

Biología reproductiva y tamaño efectivo en *Echeveria gibbiflora*: Un homenaje a Sewall Wright

Luis E. Eguiarte,¹ Víctor Parra² y Fabián Vargas¹

¹ Centro de Ecología, UNAM,

² Escuela de Biología, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecología, Universidad Autónoma de Yucatán.

"I predict that historians and biologists in the twenty-first century will look upon Wright as perhaps the single most influential evolutionary theorist of this century".

W.B. Provine (1986)

INTRODUCCION

En 1989, cuando escribimos la versión original de este trabajo, se cumplieron 100 años del nacimiento de Sewall Wright (1889-1988), uno de los evolucionistas más importantes del siglo. Este trabajo constituye un intento de homenaje a su vida y obra.

Uno de los parámetros más importantes pero menos comprendidos de la genética de poblaciones, es el llamado tamaño efectivo de una población N_e , el cual determina la magnitud de la deriva génica. Tanto la deriva génica como el tamaño efectivo de la población fueron inicialmente descritos y estudiados por Sewall Wright. En este trabajo revisamos el concepto de tamaño efectivo y su estimación para la planta *Echeveria gibbiflora*, una crasulácea polinizada por colibríes, en la reserva del Pedregal de San Angel, C.U., D.F.

Sewall Wright y el modelo de los equilibrios cambiantes.

Sewall Wright dedicó su vida fundamentalmente al estudio de los patrones de coloración en los cobayos, y sus investigaciones en biología evolutiva fueron, cuando menos en un principio, un apéndice a estos trabajos. Aprendió matemáticas de forma autodidacta ya que en su familia había una fuerte tradición matemática, para poder resolver problemas empíricos de análisis de sus datos de genética (Provine, 1986). Entre 1912 y 1931 publicó alrededor de 60 artículos,

principalmente sobre la genética de los cobayos y sobre los efectos de la endogamia, y no es sino hasta 1931 cuando publicó su primer artículo específico sobre genética de poblaciones, aunque antes había publicado algunas revisiones y comentarios de libros. Inicialmente su obra tuvo muy poco impacto, ya que fue poco comprendida por los biólogos de la época. Posteriormente Wright publicó varios artículos discutiendo puntos de vista de R. A. Fisher, otros trabajos puramente teóricos y otros analizando datos obtenidos por el grupo de T. Dobzhansky. Una de sus contribuciones más importantes a la teoría evolutiva es su serie de trabajos sobre lo que él llamó el "aislamiento por distancia" (1938, 1940, 1943a, 1946). Estos trabajos constituyen un intento por demostrar que la deriva génica puede ser importante aún en poblaciones aparentemente continuas a lo largo de áreas muy grandes, si la capacidad de dispersión de la progenie es limitada (para una revisión de los principios de genética de poblaciones y evolución, ver Eguiarte, 1986, 1990). Sin embargo su obra magna sería su tratado en cuatro tomos "Evolution and the genetics of populations" (1968, 1969, 1977, 1978) donde redondea sus ideas y métodos y presenta una extensa revisión de la literatura del campo.

Wright pensaba que la endogamia y la deriva génica jugaban un papel importante en el proceso adaptativo, al permitir que se formaran combinaciones que la selección

natural no favorecería inicialmente, pero que podrían conducir a la obtención de nuevas adaptaciones. También consideraba que las especies estaban constituidas por una gran cantidad de subpoblaciones entre las cuales habría un flujo génico moderado. Sus ideas las sintetiza en su modelo de los equilibrios cambiantes (shifting balance) (1932, 1978) en el que propone el concepto del paisaje adaptativo (adaptive landscape). En este modelo la selección, al aumentar la adecuación promedio de las poblaciones, las llevaría a los "picos adaptativos" o genotipos de mayor adecuación. La deriva y la endogamia harían que algunas de las poblaciones "vagarán" por la topografía adaptativa; eventualmente alguna población llegaría a los pies de un pico más alto; al escalarlo aumentaría de tamaño la población (ya que una buena medida de la adaptación puede ser este tamaño), y por lo tanto la deriva génica y la endogamia serían cada vez menos importantes. La población que se encontrara en el pico adaptativo más alto comenzaría a "enviar" migrantes a las otras poblaciones, que eventualmente serían arrastradas al nuevo pico, dándose de ésta forma un proceso adaptativo más rico en opciones en donde se juntan todas las fuerzas evolutivas, que uno determinado exclusivamente por la selección natural. Así, para Wright la deriva génica es una fuerza evolutiva muy importante y la selección natural no es todopoderosa (ver también Eguiarte, 1986 y Eguiarte y Souza, 1993).

Este modelo ha tenido una importancia muy grande en el desarrollo de la biología evolutiva (Provine, 1986; Hartl y Clark 1989; Slatkin, 1989), aunque su relevancia ha sido cuestionada por algunos autores (Provine, 1986; Nei, 1986).

Deriva génica y tamaño efectivo.

El estimador de la magnitud de la deriva génica en una población es el parámetro denominado tamaño efectivo (N_e). El tamaño efectivo es el número de individuos reproductivos que presentaría una población ideal en la que se tendría la misma tasa de incremento en el índice de fijación (F), o la misma tasa de incremento en la varianza en las frecuencias alélicas entre subpoblaciones idénticas, o la misma tasa de pérdida de la heterocigosis que en la población real estudiada (Wright, 1931; Crow y Denniston, 1988; Hartl y Clark, 1989; Eguiarte et al, 1993).

A partir de las fórmulas obtenidas por Wright en 1931 se puede considerar que un proceso está determinado fundamentalmente por la selección natural, por el flujo génico o por la deriva génica según se muestra a continuación:

Fuerza Evolutiva	Es importante si:	Es poco importante si:
Selección Natural y/o Flujo Génico	$2N_e m > 1$ $2N_e s > 1$	$2N_e m < 1$ $2N_e s < 1$
Deriva Génica	$4N_e s < 1$ $4N_e m < 1$	$4N_e s > 1$ $4N_e m > 1$
Deriva Génica, Flujo Génico y Selección Natural	entre $4N_e s$ o $4N_e m$ $2N_e s$ o $2N_e m$	

donde N_e es el tamaño efectivo de la población, s es el coeficiente de selección y m es la tasa de migración (ver Eguiarte, 1986; Hartl y Clark, 1989). Posteriormente Kimura y colaboradores demostraron que en algunas condiciones la deriva génica puede ser importante hasta valores de N_e/m de alrededor de 5 (ver Kimura, 1983, pag. 220). En otras palabras, si existen tamaños efectivos pequeños, sólo van a ser importantes la selección o la migración si éstas llegan a ser muy intensas.

