

# Análisis de factores demográficos y genéticos para la conservación de poblaciones de plantas en un hábitat fragmentado

F. X. Picó<sup>1</sup>, P. F. Quintana-Ascencio<sup>2</sup>

(1) Centro de Investigación Ecológica y Aplicaciones Forestales (CREAF), Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Barcelona, 08193 Bellaterra (Barcelona)

(2) Department of Biology, University of Central Florida, 4000. Central Florida Blvd., Orlando, FL 32816-2368, USA

Muchos son los factores que determinan la dinámica de poblaciones de plantas entre los cuales hay demográficos (variabilidad ambiental, densidad poblacional, etc.) y genéticos (variabilidad genética de los individuos, deriva genética y/o depresión por consanguinidad). Entender los efectos de esos factores sobre la tasa de cambio poblacional es básico para diseñar planes de conservación efectivos que reduzcan la probabilidad de extinción. Esto es especialmente importante en casos de especies de plantas afectadas por la fragmentación del hábitat dado que la fragmentación reduce el número de individuos por población y aumenta el grado de aislamiento entre poblaciones. Tradicionalmente los planes de conservación de especies en hábitats fragmentados se basan en el conocimiento demográfico de las poblaciones a pesar de que existe unanimidad en el hecho de que factores genéticos (como la depresión por consanguinidad) tienen un papel muy importante en el proceso de extinción. En cambio, son muy pocos los planes de conservación que consideran los efectos demográficos de factores genéticos. El objetivo de este artículo es el de resaltar la importancia de la genética para la conservación de plantas así como el de exponer algunas aproximaciones para cuantificar las implicaciones demográficas de factores genéticos.

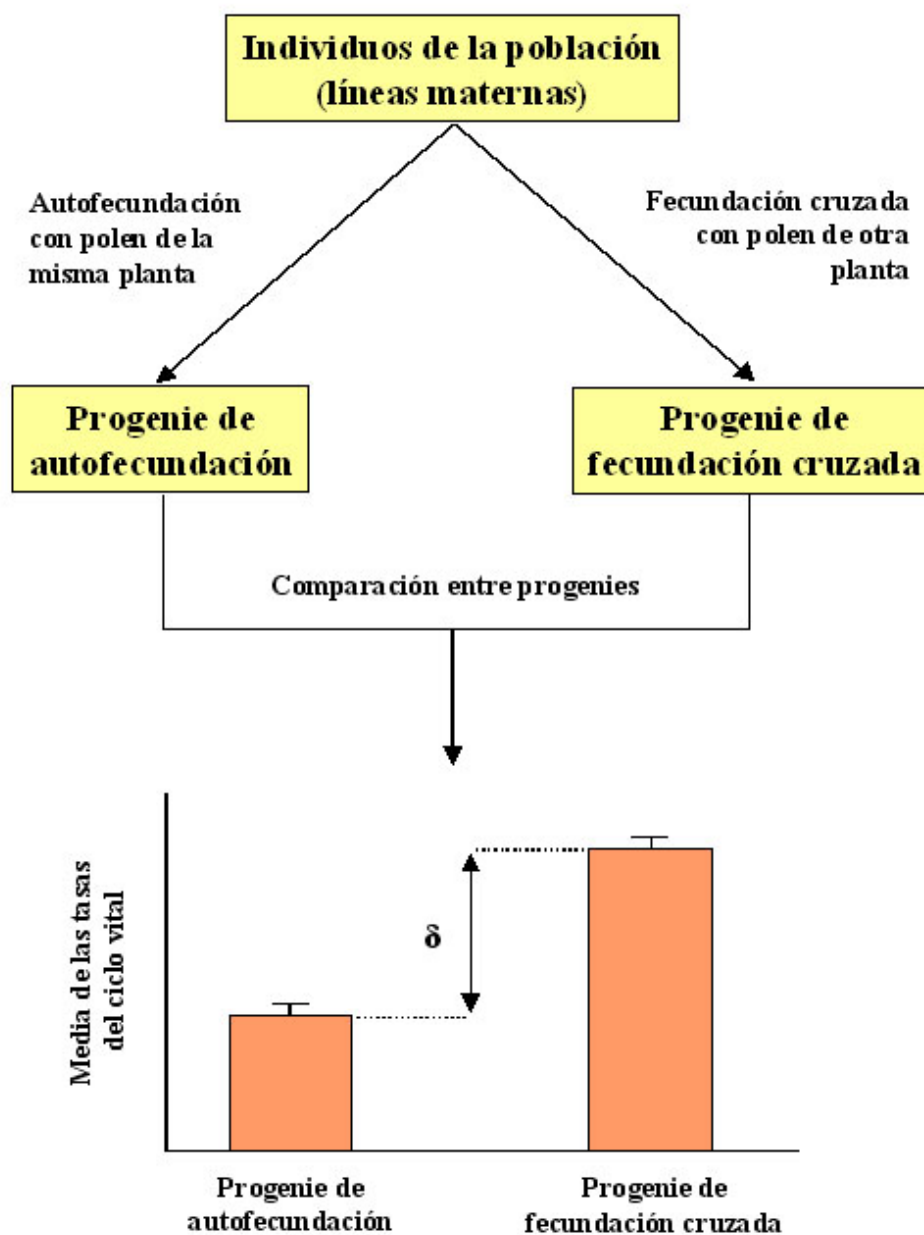
Several ecological (e.g., environmental variability, density dependence) and genetic (e.g., genetic variability, genetic drift, inbreeding depression) factors determine the dynamics of plant populations. Understanding the effect of such factors on population growth rate becomes crucial to design effective conservation plans to reduce extinction probability. This is especially relevant in a context of habitat fragmentation since fragmentation leads to decreasing population size and increasing isolation between extant populations. Traditionally conservation plans of fragmented plant species are purely based on demographic knowledge although it is accepted that genetic factors (such as inbreeding depression) play a significant role in determining extinction risks. In contrast, only a handful of conservation plans take into account the demographic effects of genetic factors. The goal of this paper is to highlight the importance of genetics for plant conservation as well as to explain approaches to quantify the demographic implications of genetic processes.

