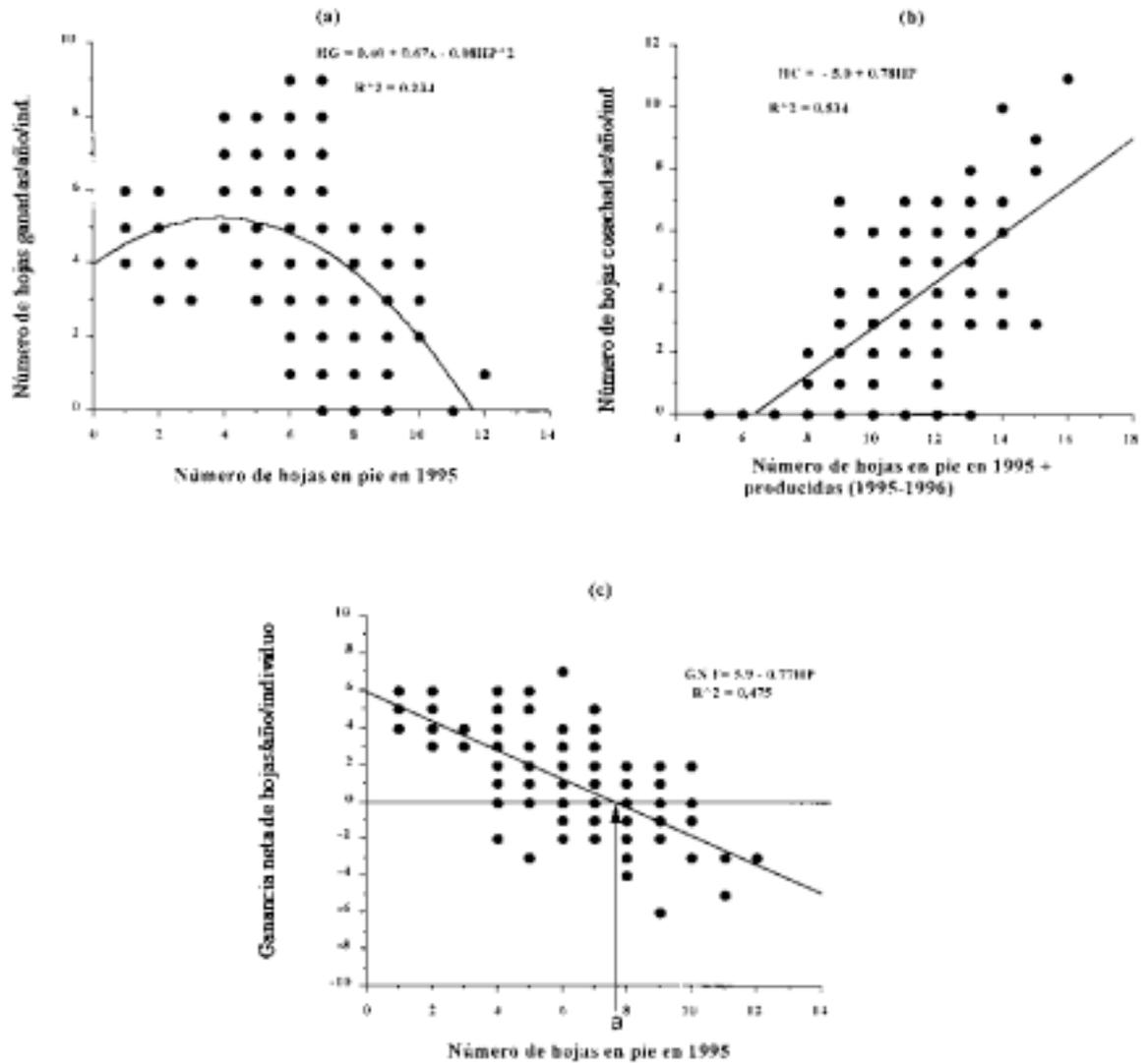


Fig. 3. Dinámica de recambio foliar en la copa de palmas de *Chamaedorea elegans* en Santa Marta, Veracruz. a) Ganancia y pérdida de hojas como función del número de hojas en pie, b) Recambio.