Una población ideal en genética de poblaciones debe cumplir con los siguientes requisitos (Crow y Denniston, 1988; Hartl y Clark, 1989; Eguiarte et al, 1993)

- a) Debe ser diploide.
- b) Debe presentar reproducción sexual.
- c) Debe ser posible la autofertilización.
- d) Los apareamientos deben ser estrictamente aleatorios.
- e) El número de los hijos de cada individuo en la población (tanto en su expresión masculina como femenina) debe seguir una distribución aleatoria (o sea de Poisson).
- f) Las sobrevivencias deben ser aleatorias con respecto al genotipo.
- g) Debe tener generaciones discretas.
- h) La población debe tener unos límites claramente definidos, o sea que debe ajustarse, por ejemplo, al modelo de "islas" de Wright (1940, 1951) o al de "stepping stone" de Kimura (Kimura y Ohta, 1971).
- i) No debe actuar ninguna otra fuerza evolutiva.

Si se viola cualquier supuesto, el número de individuos real de la población va a ser distinto de su tamaño efectivo N_e .

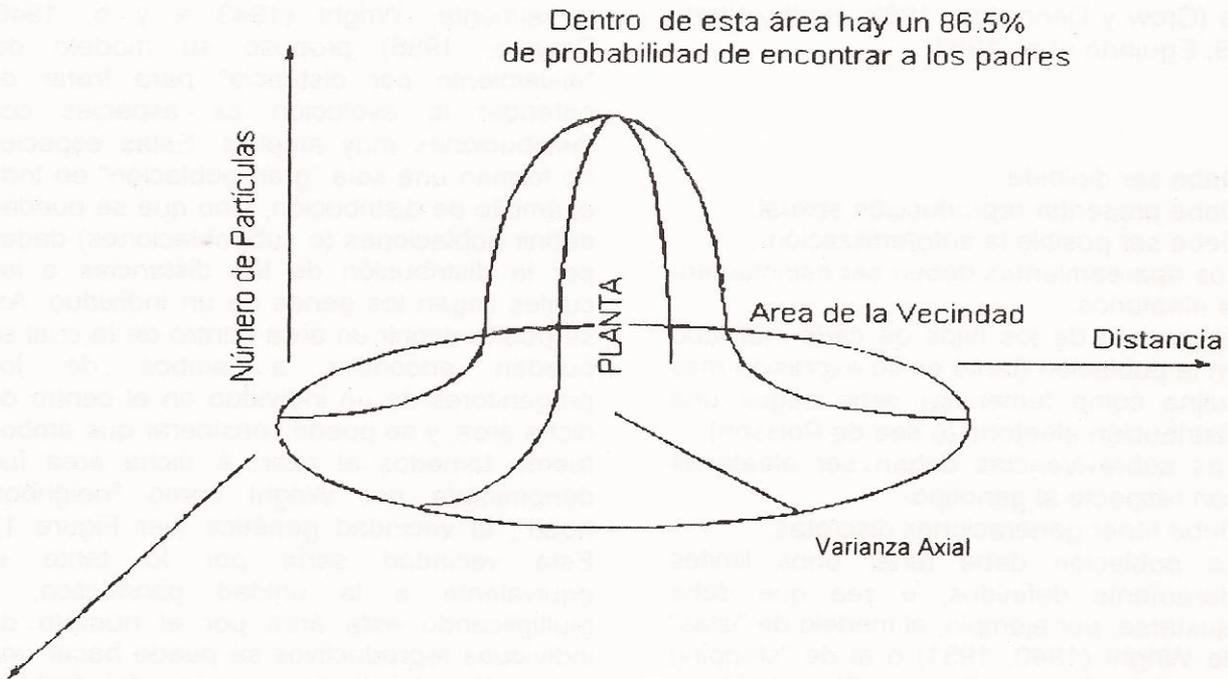
Generalmente el tamaño efectivo es menor que el número de individuos real (censal). Así, un índice útil puede ser N_e/N , el cual generalmente toma valores menores de 1 (Crawford, 1984a). Sin embargo, la estimación del tamaño efectivo representa un problema muy complicado si las poblaciones no presentan una estructura de "islas", o sea si estas no tienen límites claramente definidos, o si existe "aislamiento por distancia", esto es, si una población no es panmíctica, sino que los individuos más cercanos geográficamente tienden a aparearse más entre ellos de lo que se esperaría por azar (Wright, 1946). Por ejemplo, en el caso de plantas este "aislamiento por distancia" se genera porque el polen y las semillas tienden a viajar distancias relativamente cortas, y en su mayoría quedan alrededor de la planta progenitora (Levin y Kerster, 1974; Van Dijk, 1985, 1987; Eguiarte, 1990; Eguiarte et al. 1993).

La vecindad genética

Inicialmente, Wright (1943 a y b, 1946; Provine, 1986) propuso su modelo del "aislamiento por distancia" para tratar de entender la evolución de especies con distribuciones muy amplias. Estas especies no forman una sola "gran población" en todo el ámbito de distribución, sino que se pueden definir poblaciones (o subpoblaciones) dadas por la distribución de las distancias a las cuales llegan los genes de un individuo. Así se podría definir un área dentro de la cual se pueden encontrar a ambos de los progenitores de un individuo en el centro de dicha área, y se puede considerar que ambos fueron tomados al azar. A dicha área fue denominada por Wright como "neighborhood", la vecindad genética (ver Figura 1). Esta vecindad sería por lo tanto el equivalente a la unidad panmíctica, y multiplicando esta área por el número de individuos reproductivos se puede hacer una estimación del límite superior del tamaño efectivo de una población, el cual posiblemente disminuiría al considerar las otras desviaciones en relación a la población ideal (Crawford, 1984a; Eguiarte et al, 1993). Así, la vecindad en poblaciones distribuidas espacialmente en dos dimensiones sería el área dentro de un círculo con un radio de dos veces la varianza axial en la dispersión de los hijos, considerando que la media de esta dispersión es cero, (debido a que algunos hijos quedan en una dirección y otros en otra); dentro de esta área tendremos el 86.5% de los padres. Por lo tanto la vecindad sería (Wright, 1943a, 1946) (Figura 1):

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

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



$$\text{Área de la Vecindad} = 4 \times 3.1416 \times \text{varianza axial}$$

$$N_e = \text{Área de la Vecindad} \times \text{Densidad}$$

Figura 1. Representación gráfica del área de la vecindad genética según S. Wright. Vecindad = $4 \times 3.1416 \times$ (varianza en la distancia donde se establecen los hijos). Y una estimación del tamaño efectivo sería: $N_e =$ Vecindad * densidad de individuos reproductivos por m^2

la manera correcta de usar ambas varianzas es:

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

Asimismo, Crawford (1984b) demostró que dependiendo del cociente (Varianza axial del polen/Varianza axial de semillas) se puede tener dentro de la vecindad desde el 86.5% de los progenitores (si el cociente es muy pequeño), al 81.6% de los mismos (si el cociente es grande, de más de 10). El número de progenitores de cada sexo dentro de la vecindad no es igual, y si el cociente anterior es infinito se llega al caso extremo en el cual se mueve mucho el polen y las semillas permanecen inmóviles, en el área de

la vecindad tendríamos el 100% de las madres y solo el 63.2% de los padres, el promedio de ambos nos da el 81.6% que señalamos anteriormente. Si el cociente llega a 0, se tiene el caso opuesto en el cual el polen no se mueve y las semillas se mueven mucho, y en este caso tendríamos en la vecindad el 100% de los padres y el 73% de las madres, que otra vez promediados nos dan el 86.5% que mencionamos (Figura 1).