## Análisis de factores genéticos con implicaciones demográficas

La fragmentación de hábitat tiene consecuencias muy directas sobre las poblaciones de plantas ya que aumenta significativamente el peligro de extinción local (Young y Clarke, 2000). En particular, la fragmentación conlleva una reducción del tamaño efectivo poblacional y un aumento del grado de aislamiento entre poblaciones. El efecto inmediato del aumento de la fragmentación es que los individuos que quedan en las poblaciones tienden a incrementar el grado de endogamia dado que aumentan los cruces entre individuos emparentados así como también las autofecundaciones (Crawley, 1997, Young y Clarke, 2000). La explicación se encuentra en el comportamiento de los polinizadores a los cuales les cuesta más encontrar las poblaciones y cuando encuentran una pasan más tiempo visitando los individuos que en aquellos momentos ofrecen recursos (Quesada et al., 2004, Rathcke y Jules, 1993). La consecuencia directa del aumento de la endogamia es la expresión de la depresión por consanguinidad que se traduce en una disminución del éxito y vigor de los individuos en términos de supervivencia, crecimiento y reproducción. La reducción del éxito de los individuos a causa de la depresión por consanguinidad se debe básicamente al efecto de alelos deletéreos recesivos que se expresan en homocigosis (Charlesworth y Charlesworth, 1999). Dado que la depresión por consanguinidad puede afectar a todos los componentes de ciclo vital, es

esperable que la endogamia afecte a la dinámica de las poblaciones fragmentadas reduciendo la tasa de cambio poblacional e incrementado la probabilidad de extinción. A pesar de todo, existen muy pocos trabajos que cuantifiquen los efectos demográficos de la depresión por consanguinidad.