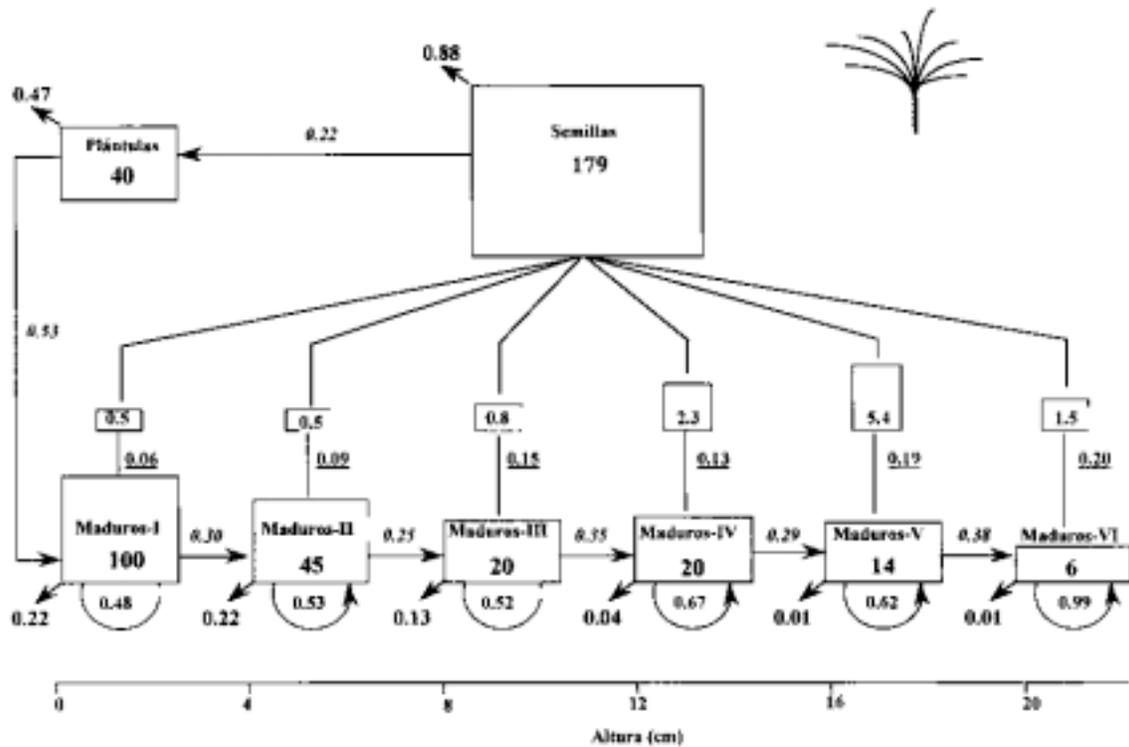


Fig. 5. Modelo de flujo numérico para la población de *Chamaedorea elegans* en condiciones de bosque natural en Santa Marta, Veracruz. Los números dentro de las casillas indican la densidad de individuos de los diferentes estadios de vida en 1,140 m² en mayo de 1995. Los números en *itálicas* indican la probabilidad anual de progresión entre estadios de vida, los números junto a flechas en diagonal a la probabilidad anual de mortalidad. Los números subrayados indican la probabilidad anual de reproducción y los números en las celdas dispuestas por encima de las categorías de palmas maduras indican las tasas anuales de fecundidad específicas a cada categoría de individuos maduros. Dentro de las flechas semicirculares se muestran las probabilidad anual de permanencia por estadio de vida. Ver texto para más detalles.

La tasa finita de crecimiento poblacional estimada a partir de los valores mostrados en la Fig. 5 fue de $\lambda = 1.031$. El análisis de elasticidad mostró que la tasa de permanencia (equivalente a la tasa de sobrevivencia) de los individuos fue el componente más importante para la dinámica de la población seguida por el crecimiento (progresión) y en mucho menor grado por la fecundidad (Fig. 6). Aún puede notarse que la sobrevivencia de los individuos maduros de mayor talla (Maduros-6) es por mucho el componente demográfico más importante para la dinámica de la población. En términos relativos, la tasa de crecimiento de Chamaedorea elegans es muy sensible a cambios en la tasa de sobrevivencia de las palmas de mayor tamaño.