La fórmula de la vecindad puede ser corregida si las distribuciones del polen y/o las semillas no son normales (Wright, 1969; Beattie y Culver, 1979; Vargas, 1988), o se puede tomar en cuenta las tasas de polinización cruzada (t, Crawford, 1984a).

LA ESPECIE Y EL SITIO DE ESTUDIO

En este trabajo presentamos datos sobre la biología reproductiva de la planta *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae) en la reserva del Pedregal de San Angel, C.U. México.

La reserva del Pedregal de San Angel representa una zona única en el valle de México, ya que se encuentra relativamente poco perturbado, debido que la capa de basalto no la hace apta para la agricultura o ganadería, sin embargo se ha usado extensivamente para vivienda. De cualquier forma, se han reportado cambios recientes en la fauna local y su efecto en la biología reproductiva de *Manfreda brachystachya*, planta fundamentalmente polinizada por murciélagos (Eguiarte y Búrquez, 1986, 1988, Búrquez et al., presente volumen).

Echeveria gibbiflora es una roseta suculenta perenne con tallos gruesos, de unos 5 cm de diámetro, generalmente postrados. Las rosetas presentan un diámetro promedio de 26 cm en individuos reproductivos, con unas 15 hojas, éstas de 12 a 30 cm de largo y de 7 a 15 cm de ancho. La propagación asexual es relativamente poco importante, y la mayor parte del reclutamiento es por semillas (Larson, 1992 y en este volumen). Cada año se reproducen, a partir del mes de octubre hasta el mes de enero. Un individuo reproductivo presenta en promedio 1.8 inflorescencias, mismas que son paniculadas y pueden alcanzar hasta 1 m de altura. Las flores son hermafroditas, con 10 estambres y 5 estilos, pediceladas y de color rojo, de unos 2.5 cm de largo. En una inflorescencia se encuentran 120 botones florales en promedio (datos de Parra, 1988; Vargas, 1988; Larson, 1992).

BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE ECHEVERIA GIBBIFLORA

Las observaciones de biología reproductiva se realizaron principalmente en el invierno de 1986 a 1987. A partir del tamaño de las rosetas se encontró que se puede predecir la magnitud del evento reproductivo (Número de flores = $5.2 \times (\text{radio de la roseta en cm}) + 38.2$, $n=52$, $r=0.47$, $p<0.05$). Asimismo, el tamaño de las rosetas esta correlacionado con el número de frutos producidos (Número

de frutos = $5.0 \times (\text{Radio de la roseta en cm}) - 2.76$; $n=52$, $r=0.55$, $p<0.05$), lo que señala que las plantas más grandes invierten más recursos en la reproducción.

Las flores permanecen abiertas unos ocho días. Desde el primer día las flores exponen parte de su polen a los visitantes, pero hasta el tercer día se encuentran en el nivel mas alto de polen.

La estructura de las flores, con las anteras a la misma altura que los estigmas, facilita la autocruza al momento de introducir el pico el colibrí, sugiriendo que la planta es una autó-gama facultativa. El cociente polen/óvulos (Cruden, 1976), de 124.9 (promedio granos de polen por flor = 36,137.1, promedio óvulos por flor = 289.3), también indica que la planta es una autó-gama facultativa.

Para estimar la producción de néctar se embolsaron al amanecer flores y se tomaron muestras de 10 flores cada 2 horas. A cada flor se le midió el volumen (con micropipetas de 10 microlitros) y la concentración del néctar acumulado (con un refractómetro con compensación de temperatura American Optical 10432). La concentración promedio del néctar fue de 43.7% en equivalentes de sacarosa $\pm 6.77\%$ D.E. ($n=70$) y no cambia significativamente ni a lo largo del día ni entre días. Esta concentración de néctar es relativamente alta si se le compara con el valor de otras flores polinizadas por colibríes, las que generalmente presentan concentraciones de alrededor del 20% (Cruden et al., 1983; Parra, 1988; Arizmendi y Ornelas, 1990). El volumen de néctar acumulado aumenta en la mañana, para llegar a un máximo de 14.5 microlitros a las 9:20 de la mañana. El volumen si corresponde a los reportados en otras especies de plantas polinizadas por colibríes, que tienen un promedio de unos 9 microlitros (Cruden et al., 1983). El volumen total acumulado por flor en 24 horas si cambia significativamente en el tiempo (ANOVA $F=6.36$, $p<0.001$), siendo significativamente mayor de los días 4 a 6 (Parra et al., 1988).

También se estimó la "cosecha en pie" de néctar, que corresponde al néctar disponible para los polinizadores en flores no embol-

sadas, a diferentes horas del día. Este volumen se mantiene relativamente constante a lo largo del día (ANOVA, $F=0.50$, NS), con un volumen promedio de 8 microlitros por flor.

Usando los datos de concentración y volumen de néctar se puede estimar los miligramos de azúcar tal como sugiere Bolten et al. (1979), que nos da un promedio de 5.09 mg. de azúcar, ± 1.41 D.E. ($n=54$) por flor (Parra, 1988), casi el doble del promedio reportado para flores polinizadas por colibríes por Cruden et al. (1983) (2.9 mg de azúcar), aunque dentro del rango (0.31 a 12.0 mg de azúcar).

El único visitante legítimo registrado en 36 horas de observación fue el colibrí *Cynathus latirostris* (Trochilidae). Este es un colibrí más bien pequeño, que pesa unos 3.2 g, con dimorfismo sexual en la coloración, y pico recto de largo intermedio de unos 2.1 cm de longitud (Arizmendi, 1987).

Las inflorescencias son a veces visitadas por *Psaltriparus minimus* (Aegithalidae), una ave gregaria e insectívora, pero aparentemente no visita a las flores, sino que colecta áfidos, los cuales llegan a ser muy abundantes en las inflorescencias (Parra, 1988). Nunca se registraron abejas de ningún tipo visitando las flores, ni legítima o ilegítimamente (como podría ser robando néctar, como lo hacen con varias otras especies de la reserva; Martínez del Río y Búrquez, 1986; Eguiarte y Búrquez, 1987). Como la mayor parte de las especies de colibríes, *C. latirostris* presenta dos picos de actividad, uno en la mañana, alrededor de las 9:00 hrs. y otro alrededor de las 16:00 hrs. La especie es territorial, aunque estos territorios son muy plásticos, pero en promedio contienen alrededor de 361 flores repartidas en unas 32 inflorescencias, lo que equivale a unos 18 individuos reproductivos (Parra, 1988).