Los experimentos de polinización controlada son uno de los métodos más ampliamente utilizados para determinar la respuesta de las plantas a la depresión por consanguinidad (**Fig. 1**). Mediante estos experimentos se pueden cuantificar y probar estadísticamente los efectos de la endogamia sobre las diferentes etapas del ciclo vital de la especie de estudio. Los tratamientos de autofecundación y de fecundación cruzada se pueden realizar en el campo o en un ambiente común a partir de plantas obtenidas de semillas recogidas de la población original. De cada individuo o línea materna, se obtienen las progenies de autofecundación y de fecundación cruzada. La comparación de los rasgos característicos de ciclo vital entre progenies, que abarca desde la producción y calidad de las semillas resultantes de los tratamientos de polinización hasta las tasas de germinación, supervivencia, crecimiento y reproducción de los individuos, nos da el coeficiente de depresión por consanguinidad ( $\delta$ ) para cada componente a lo largo del ciclo vital (**Fig. 1**).



**Figura 1.** Esquema de un experimento de polinizaciones controladas para obtener progenie de autofecundación y de fecundación cruzada. La comparación de las progenies para cada una de las tasas del ciclo vital resulta en el coeficiente de depresión por consanguinidad ( $\delta$ ).

El diseño puede ampliarse aumentando el tipo de cruzamientos realizados y/o incrementando el número de ambientes en los cuales las progenies resultantes se desarrollan. Por ejemplo, el tratamiento de fecundación cruzada puede incluir polinizaciones con otras plantas de la misma población pero también con otras plantas de distintas poblaciones. Este tratamiento es particularmente interesante cuando se pretende cuantificar el efecto del tamaño y grado de aislamiento de las poblaciones en la calidad de la polinización. El objetivo es el de determinar qué poblaciones pueden ser las más adecuadas para convertirse en donadoras de polen para mejorar la producción y calidad de semillas en poblaciones con altos grados de endogamia. Por otro lado, la progenie obtenida de los tratamientos de polinización puede replicarse en distintos ambientes que difieran en importantes características ecológicas (disponibilidad hídrica, temperatura, tipo de suelo, etc.), dado que la respuesta a la depresión por consanguinidad se acusa a medida que el ambiente se torna más selectivo.