La figura 7 muestra resultados de un análisis de simulación de posibles impactos de manejo sobre λ , basado en el modelo matricial antes descrito.

Este análisis explora posibles efectos de la extracción de individuos de la población (lo cual disminuye la tasa natural de sobrevivencia), o bien casos en los que al sobreexplotar la cosecha de hojas de los individuos se reduce su crecimiento o sobrevivencia futura. Claramente, la sobrevivencia de las palmas maduras es preponderante en importancia para la dinámica de la población. Así, una reducción de tan solo 8% de la tasa natural de sobrevivencia de los individuos maduros de mayor tamaño produce una reducción drástica de λ , llevando a la población a un proceso de extinción local a largo plazo. Si no afectamos a las palmas de mayor tamaño, la población podría estar en tal riesgo si se reduce en un 35% la sobrevivencia de las palmas maduros de menor tamaño o bien en un 60-70% la sobrevivencia de las semillas, equivalente también a reducir la fecundidad o el crecimiento de las palmas en un mismo nivel. Este análisis sugiere que para conservar viable a una población de Ch. elegans debemos ser muy cuidadosos en el manejo de las palmas de mayor tamaño y que podríamos manejar con menor riesgo palmas jóvenes, extraer semillas o bien cosechar las hojas a ritmos que no lleven a la muerte de las palmas.

Chamaedorea elegans

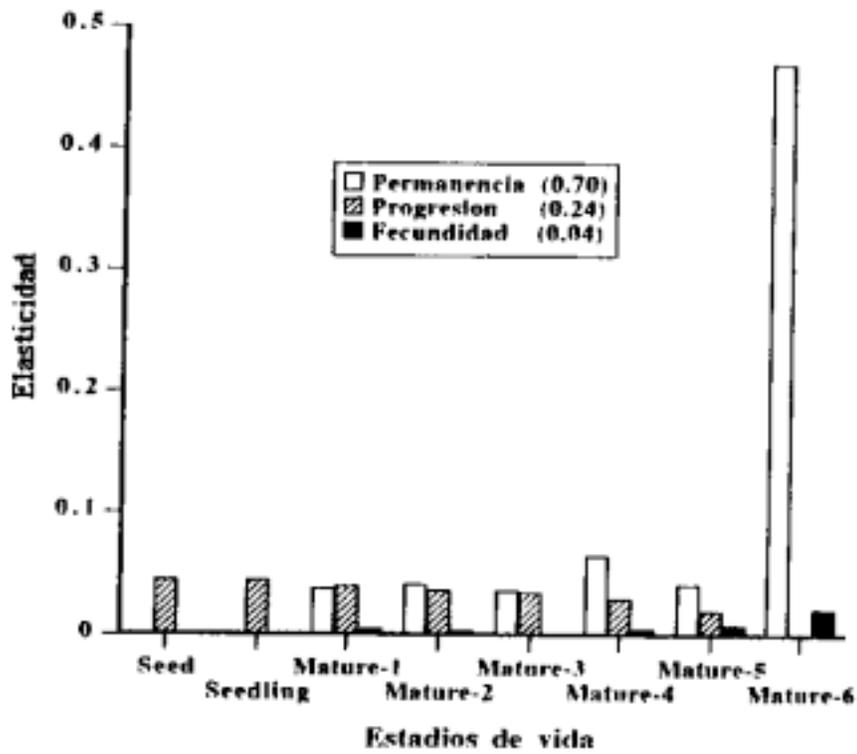


Fig. 6. Valores de elasticidad específicos a cada estadio de vida y a cada componentes demográficos para la población de bosque natural de *Chamaedorea elegans* en Santa Marta,

Veracruz.