Polinizaciones controladas indican que la planta es completamente autocompatible, tanto en la producción de semillas como la de frutos (Tabla 1). Sin embargo se necesita de la visita de algún polinizador para que las flores produzcan semillas (Tabla 1, Autopolinizaciones automáticas). Estos datos sugieren que esta especie aparentemente está

limitada en su fecundidad, cuando menos en parte, por los polinizadores, dado que al hacer las polinizaciones manuales aumentan significativamente la producción de frutos (Bierzchudek, 1981; Eguiarte y Búrquez, 1988). Experimentos preliminares sugieren que las tasas de germinación de las semillas resultado de autopolinizaciones y la fecundación cruzadas son muy similares (porcentaje de germinación semillas producto autopolinización = 86.6%; polinización cruzada = 93.3%) (Parra, 1988). Esta depresión endogámica tan pequeña o nula sugiere que la autopolinización es común en esta planta (Charelsworth y Charlesworth, 1987; Eguiarte y Piñero, 1990), reforzando las ideas surgidas a partir de las observaciones sobre la mecánica de las visitas y de la proporción polen/óvulos, de que es una especie autógama facultativa.

MOVIMIENTO DE POLEN EN ECHEVERIA GIBBIFLORA

El movimiento de polen se midió de dos maneras diferentes. En la primera se observaron directamente los vuelos de los colibríes, estimándose para cada vuelo la distancia a que se movía el pájaro entre planta y planta. Estas observaciones se realizaron en enero y febrero de 1987, acumulándose un total de 50 horas de datos (Vargas, 1988). Este método ha sido muy utilizado (ver Levin y Kerster, 1974; Schmitt, 1980) y supone que no existe el llamado "acarreo de polen" (pollen carry-over), o sea se considera que todo el polen removido de una flor se deposita en la siguiente. Por lo tanto, si existe algo de acarreo de polen, aunque sea muy pequeño, se está subestimando el movimiento del polen. Un problema adicional de este método es que los movimientos a grandes distancias de los polinizadores no pueden ser cuantificados, dado que no se puede observar de donde vienen los visitantes.

El segundo método consistió en la aplicación de polvos fluorescentes, los cuales se considera que se mueven de manera análoga al polen (Handel, 1983; Eguiarte et al, 1983). Las ventajas de este método es que se reducen subjetividades y se puede estimar el acarreo de polen. La principal

Tabla 1. Producción de frutos y semillas en diferentes tratamientos de polinización en *Echeveria gibbiflora* en el Pedregal de San angel, C. U., D. F., en el año de 1987.

Tratamiento	N	Producción de frutos %	Producción de semillas %
Flores en condiciones naturales	10	55.6 B ¹	35.5 A
Polinización cruzada	10	88 A	43.5 A
Autopolinización manual	10	85.6 A	38.8 A
Autopolinización automática (flores embolsadas)	10	42.8 C	1.62 C

¹ Letras iguales significan que no son significativamente distintas, $p > 0.01$.

crítica a estos métodos es que el polen no se comporta de manera idéntica a estos polvos fluorescentes (se podría dispersar en mayor o menor grado), aunque en términos generales se comportan de manera muy parecida (ver Waser, 1982, 1988). Otro posible problema que comparte con el método anterior es que movimientos a larga distancia del polen son difíciles de ser detectados, ya que generalmente no se muestrea áreas muy grandes para buscar los polvos fluorescentes en estigmas. El método seguido por nosotros fue aplicar polvos en flores activas en la mañana y regresar al obscurecer para revisar flores con una lámpara portátil de luz ultravioleta (Ultra Violet Products Inc., MSL-48). Las flores que presentaban partículas fluorescentes fueron cortadas, previa medición de la distancia de éstas a la fuente de polen marcado y se examinaron los estigmas en un microscopio de disección para contar el número de partículas fluorescentes, tal como sugieren Waser y Price (1983). Estos datos se obtuvieron entre dos temporadas, en invierno 1986 a 1987 y en invierno de 1987 a 1988 (Vargas, 1988).

MOVIMIENTO DE SEMILLAS EN *Echeveria gibbiflora*

Las semillas de *E. gibbiflora* son dispersadas primariamente por el movimiento de las inflorescencias por el viento. Ya en el suelo posiblemente sean dispersadas secundariamente por animales como hormigas y ratones, ó por el viento y el agua. Para estudiar su dispersión primaria se montaron trampas de semillas que consistían en

pedazos de tela de 40 cm de ancho y 240 de largo, en las cuales se aplicó vaselina sólida. Se utilizaron tres tamaños de inflorescencias (0-50 cm, 50 a 100 cm y más de 100 cm) y se colocaron cuatro trampas orientadas al Norte, Sur, Este y Oeste (Vargas, 1988).

VECINDAD GENETICA Y TAMAÑO EFECTIVO DE *Echeveria gibbiflora*

Los promedios y sus desviaciones estándar de las distancias a las cuales se mueve el polen y las semillas se muestran en la Tabla 2. Sobre el movimiento de polen, tal como se podría esperar debido al fenómeno del acarreo de polen, la distancia media es mayor para el caso de los polvos fluorescente que para la estimada directamente de los vuelos de los colibríes, pero en ningún caso llega a más de 8 m (Vargas, 1988). La media de la dispersión de las semillas es mayor que las medias del polen (Tabla 2), y no se encontraron diferencias significativas en la dispersión de las semillas ni para las distintas alturas ni para las diferentes direcciones (Vargas, 1988), por lo que se presenta un solo valor.

Para estimar la vecindad genética de Wright (1943a y b, 1946, 1968, 1969, 1977) el primer paso es obtener los valores de las varianzas axiales en polen y semillas estimadas a partir de las distancias comentadas en el párrafo anterior, usando las fórmulas propuestas por Crawford (1984 b), así como las correcciones para desviaciones a la normalidad que sugieren Wright (1969), Beattie y Culver (1979) y el mismo Crawford (1984a).

Así:

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

Curtosis = $(n \text{ sum } X^4 / \text{sum } X^2)^2$

Para estimar que tanto afecta la desviación a la normalidad en ambas distribuciones, primero aproximamos por iteraciones de la siguiente ecuación el valor de \underline{a} , a partir de la curtosis obtenida previamente:

Curtosis = $[(\text{Gama}(a) \times \text{Gama}(5a) \times \text{Gama}^2(3a))^{-3}]$ (Wright, 1977)

donde Gama es la función gama de X (Abramowitz y Stegun, 1965). Si la distribución es normal, Curtosis = 0 y $\underline{a} = 0.5$; si es leptocúrtica Curtosis > 0 y $\underline{a} > 0.5$; si es platicúrtica Curtosis < 0 y $\underline{a} < 0.5$ (Beattie y Culver, 1979). El factor del área se obtiene de la siguiente fórmula en la que utilizamos el valor de \underline{a} estimado anteriormente:

Factor de Area = $2^{(2a)} \times \text{Gama}(2a + 1) \times \text{Gama}(a) \times \text{Gama}^{-1}(3a)$

Si la distribución es normal, este factor es igual a cuatro. En la Tabla 2 también se reportan las varianzas axiales para las dos estimaciones del polen, las cuales otra vez resultaron más altas para los polvos fluorescentes. Para el polen ambas estimaciones son leptocúrticas, por lo que se debe corregir la fórmula, obteniéndose valores de Factor de Area menores de 4 (Tabla 2).