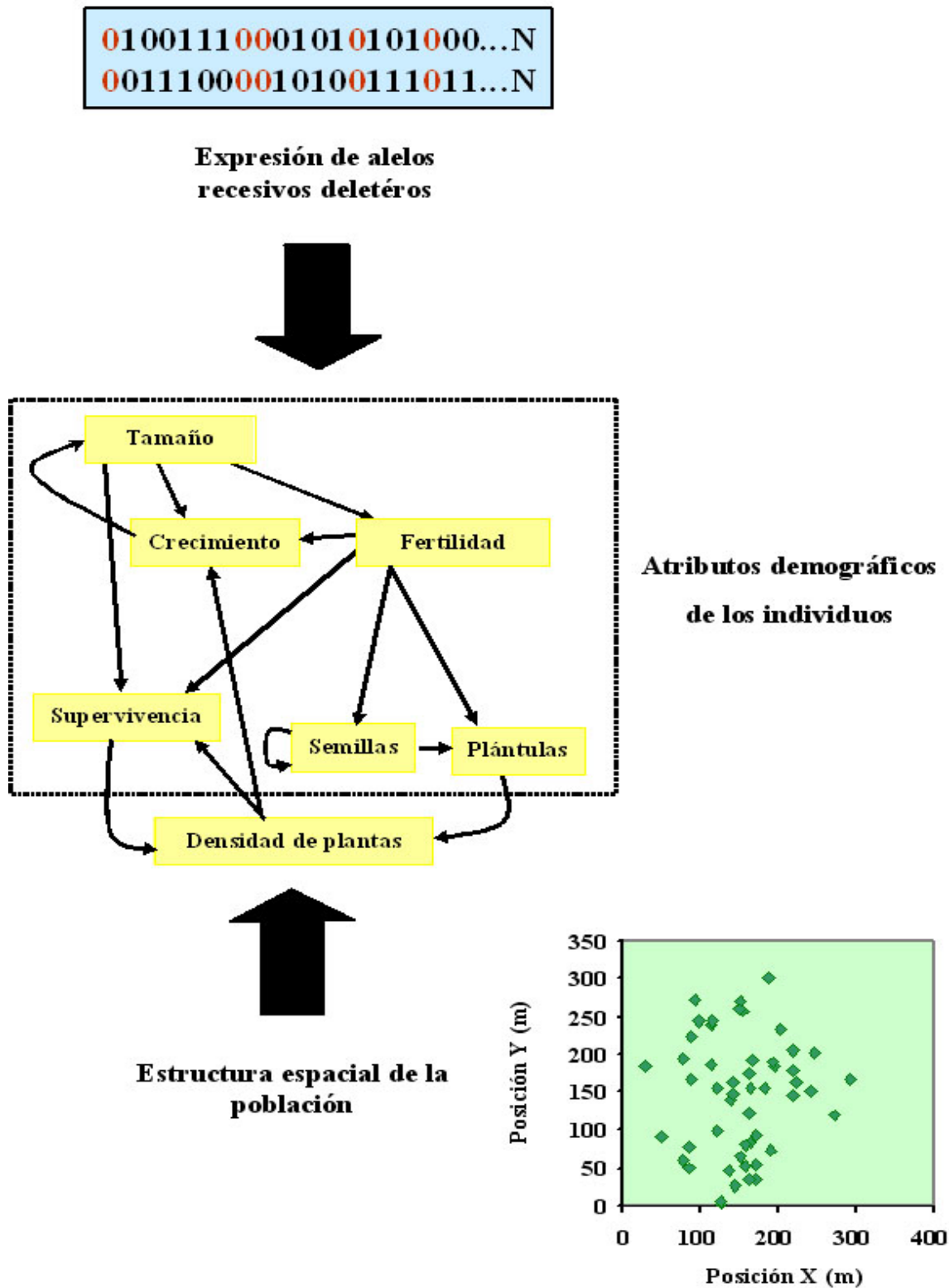
Cabe destacar que en función de la historia vital no todas las especies de plantas permiten un programa de polinización controlada como el mencionado (árboles, herbáceas perennes de larga vida, etc.). En estos casos, se puede recurrir a técnicas moleculares (p.e., enzimas o microsátélites) para relacionar la variabilidad genética y el grado de heterocigosis observados en poblaciones naturales con componentes de éxito reproductivo y demográfico (sobretudo patrones de fertilidad y de reclutamiento efectivo en la población) y con el tamaño poblacional y el grado de aislamiento. Estas relaciones permiten inferir cómo las características poblacionales afectan a la heterocigosis de los individuos y al comportamiento demográfico de la población. Los estudios realizados en poblaciones fragmentadas de plantas basados en estas relaciones muestran claramente que el tamaño poblacional correlaciona positivamente con la heterocigosis observada y con el vigor de los individuos, resultado que indica que las poblaciones pequeñas exhiben un mayor grado de endogamia y seguramente efectos más grandes de depresión por consanguinidad (Fischer y Matthies, 1998, Luijten, 2000, Vergeer et al., 2003).

## Simulación de los efectos de factores genéticos en la dinámica poblacional de plantas

Los modelos de simulación son una herramienta conceptual importante que permite el desarrollo de teorías e hipótesis, particularmente en sistemas de alta complejidad (Peck, 2004). El desarrollo de modelos obliga a la revisión e integración del conocimiento disponible, permite evaluar la concordancia de esta información y nos confronta con los supuestos que subyacen la colección de los datos y su organización. A continuación, se detallan los elementos de un modelo de simulación que tiene por objetivo evaluar los efectos de la depresión por consanguinidad sobre la demografía de plantas. La comparación de diferentes escenarios ecológicos con diferentes grados de endogamia permite cuantificar el peso de los factores genéticos para la dinámica de poblaciones de plantas.