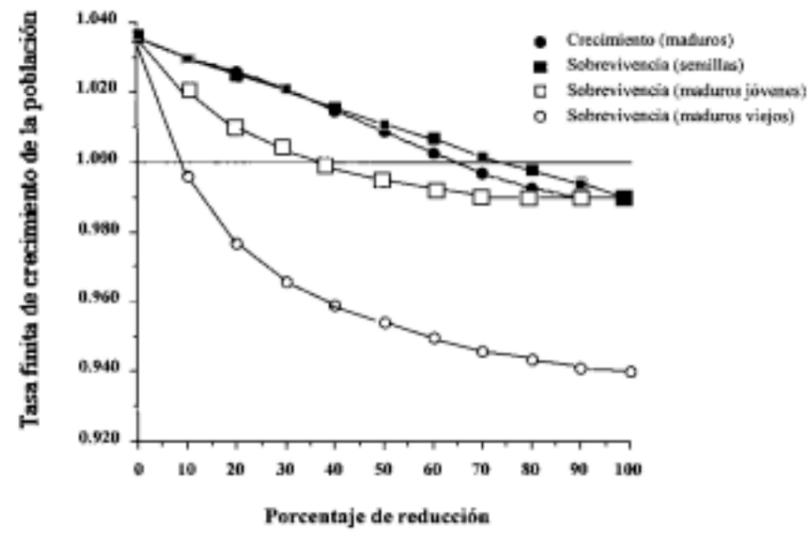


Fig. 7. Efecto hipotético de diferentes niveles de cosecha de individuos sobre la tasa finita de crecimiento poblacional de *Chamaedorea elegans*. Los niveles de cosecha simulados reducen en un porcentaje dado (entre 0 y 100%) los valores de las probabilidades anuales de progresión (crecimiento) y sobrevivencia registrados bajo condiciones naturales. Ver texto para más detalles.