La distribución de la distancia de las semillas es normal (Tabla 2), por lo que no se requiere de correcciones y el Factor de Area permanece en 4. El Area de Vecindad se obtiene multiplicando el Factor de Area por 3.1416 por la varianza axial, en el caso de las semillas, ó por 1/2 de la varianza axial para el polen (debido a que es haploide). La vecindad total es la suma de la vecindad del polen más la de las semillas (Crawford, 1984 a y b) y en este caso resulta de 16.97 m², usando como estimación mas confiable del movimiento del polen la derivada a partir de los datos de polvos fluorescentes.

Para obtener una primera aproximación del tamaño efectivo, se requiere multiplicar el

área de vecindad por la densidad de individuos reproductivos en el área (Crawford, 1984a). En las partes con mayores densidades de individuos de *E. gibbiflora* se estimaron 2.34 individuos por m² mientras que en las partes periféricas de la población estudiada se obtuvieron unos 0.33 individuos por m², siendo en promedio unos 1.28 individuos por m² (Vargas, 1988). En la Tabla 2 se muestran las estimaciones de la vecindad para cada estimación del movimiento de los genes, y considerando a los polvos fluorescentes como el mejor estimador el movimiento de polen. Esta primera aproximación del tamaño efectivo de la población de *E. gibbiflora* va de un mínimo de 5.6 individuos a un máximo de 39.7, con un promedio de 21.7. Estos valores posiblemente sean subestimaciones de tamaño efectivo por vecindad real, ya que no se pudieron estimar movimientos de polen a largas distancias ni la dispersión secundaria de las semillas.

Sin embargo, son sin lugar a dudas menores a 100 individuos, tamaño que se considera muy pequeño, y por lo tanto en esta población la deriva génica va a jugar un papel preponderante en su microevolución (Crawford 1984a; Eguiarte, 1986). Es interesante comentar que el área de vecindad estimada por éste método (unos 22 individuos) es casi idéntica al número de plantas de *E. gibbiflora* defendidas en promedio por los colibríes polinizadores en sus territorios (que es de unas 18 plantas, Vargas, 1988), confirmando la idea de que la vecindad genética de esta especie es muy pequeña (ver también Parra et al, 1993).

DISCUSION

Especificidad en la polinización

La mayor parte de los mutualismos, y particularmente los sistemas polinizador-planta, se caracterizan por ser muy poco específicos, interactuando gran cantidad de animales con muchas plantas (Eguiarte, 1983; Arizmendi, 1987), excepto una serie de ejemplos bien estudiados (Orquídeas-abejas euglosas, yucca-polillas tegetículas, higos-avispa agonidas, Eguiarte, 1983).

Tabla 2. Estadística de medidas de movimiento de genes para *Echeveria gibbiflora* en el Pedregal de San Angel., C. U., D. F.

Método	X	n	V(0)	K(0)	a	F. A.	Vec.	N _e ¹		
								Baja	Alta	X
Polen vuelos	0.72	216	0.648	14.86	1.75	3.43	3.49	1.1	8.2	4.5
Polen polvos	0.92	679	0.869	5.27	1.23	3.86	5.27	1.7	12.3	6.7
Semillas	1.07	8868	0.931	0.0	0.5	4.0	11.70	3.9	27.4	15.0

x: es la media en metros.

n: números de datos.

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

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

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

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

Vec.: área de vecindad genética, en metros cuadrados.

N_e: estimación del tamaño efectivo debido exclusivamente a ese componente del flujo génico, para distintas densidades de individuos reproductivos (baja = 0.33 ind. m cuadrado; alta 2.34 ind. m cuadrado; promedio 1.28 ind. m cuadrado).

Las posibles ventajas de la especialización en la polinización para las plantas podrían ser el reducir la competencia por polinizadores con otras especies de plantas y minimizar los problemas que representan el recibir polen de otras especies en los estigmas (Eguiarte, 1983). Para los animales, las ventajas de la especialización en la polinización serían la de evitar la competencia con otros animales y reducir el tiempo invertido en aprender como utilizar las flores y llegar a hacerlo de manera más eficiente (Eguiarte, 1983). Sin embargo, especializarse en este tipo de mutualismos tiene un posible costo que puede ser muy importante, especialmente en ambientes cambiantes y/o impredecibles: si llega a faltar alguno de los interactuantes (animal o planta), la otra especie va a sufrir una pérdida de su adecuación, ya sea en términos de una reducción en su fecundidad y/o en su sobrevivencia (Eguiarte y Búrquez, 1988). El sistema de polinización formado por *Echeveria gibbiflora* y el colibrí *Cyananthus latirostris* en el Pedregal de San Angel es realmente muy especializado, aunque sólo para la planta, ya que se sabe que *C.*

latirostris visita de manera oportunista gran cantidad de especies (Eguiarte y Búrquez, 1987; Arizmendi y Ornelas, 1990; Arizmendi et al, este volumen). Esto es notable tomando en cuenta que en el invierno, en el sur del valle de México se pueden detectar cuando menos otras 8 especies (Parra et al, 1993 y ver también trabajos por Arizmendi et al. en este volumen). Es poco probable que realmente *C. latirostris* sea su polinizador coadaptado, pero para esto habría que estudiar a *E. gibbiflora*, en otras localidades, aunque un dato interesante es que la distribución de ambas especies se sobrepone (la de la planta esta incluida en la del colibrí) y la distribución del género *Echeveria* es casi idéntica a la de *C. latirostris* (Parra, 1988).

Una hipótesis alternativa es que esta aparente especialización sea más bien un efecto de la extinción local de algunas especies en el Pedregal de San Angel (ver Eguiarte y Búrquez, 1988; y Búrquez et al, este volumen). Tal vez la hipótesis más atractiva es que las otras especies de colibríes, más que haberse realmente extinto,

lo que hacen es alimentarse en los jardines bien regados que rodean el Pedregal, en donde se encuentran disponibles grandes cantidades de flores a pesar de que es la época de secas.

Sin embargo, dado que *E. gibbiflora* sólo tiene una especie de polinizador, la extinción local de este polinizador podría afectar de manera importante a la planta. En relación a su tamaño efectivo, lo haría aún más pequeño, lo cual tal vez no sea muy importante, y sólo haría que la deriva génica y la endogamia fueran más intensas. Donde si podría afectar la extinción local del colibrí sería en la reducción de la fecundidad de la planta, ya que como demostramos, si no existen polinizadores la producción de semillas en un fruto pasa del 35.5% del total de los óvulos a sólo el 1.6%. Esta bajísima fecundidad, aunada con la deriva génica, haría muy probable la extinción de la especie (Lande, 1988; Eguiarte y Piñero, 1990). Eguiarte y Búrquez (1988) demostraron una disminución en la fecundidad en *Manfreda brachystachya* del 75% en el Pedregal de San Angel debido al decremento en las poblaciones locales de sus principales polinizadores, que son murciélagos nectarívoros, pero esta planta es mucho más generalista y se han detectado que la visitan más de 12 especies de organismos que seguramente la polinizan secundariamente (Eguiarte y Búrquez, 1987).