### Anatomía del modelo demográfico genético

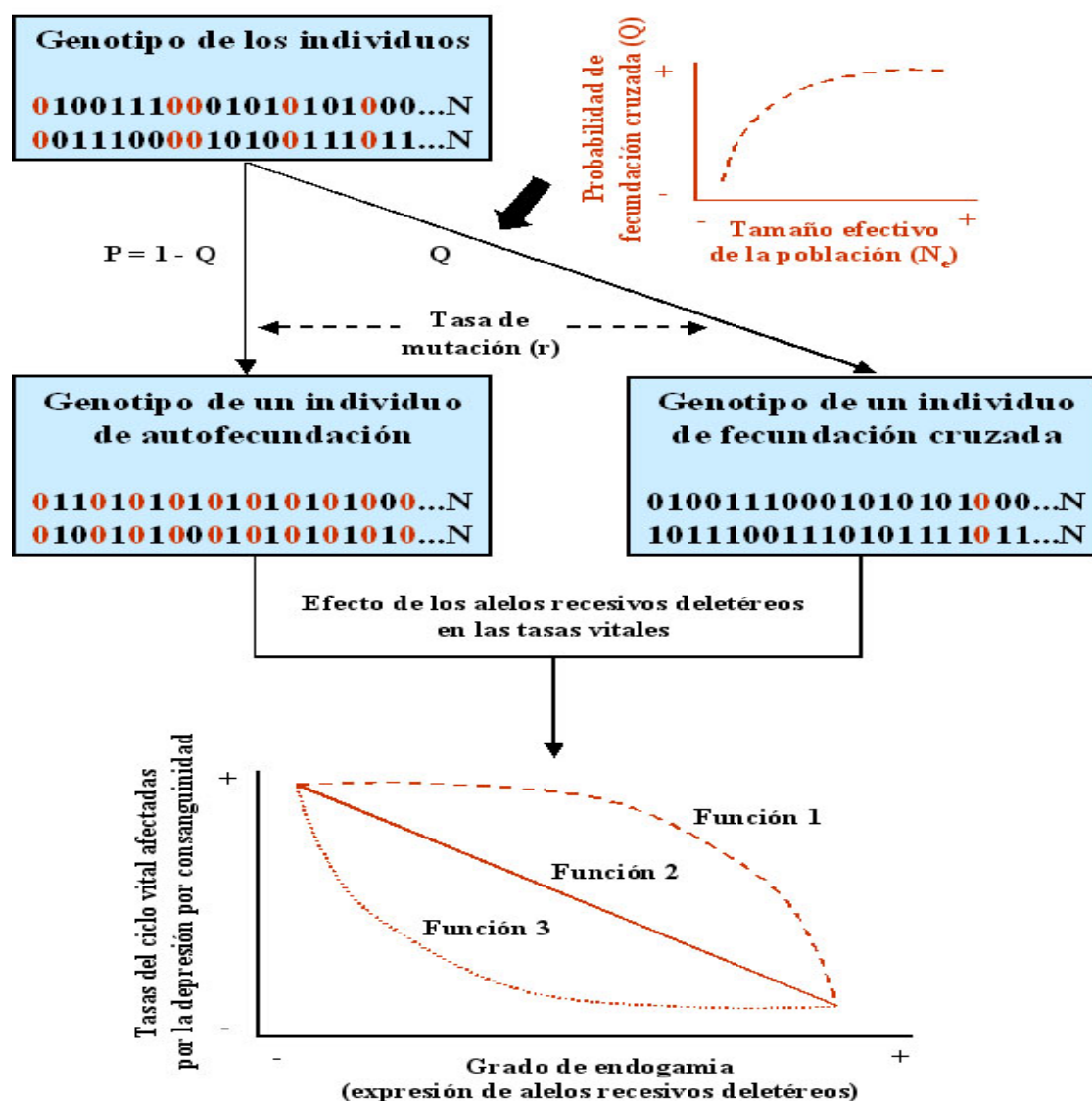
La aproximación propuesta considera tres fuentes principales de información: (i) las características demográficas a nivel individual, (ii) los atributos genéticos de cada individuo simulado y (iii) la estructura espacial de los individuos dentro de la población (**Fig. 2**). En cuanto a las características demográficas, el modelo utiliza información que describe las tasas vitales de los individuos de la población focal (i.e. probabilidades de supervivencia, tasas de crecimiento y valores de reproducción) para representar su ciclo de vida. En particular, el modelo requiere funciones empíricas que asocien la variación de estas variables con atributos individuales como edad, tamaño o estadio de desarrollo. Por ejemplo, el modelo puede incluir funciones que consideren denso-dependencia y cambios en el comportamiento de los individuos asociados a interacciones con otras especies o en respuesta a variables ambientales. En el caso más simple, se asume un hábitat homogéneo y limitado para cada población donde solamente el reclutamiento y la probabilidad de autofecundación se ven afectados por procesos denso-dependientes. Toda la información demográfica se basa en censos, observaciones y experimentos que describen y analizan la dinámica de poblaciones naturales.