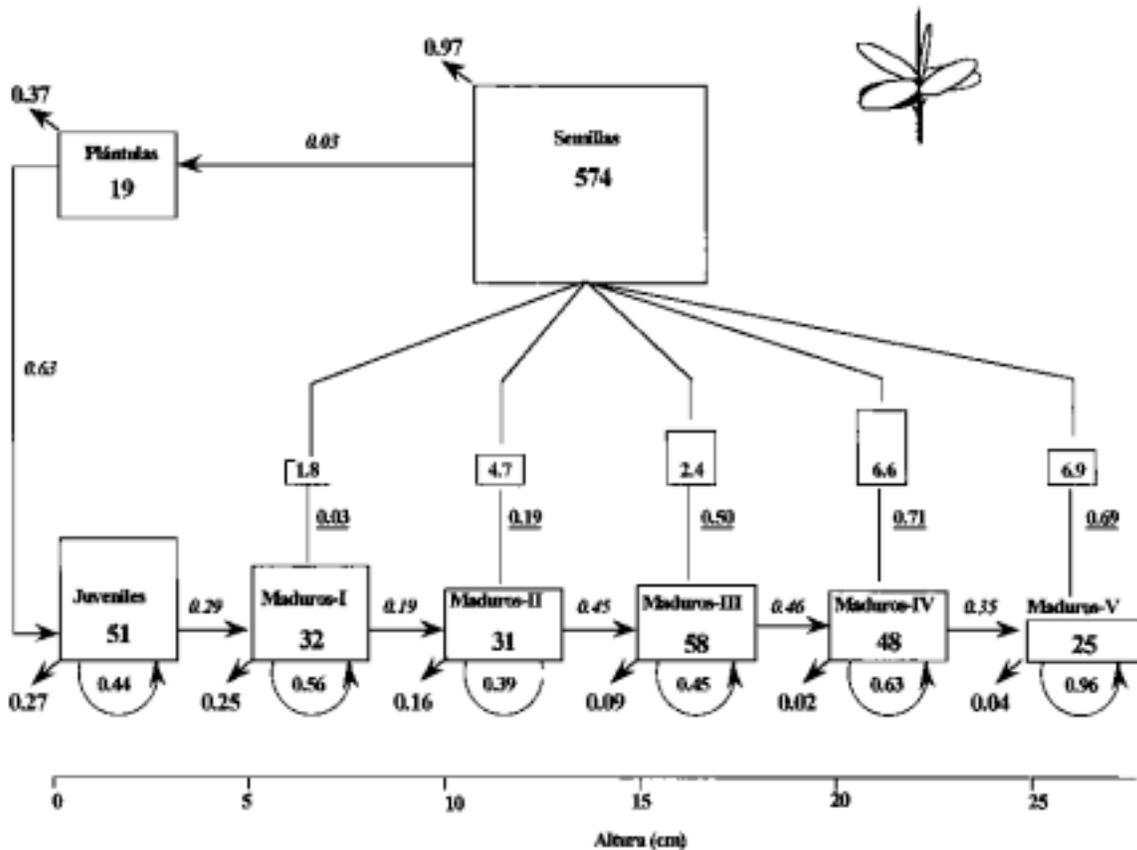


Fig.8. Modelo de flujo numérico para la población de *Chamaedorea tuerckheimii* en condiciones de bosque natural en Santa Marta, Veracruz. Los números dentro de las casillas indican la densidad de individuos de los diferentes estadios de vida en 800 m² en mayo de 1995. Los números en itálicas indican la probabilidad anual de progresión entre estadios de vida, al lado de flechas en diagonal se indican la probabilidad anual de natalidad. Los números subrayados indican la probabilidad anual de reproducción y los números en las celdas dispuestas por encima de las categorías de palmas maduras indican las tasas anuales de fecundidad específicas a cada categoría de individuos maduros. Dentro de las flechas semicirculares se muestran las probabilidades anuales de supervivencia por estadio de vida. Ver texto para más detalles.

ii Chamaedorea tuerckheimii

La Figura 8 muestra un diagrama de flujo numérico para la población estudiada de Chamaedorea tuerckheimii. Un modelo matricial de la población, alimentado con estos valores demográficos, estima un valor para X de 0.989 lo cuál sugiere que la población podría encontrarse bajo un proceso de disminución numérica.

El análisis de elasticidad para el caso de Chamaedorea tuerckheimii produjo resultados similares a los encontrados con Ch. elegans, aunque esta población fue aún más sensible que Ch. elegans a cambios en la sobrevivencia de los individuos maduros de mayor talla (Fig. 9 y 10). Desde la perspectiva de la conservación de esta especie y su manejo, los resultados obtenidos indican que el cuidado de las palmas maduras podría ser aún más crítico en Ch. tuerckheimii que en Ch. elegans.

Un análisis de simulación de la dinámica de poblaciones de en Ch. tuerckheimii sugiere que para que la población se mantenga viable a largo plazo se requiere que las palmas más grandes tengan probabilidades anuales de sobrevivencia mayores al 97 % (Fig. 11). En contraste, este análisis sugiere que para mantener viable a la población se requiere asegurar tan solo una probabilidad de reclutamiento de plántulas (proporción de semillas que dan lugar a plántulas) del orden del 6 %, suponiendo que la sobrevivencia de los individuos maduros de mayor talla fuese del 96 %. De esta manera, si la probabilidad de muerte de los adultos es relativamente alta (como parece ser en la población de estudio, ca. 3% anual), para conservar a una población de Ch. tuerckheimii, se debe estimular, consistentemente, un alto nivel de reclutamientos de plántulas en la población.