Movimiento de polen

El uso de polvos fluorescentes para estimar el movimiento de polen es algo relativamente común (Waser, 1982, 1988; Waser y Price, 1983; Handel, 1983; Webb y Bawa, 1983; Vargas, 1988; Eguiarte, 1990; Eguiarte et al, 1993), y si bien su comportamiento no es idéntico al del polen, generalmente su correlación es razonable (Waser, 1988). En la literatura se pueden encontrar varios estudios similares al aquí descrito, como el de Linhart (1973) en el que estudió los movimientos de análogos de polen, en este caso tintes no-fluorescentes, para varias especies de *Heliconia* spp. en Costa Rica, polinizadas por colibríes, y encontró que en los casos en los que los colibríes eran territoriales el polen rara vez se movía más

de 20 m, mientras que si no eran territoriales era común encontrar dispersiones de más de 150 m. Webb y Bawa (1983) estudiaron los movimientos del polen usando polvos fluorescentes en *Malvaviscus arboreus*, un arbusto polinizado por colibríes y en *Cnidoculus urens*, una hierba anual polinizada por mariposa. Ellos encontraron que en la primera especie raramente se encontraron polvos a más de 100 m, mientras que para la segunda la mayor parte del polen se queda a solo unos 8 m, sin embargo las densidades de individuos sugieren un número potencial de consortes similares para ambas especies, de entre 8 a 140 individuos para la primera y de 0 a 61 individuos para la segunda. En un estudio para dos hierbas perennes de la familia Acanthaceae, también polinizadas por colibríes, *Hansteinia blepharorachis* y *Razisea spicata*, Linhart et al. (1987) encontraron que para la primera, rara vez el polen se movía más de 2 m, mientras que en la segunda se encontró una proporción bastante alta de estigmas con polen a más de 30 m de la planta donadora. Comparando estos datos con los obtenidos por nosotros en *E. gibbiflora*, vemos que el polen de *E. gibbiflora* se mueve comparativamente poco, dado que rara vez se encontraron movimientos de más de 8 metros y en su mayoría se concentraron a menos de 1 m. Esto seguramente se debe a que los colibríes usualmente se comportan como territoriales, y a la alta densidad de individuos reproductivos de la planta.

Vecindad genética y tamaño efectivo

En relación a la estimación del área de la vecindad, podemos señalar que las correcciones por desviaciones a la normalidad no parecen ser muy relevantes, dado que modifican muy poco los valores y son muy laboriosas de calcular. Suponer normalidad y dejar el factor de área en 4 no afecta mucho el resultado ni su interpretación, que tal como sugiere Lewontin (1985) debe ser más bien en términos cualitativos.

Comparemos la vecindades y tamaños efectivos estimados en *E. gibbiflora* con otros de la literatura (Tabla 3). En hierbas las áreas

de vecindad reportadas van de entre 0.4 m² a unos 3500 m², con una media de 134.4 m² y una mediana de 23.5 (n=20). En árboles estas áreas son significativamente más grandes (Mann-Whitney z=3.96, P=0.0001) y van de 42 m² a 33623 m², con una media de 7527.4 m² y una mediana de 1766 (n=10). Así, *E. gibbiflora* resulta ser una especie con un área de vecindad muy pequeña, aún si la comparamos con las hierbas, de solo unos 17 m², aunque existen especies con vecindades menores, especialmente de herbáceas.

Los tamaños efectivos (Tabla 3) no son estadísticamente distintos entre hierbas y árboles (Mann-Whitney z=0.26, P=0.79), principalmente debido a las altas densidades que pueden presentar las hierbas. En éstas el N_e reportado va de 1 a 3844 individuos, con una media de 363.9 individuos y una mediana 152.3 (n=22). En árboles el N_e va de 1 a 3000, con una media de 291.8 individuos y una mediana de 208 (n=11). El tamaño efectivo de *E. gibbiflora* de 21.7 individuos, es relativamente pequeño, aunque similar al de otras plantas polinizadas por colibríes.

En general es posible que las estimaciones de la vecindad y del tamaño efectivo por estos métodos estén sesgadas y den tamaños menores a los reales, pero en la mayor parte de los casos el considerar posibles movimientos a grandes distancias en bajas proporciones no incrementa en mucho las estimaciones promedio de la vecindad (Eguiarte, 1990). Por otra parte, para estimar más finamente el tamaño efectivo se necesitan tomar en cuenta todas las posibles violaciones a la población ideal de la genética de poblaciones, tal como mencionamos en la introducción (varianza en la fecundidad y sobrevivencias entre individuos, generaciones continuas, cambios en los tamaños poblacionales en el tiempo, estructura de edades no estable, etc., ver Eguiarte et al., 1993). Al incluir estas estimaciones, generalmente se reduce el tamaño efectivo estimado (Crawford, 1984a; Eguiarte, 1990; Eguiarte et al, 1993), por lo que posiblemente el no considerar estas violaciones a la población ideal anularía los efectos de subestimación del área de la vecindad.

Tabla 3. Valores de área de vecindad genética y tamaños efectivos calculados a partir de ellas para especies de plantas.

Espece	Area de vecindad (m ²)	Tamaño efectivo (individuos)	Referencia
Hierbas:			
Avena barbata	2-16*	8-800*	Nic Lughadha y Parnell (1989)
Borrichia frutescens	2*	40-60*	Antlfinger (1982)
Carduus nutans	650-3500*	1281-3844*	Smyth y Hamrick (1987)
Chamaecrista fasciculata		100*	Fenster no publ.
Delphinium nelsonii	5.5	27.7	Waser y Price (1983)
Ipomopsis aggregata	34.5	68.9	Waser y Price (1983)
Liatris cylindracea	63*	300*	Nic Lughadha y Parnell (1989)
Linanthus parryae	30*	10-100*	Wright (1978)
Lithospermum carolinense	10-42*	4-10*	Nic Lughadha y Parnell (1989)
Lupinus amplus		18*	Nic Lughadha y Parnell (1989)
Lupinus texensis	6-13*	84-191*	Nic Lughadha y Parnell (1989)
Menyanthes trifoliata	14.8*	0.6-65*	Nic Lughadha y Parnell (1989)
Phlox pilosa	108*	1409*	Nic Lughadha y Parnell (1989)
Plantago lanceolata	0.4-16*	14-20*	Bos et al (1986)
Polygala vulgaris	1.7-2.0*	165-204*	Lack y Kay (1987)
Primula veris	6-38*	4-500*	Richard e Ibrahim (1978)
Primula vulgaris	0.5-20*	2-90*	Cahalan y Gliddon (1985)
Senecio spp.	0.4-280*	4-3000*	Schmitt (1980)
Thermopsis montana		81*	Nic Lughadha y Parnell (1989)
Trifolium sp. (solo polen)	1.4-2.0*	2.0-2.8*	Eguiarte no publ.
Viola blanda	19.13*	175*	Beattie y Culver (1979)
Viola pedata	25-57*	205-547*	Beattie y Culver (1979)
Viola pennsylvanica	43*	310*	Beattie y Culver (1979)