**Figura 2.** Esquema general del modelo demográfico genético que incluye las características demográficas a nivel individual, los atributos genéticos de cada individuo simulado y la estructura espacial de los individuos dentro de la población.

La novedad del modelo es que anticipa la inclusión de procesos genéticos que explican la depresión por consanguinidad. Huelga decir que el entendimiento de los procesos genéticos que subyacen la depresión por consanguinidad sigue siendo un tema de estudio que genera controversia y quizá sea ésta la razón por la cual los modelos demográficos genéticos son tan escasos. En el caso que nos ocupa, el modelo asume la teoría genética más aceptada: los efectos negativos de la depresión por consanguinidad se explican por la expresión de alelos recesivos deletéreos en homocigosis (hipótesis de la dominancia parcial) y el aumento de endogamia conlleva una disminución del vigor de los individuos. De esta manera, el modelo relaciona

el porcentaje de loci homocigotos con la expresión en las tasas vitales de la siguiente manera (**Fig. 3**). A cada individuo de la población inicial se le asigna un genoma que contiene múltiples parejas de 0s y 1s en todas sus combinaciones binarias. El valor 1 es un alelo dominante y el 0 es un alelo recesivo. Las parejas de 0s implican la expresión de alelos recesivos. Cuando los individuos tienen una carga alta de endogamia contienen muchas parejas con alelos comunes y los homocigotos recesivos se incrementan. En cada generación, los individuos pueden autofecundarse o cruzarse con otros individuos de la población. En función del tipo de cruce, el grado de homocigosis y la expresión de alelos deletéreos varían consecuentemente. La probabilidad de autofecundación está estrechamente relacionada con el tamaño efectivo de la población, es decir, con el número de individuos reproductivos que contribuyen a la próxima generación (**Fig. 3**). Estas relaciones se han demostrado teórica y empíricamente y representan el vínculo entre la demografía y la genética. Dado que los experimentos de polinizaciones controladas indican qué tasas vitales a lo largo del ciclo vital se ven afectadas por la depresión por consanguinidad, unas funciones específicas (que siguen predicciones teóricas de las que aún existe poca evidencia empírica, ver Carr y Dudash, 2003) relacionan la disminución de esas tasas vitales con el incremento de la homocigosis del individuo (**Fig. 3**).



**Figura 3.** Esquema del funcionamiento del modelo correspondiente al efecto de las características genéticas de los individuos sobre sus características demográficas que serán usadas en el módulo demográfico del modelo. Cabe destacar que el vínculo entre genética y demografía viene dado por el tamaño efectivo poblacional que determina la probabilidad de autofecundación y de fecundación cruzada. El esquema también muestra los tres tipos de funciones genéticas que relacionan grado de endogamia y la respuesta de las tasas vitales.