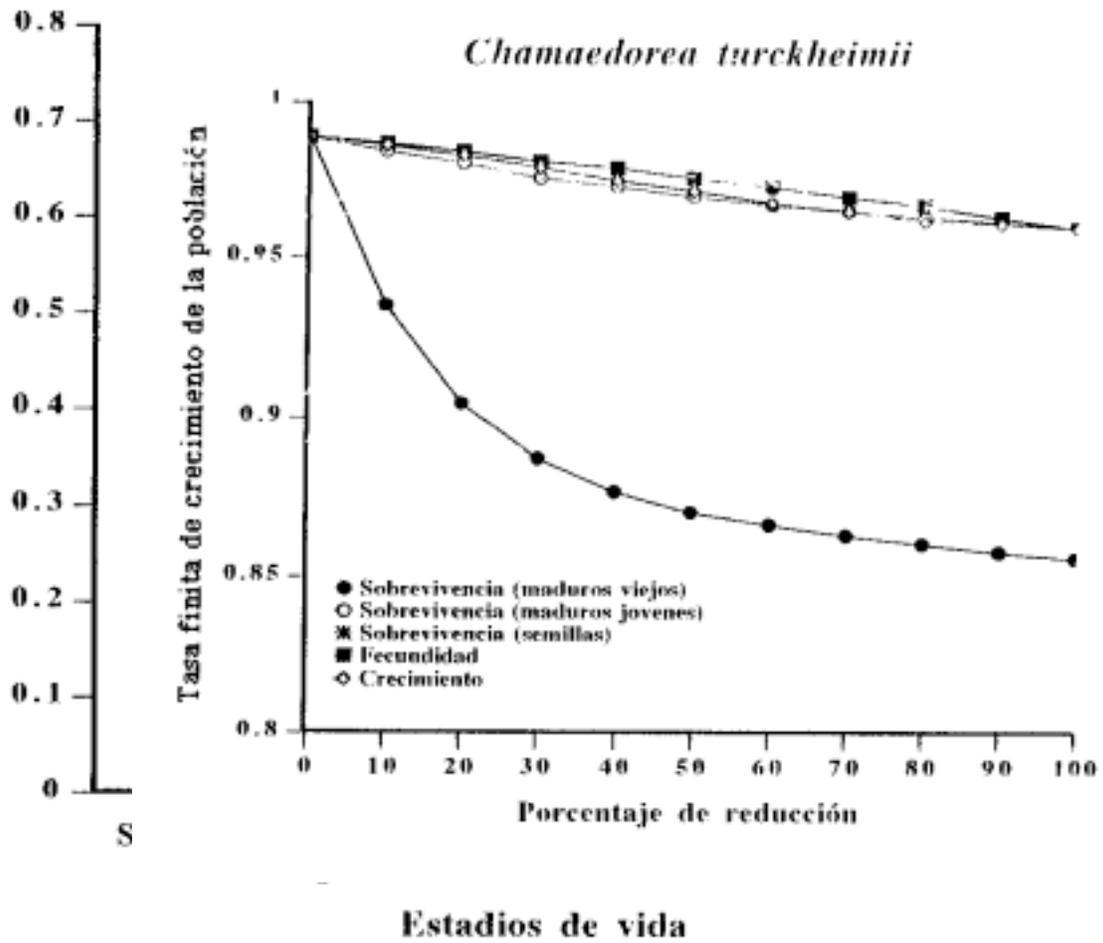


Fig. 9. Valores de elasticidad específicos a cada estadio de vida y a cada componentes demográficos para la población de bosque natural de *Chamaedorea Tuerckheimii* en Santa Marta, Veracruz.