Especie	Area de vecindad (m cuadrados)	Tamaño efectivo (individuos)	Referencia
Viola rostrata	25*	167*	Beattie y Culver (1979)
Hierbas: MEDIA	134.40	363.86	
DESVIACION ESTANDAR	458.15	605.59	
MEDIANA	23.5	152.25	
N	20	22	
Arbustos, bejucos, etc.:			
Combretum fruticosum	188*	6*	Eguiarte y Domínguez no pub.
Echeveria gibbiflora	16.9*	21.7*	Este trabajo
Especie	Area de vecindad (m cuadrados)	Tamaño efectivo (individuos)	Referencia
Arboles:			
Astrocaryum mexicanum	2551.97*	436*6	Eguiarte (1990)
Cedrus atlantica	33623	208	Crawford (1984a)
Eucalyptus regans (solo polen)	2800 (aproximada)	57*	Adams (1989)
Fraxinus americana	1766	4.4	Crawford (1984a)
Fraxinus pennsylvanica	42	16	Crawford (1984a)
Populus deltoides	1528	230	Crawford (1984a)
Pinus cembroides	1766	11	Crawford (1984a)
Pinus elliotti		365	Levin (1981)
Pinus radiata	29550	1-3200	Bannister (1965)
Pseudotsuga taxifolia	2101	26	Crawford (1984a)
Psychotria faxlucens	779*	70*	Eguiarte y Pérez no publ.
Ulmus americana	1681	253	Crawford (1984a)
Arboles: MEDIA	7527.35	291.77	
DESVIACION ESTANDAR	12722.49	458.87	
MEDIANA	1766	138.36	
N	10	11	

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

CONCLUSIONES

Este trabajo representa una contribución al entendimiento del tamaño efectivo en poblaciones naturales, y junto con un gran porcentaje de las estimaciones del tamaño efectivo estimado por el método de la vecindad de Wright (Tabla 3), señalan que tamaños efectivos menores de 100 individuos son muy comunes en plantas, sugiriendo que la deriva génica puede jugar un papel muy importante en la microevolución de muchas especies, tal como sugiriera Sewall Wright desde 1931. Sin embargo, a pesar de su clara relevancia dentro de la teoría de la evolución, el tamaño efectivo permanece cómo uno de los parámetros menos comprendidos y estudiados de las poblaciones naturales (Crawford, 1984a; Simberloff, 1988; Eguiarte, 1983). En concreto en *Echeveria gibbiflora* la deriva génica seguramente ha jugado un papel muy importante en su evolución, y esto podría explicar, por un lado, la poca adaptación que presentan varias de sus características florales (forma, concentración del néctar) a sus únicos polinizadores, los colibríes, y por otro lado el gran número de especies que presenta el género *Echeveria* (alrededor de 117 especies sólo en México, Walther, 1972).

Sería interesante ver si en esta especie en particular esta operando el proceso de los equilibrios cambiantes que Wright propuso desde 1932. Para estudiar esta posibilidad se requeriría estudiar a la especie en varias localidades durante varios años. Si se está sucediendo el proceso de los equilibrios cambiantes, los tamaños efectivos de *E. gibbiflora* deben de ser variables en diferentes sitios, incluyendo algunos muy pequeños en algunos sitios o tiempos, o sea menores de 100 individuos. Estos bajos tamaños de población permiten que localmente opere la deriva génica y la endogamia y se explore el paisaje adaptativo según el modelo de Wright. En otros sitios y/o tiempos, los tamaños efectivos deben de ser muy grandes, de más de 1000 individuos. Tamaños efectivos tan grandes permiten que actúe eficientemente la selección natural y se escalen los picos adaptativos de este paisaje. Adicionalmente, se requeriría demostrar que existe flujo génico moderado entre los distintos sitios, el cual permitiría arrastrar a las distintas poblaciones de una especie a los nuevos picos adaptativos (Wright, 1932, 1978; ver Eguiarte, 1986 y Slatkin, 1989).

LITERATURA CITADA

- Abramowitz H. y A. Stegun. 1965. Handbook of mathematical functions. Dover, New York.
- Adams W.T. 1989. Effective pollen dispersal in a *Eucalyptus regnans* seed orchard, en P.E. McGuire (ed.). Population genetics and germplasm resources in improvement University of California, Oakland, California, pag. 43.
- Antlfinger, A.R. 1982. Genetic neighborhood structure of the salt marsh compositae, *Borrchia frutescens*. J. Hered. 31: 128-132.
- Arizmendi A., M.C. 1987. Interacción entre los colibríes y su recurso vegetal en Chamela, Jalisco. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- y J.F. Ornelas. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in México. Biotropica 22: 172-180.
- Bannister, M.H. 1965. Variation in the breeding system of *Pinus radiata*, en H.G. Baker y G.L. Stebbins, (eds.) The genetics of colonizing species. Academic Press, New York, pags. 353-372.
- Beattie, A.J. y D.C. Culver. 1979. Neighborhood size in *Viola*. Evolution 33: 1225-1229.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. Amer. Natur. 117: 838-840.
- Bolten, A.B., P. Feinsinger, H.G. Baker, I. Baker. 1979. On the calculation of sugar content in flower nectar. Oecologia 41: 301-304.
- Bos, M., H. Harmens y K. Vrieling. 1986. Gene flow in *Plantago*. I. Gene flow and neighborhood size in *P. lanceolata*. Heredity 56: 43-54
- Cahalan, C.M. y C. Gliddon. 1985. Genetic neighbourhood sizes in *Primula vulgaris*. Heredity 54: 65-70.
- Charlesworth D. y B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18: 237-268.
- Crawford, T.J. 1984 a. What is a population?, en B. Shorrocks, (ed.) Evolutionary ecology. Blackwell, Oxford, pags. 135-173.
- 1984 b. The estimation of neighbourhood parameters for plant populations. Heredity 52: 273-283.
- Crow, J.F. y C. Denniston 1988. Inbreeding and variance effective population numbers. Evolution 42:482-495.
- Cruden, R.W. 1976. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution 31: 32-46.
- , S.M., Hermann y S. Peterson. 1983. Patterns of Nectar production and plant-pollinator coevolution. En B. Bentley y T. Elias (eds.). The Biology of Nectaries. Columbia University Press. New York, pags. 80-116.

Eguiarte, L.E. 1983. Biología floral de *Manfreda brachystachya* (Cav.) Rose en el Pedregal de San Angel, D.F. Tesis profesional. Facultad de ciencias, UNAM.