Chamaedorea turckheimii

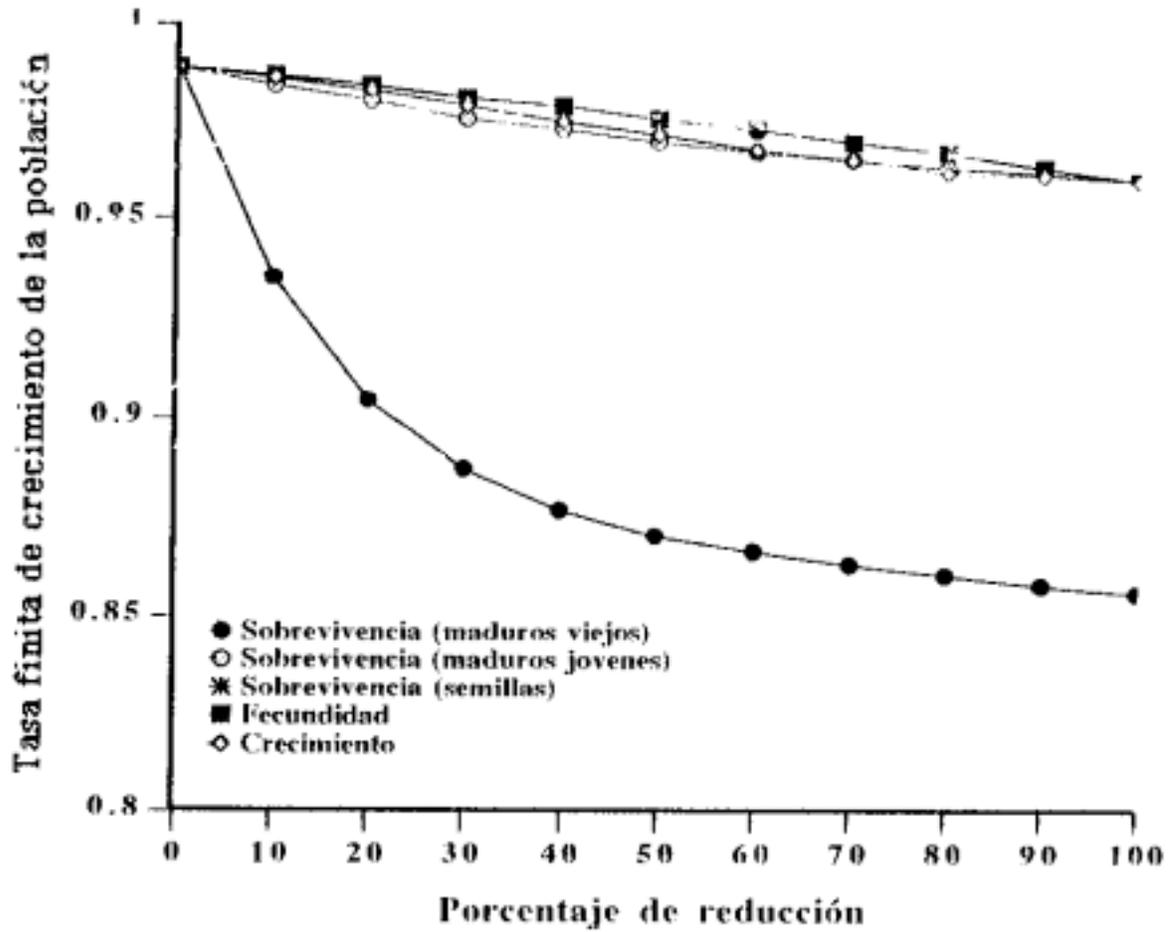


Fig. 10. Efecto hipotético de diferentes niveles de cosecha de individuos sobre la tasa finita de crecimiento poblacional de *Chamaedorea turckheimii*.

Ver Fig. 7 para más detalles.

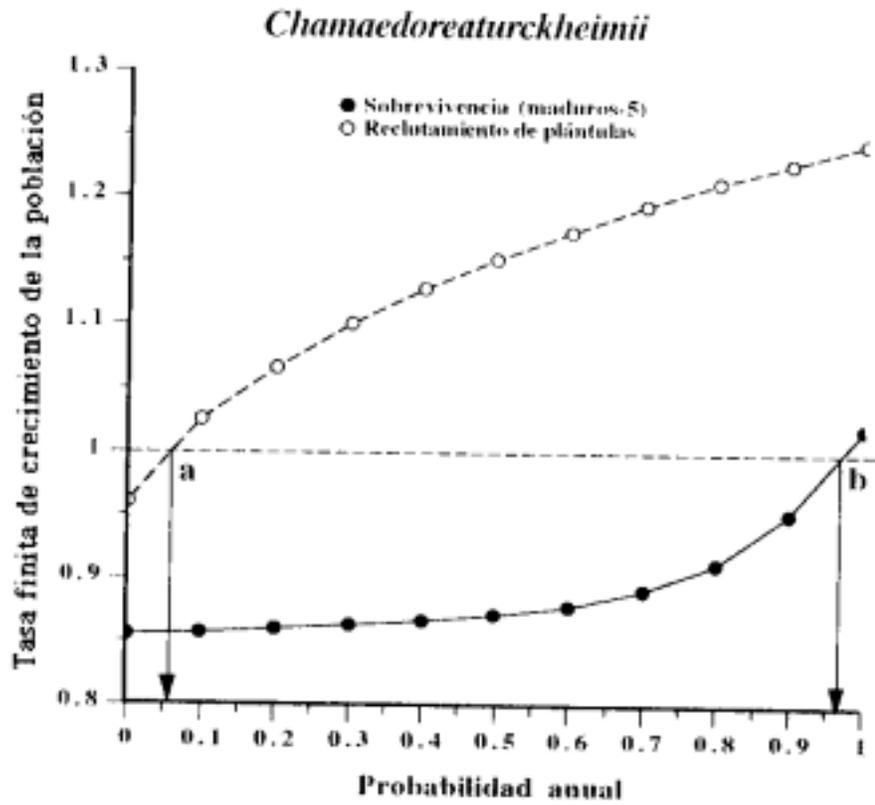


Fig. 11. Estimación de los límites de probabilidad de supervivencia de palmas maduras y probabilidad de emergencia de plántulas (reclutamiento) necesarios para mantener viable a una población de *Chamaedorea tuerckheimii* en Santa Marta, Veracruz.

Conclusiones

Los modelos desarrollados en este estudio sugieren que la sobrevivencia es el componente demográfico relativamente más importante para la dinámica de poblaciones de las dos especies de *Chamaedorea* sujetas a su análisis demográfico en Santa Marta, Veracruz. En particular, la tasa de crecimiento de la población es relativamente más sensible a cambios en la tasa de sobrevivencia de las palmas maduras de mayor talla. En este sentido, proponemos que la extracción de palmas adultas debe ser una práctica no recomendada en los planes de manejo de poblaciones de las especies aquí tratadas. La extracción de hojas puede programarse de manera que los niveles de cosecha no lleven a elevar las tasas naturales de mortalidad de las palmas adultas. Los efectos de retardo en el crecimiento de las palmas, debidos a la defoliación, tendrían un efecto relativamente pequeño sobre la viabilidad demográfica de las poblaciones siempre y cuando tal retardo no lleve a la muerte de las palmas. Las simulaciones también sugieren que la cosecha de semillas podrían tener un impacto relativamente despreciable sobre la tasa futura de crecimiento de las poblaciones.

Los modelos generados en el presente estudio también sugieren que el manejo del reclutamiento de plántulas es un aspecto que debe considerarse prioritario en los programas de extracción de recursos de poblaciones naturales de palmas de *Chamaedorea elegans* y *Ch. Tuerckemii*, sobre todo cuando las tasas de mortalidad de palmas adultas se elevan por efectos de la cosecha de hojas o de extracción de individuos.

Los resultados obtenidos en este estudio en relación con las palmas cultivadas en el acahual muestran claramente el gran potencial que tiene la práctica de cultivo de palmas bajo el ambiente de los bosques secundarios. El ambiente de acahual favoreció significativamente el desempeño de palmas de *Chamaedorea elegans*. Bajo el rico ambiente de luz en el sotobosque del acahual, la sobrevivencia, el crecimiento y la fecundidad de las palmas se elevaron notablemente respecto a lo ocurrido en las condiciones del bosque natural. La mayor producción de hojas hizo posible una mayor cuota de extracción de hojas en las condiciones del cultivo que en bosque natural, sin que durante el periodo de estudio se observasen efectos detrimentales sobre el desempeño de las palmas. Además, dado que las semillas se cosechan y comercializan para la crianza de plántulas, la mayor

capacidad reproductiva exhibida por las palmas cultivadas en el acahual es un aspecto positivo adicional que indica el alto valor potencial que tiene el cultivo de Chamaedorea elegans en bosques secundarios.

Bibliografía

- Alvarez-Buylla, ER. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and applications to a tree species. *American Naturalist* 143: 155-191.
- Alvarez-Buylla, ER., R. García-Barrios, C. Lara-Moreno & M. MartínezRamos. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 27: 387-421.
- Bazzaz, F.A. 1996. The ecophysiology of plants in heterogeneous environments. Harvard University Press, Massachussets.
- De Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael, & H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*: 67: 1427-143 1.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Sinauer, Sunderland.
- Henderson A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. Field Guide to the Palms of the Americas. Princenton University Press, New Jersey.
- Hodel, D. 1992. Chamaedorea palms. International Palm Society, Lawrence, KS.
- Martínez-Ramos, M., J. Sarukhán & D. Piñero. 1988a. The demography of tropical trees in the context of gap dynamics: the case of Astrocaryum mexicanum at Los Tuxtlas tropical rain forest. pp. 293-313. En A.J. Davy, M.J. Hutchings and A.R. Watkinson (Eds.) *Plant Population Ecology*. Blackwell, Oxford.
- Martínez-Ramos, M. & ER. Alvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 56: 121-153.
- Peters, C.M. 1991. Plant demography and the management of tropical forest resources: a case study from Brosimum alicastrum in México. pp. 91118. En: A. Gómez-Pompa, A., T.C.

Whitmore y M. Hadley (Eds.) Rain Forest Regeneration and Management. Man and the Biosphere Series, Volume 7. UNESCO, París.

Olmsted, L. & ER. Alvarez-Buylla, 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in México. Ecol. Appl. 5: 484-500.