----- 1986. Una guía para principiantes a la genética de poblaciones. Ciencias, revista de difusión. Número especial 1: pags 30-38.

----- 1990. Genética de poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Doctorado en Ecología, Centro de Ecología/UACPyP, UNAM.

----- y A. Búrquez. 1987. Reproductive ecology of *Manfreda brachystachya*, an iteroparous Agavaceae. Southwest. Nat. 32: 169-178.

----- y ----- 1988. Reducción en la fecundidad en *Manfreda brachystachya* (Cav.) Rose, una agavacea polinizada por murciélagos: los riesgos en la especialización en polinización. Bol. Soc. Bot. México 48: 147-149.

----- y D. Piñero. 1990. Leones vemos, genes no sabemos. Genética de la conservación. Ciencias, revista de difusión. Número especial 4: 34-47.

-----, A. Búrquez, J. Rodríguez, M. Martínez-Ramos, J. Sarukhán y D. Piñero. 1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm *Astrocaryum mexicanum*. Evolution 47: 75-87.

----- y V. Souza 1993. Evolución experimental en bacterias: Diez mil generaciones del experimento de Irvine, California, en J. Nuñez-Farán y J. Cordero (editores). Tópicos de Biología Evolutiva I, Ciencias/Centro de Ecología pp:129-153.

Handel S.N. 1983. Pollination ecology, plant population structure, and gene flow, en L. Real ed. Pollination biology Academic Press, Orlando, Fla. pags. 163-211.

Hartl D.L. y A.G. Clark. 1989. Principles of population genetics, 2nd. ed. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Kimura M. 1983. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge University Press, Cambridge.

----- y T. Otha. 1971. Theoretical aspects of population genetics. Princeton Univesity Press, Princeton, New Jersey.

Lack, A.J. y Q.O.N. Kay. 1987. Genetic structure, gene flow and reproductive ecology in sand-dune populations of *Polygala vulgaris*. J. Ecol. 75: 259-276.

Lande R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. Science 241: 1455-1460.

Larson G., J. (1992) Estudio demográfico de *Echeveria gibbiflora* D.C. (Crassulaceae) en el Pedregal de San Angel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F., México.

Levin D. 1981. Gene flow versus dispersal in plants. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 232-235

---- y H.W. Kerster. 1968. Local gene dispersal in *Phlox*. Evolution. 22: 130-139.

----- y H.W. Kerster. 1974. Gene flow in seed plants. Evolutionary Biology 7: 139- 220.

- Lewontin R. 1985. Population genetics, en P. J. Greenwood, P. H. Harvey y M. Slatkin (eds.) Evolution. Essays in honour of John Maynard Smith Cambridge University Press, Cambridge, pags.3-18.
- Linhart, Y.B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. Amer. Natur. 107: 511-523.
- , W.H. Busby, J.H. Beach y P. Feinsinger. 1987. Forager behavior, pollen dispersal and inbreeding in two species of hummingbird-pollinated plants. Evolution 41: 679-682.
- Martínez del Río C. y A. Búrquez. 1986. Nectar production and temperature dependent pollination in *Mirabilis jalapa*. Biotropica 18: 28-31.
- Nei, M. 1987. Molecular population genetics. Columbia Univeristy Press. New York.
- Nic Lughadha E.M. y J.A.N. Parnell. 1989. Heterostyly and gene- flow in *Menyanthes trifolita* L. (Menyanthaceae). Biol. J. Linn. Soc. 100; 337-354.
- Parra T., V.P. 1988. Ecología de la polinización en una población de *Echeveria gibbiflora* DC en el Pedregal de San Angel. C.U. México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Parra, V., C. Vargas y L.E. Eguiarte. 1993. Reproductive biology, pollen and seed dispersal, and neighborhood size in the hummingbrid-pollinated *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae). Amer. J. Bot. 80: 153-159.
- Provine, W.B. 1986. Sewall Wright and evolutionary biology. University of Chicago Press, Chicago.
- Richards, A.J. y H. Ibrahim. 1978. Estimation of neighbourhood size in two populations of *Primula veris*, en A.J. Richards (ed). The pollination of flowers by insects. Symposia of the Linnean society of London, vol. 6. Academic Press, London. pags. 165-174.
- Schmitt, J. 1980. Pollinator foraging behavior and gene dispersal in *Senecio* (Compositae) Evolution 34: 934-943.
- Simberloff D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. Ann. Rev. Ecol. Syst., 18: 474-511.
- Slatkin M. 1989. Population structure and evolutionary progress. Genome 31: 196-202.
- Smyth, C.A. y J.L. Hamrick. 1987. Realized gene flow via pollen in artificial populations of Musk Thistle, *Carduus nutans* L. Evolution 41: 613-619.
- Van Dijk, H. 1985. The estimation of gene flow parameters from a continuous population structure, en P. Jaquard et al. (eds.) Genetic differentiation and dispersal in plants. Springer Verlag, Berlín, pags. 311-325.
- 1987. A method for the estimation of gene flow parameters from a population structure caused by restricted gene flow and genetic drift. Theor. Appl. Genet. 73: 724-736.
- Vargas, M., C.F. 1988. Determinación del tamaño efectivo en una población de *Echeveria gibbiflora* D.C., en el Pedregal de San Angel, C.U., México. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

Walthers, E. 1972. *Echeveria*. California Academy of Sciences. San Francisco.

Waser N.M. 1982. A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. *Oecologia (Berl.)* 62: 262-268.

----- 1988. Comparative pollen and dye transfer by pollinators of *Delphinium nelsonii*. *Functional ecology*. 2: 41-48.

----- y M. Price. 1983. Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant-pollinator interactions, en C.E. Jones y R.J. Little, (eds). *Handbook of experimental pollination biology*. van Nostrand Reinhold, New York, pags. 341-359.

Webb, C.J. y K.S. Bawa. 1983. Pollen dispersal by hummingbirds and butterflies: a comparative study of two lowland tropical plants. *Evolution* 37: 1258-1270.

Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.

----- 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics* 1: 356-366.

----- 1938. Size of population and breeding structure in relation to evolution. *Science* 87: 430-431.

----- 1940. Breeding structure of populations in relation to speciation. *Amer. Natur.* 74 :232-248.

----- 1943 a. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138.

----- 1943 b. Analysis of local variability of flower color in *Linanthus parryae*. *Genetics* 28: 114-138.

----- 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics* 31: 39-59.

----- 1968. *Evolution and genetics of populations, vol 1: Genetics and biometric foundations*. University of Chicago press, Chicago.

----- 1969. *Evolution and genetics of populations, vol 2: The theory of gene frequencies* University of Chicago press, Chicago.

----- 1977. *Evolution and the genetics of populations, vol 3: Experimental results and evolutionary deductions*. University of Chicago press, Chicago.

----- 1978. *Evolution and the genetics of populations, vol. 4: Variability within and among natural populations*. University of Chicago press, Chicago.