Finalmente, las probabilidades de fecundación y las interacciones de competencia/facilitación entre individuos pueden estar definidas por su posición espacial. El modelo asigna la posición de nuevos individuos con base en funciones empíricas de dispersión, que también se pueden parametrizar con datos de campo o experimentos de dispersión abiótica. El hecho de

posicionar a cada individuo dentro de la población permite analizar las relaciones denso-dependientes y de parentesco entre individuos a una escala muy fina. En contrapartida, esta aproximación implica un esfuerzo importante de computación y también obliga a limitar el área que ocupa la población. No obstante, la limitación de hábitat es un fenómeno al que se encuentran expuestas muchas especies de plantas, especialmente las afectadas por la fragmentación de su hábitat.

### Funcionamiento del modelo demográfico genético y sus aplicaciones

El modelo se inicia con una distribución (aleatoria u observada) de cierto número de individuos en un espacio finito. Un algoritmo asigna el comportamiento demográfico de cada individuo de manera probabilística y también un genoma de múltiples loci con dos alelos (**Fig. 3**). En cada paso de la simulación, los individuos tienen diferentes probabilidades de autofecundarse o de cruzarse con otros individuos de acuerdo con una función que relaciona el tamaño efectivo poblacional con la probabilidad de autofecundación. Las tasas vitales de los individuos se reducen por coeficientes si son afectadas por depresión por consanguinidad, que a su vez depende de la probabilidad de autofecundación y del grado de endogamia del individuo. Los nuevos individuos que se incorporan a la población se distribuyen dentro de la población de acuerdo a la fertilidad de las plantas disponibles y siguiendo funciones de dispersión. Si es necesario y se dispone de evidencia empírica, funciones denso-dependientes pueden alterar al reclutamiento u otras tasas vitales. Cada individuo nuevo tiene un genoma que proviene de dos plantas progenitoras (si resulta de fecundación cruzada) o de una sola planta (si resulta de autofecundación). Antes de fijar el genoma para los nuevos individuos, una tasa de mutación natural altera un determinado número de loci. Las simulaciones representan cambios en el tamaño de la población a lo largo del tiempo para un espacio finito determinado. Finalmente, el modelo incluye una subrutina que calcula el número de haplotipos al término de las simulaciones, cuyo valor puede usarse para analizar cambios en la diversidad genética de las poblaciones simuladas.

El modelo propuesto ofrece múltiples alternativas para el análisis de la dinámica poblacional de plantas incluyendo el efecto de factores genéticos. Por ejemplo, permite analizar el efecto del tamaño y la estructura demográfica y genética iniciales de la población, las consecuencias de cambios en la estructura espacial y las funciones de dispersión, y el impacto de modelos alternativos de la expresión genética de la endogamia. Esta aproximación permite analizar factores genéticos a los que se les da mucha importancia pero cuyas implicaciones demográficas no han sido estudiadas en detalle. Cabe destacar que muchos de los elementos necesarios para simular la dinámica y genética de poblaciones de plantas mediante el modelo propuesto están disponibles para muchas especies. Por ejemplo, existen multitud de trabajos que analizan el comportamiento demográfico y los factores que afectan a las tasas vitales. Por otro lado, son ya numerosos los trabajos que, utilizando técnicas de biología molecular, indican el efecto de los cambios en el tamaño poblacional sobre los valores de endogamia y de las tasas vitales. Finalmente, son más escasos, debido al esfuerzo que representan, los experimentos de polinizaciones controladas para determinar y cuantificar el sistema reproductivo y los efectos de la depresión por consanguinidad sobre cada una de las tasas vitales.

La aproximación que proponemos es aplicable para evaluar la dinámica y genética de poblaciones de plantas que estén afectadas por altos niveles de fragmentación. Estos conocimientos pueden darnos una visión mucho más realista y detallada de la dinámica poblacional a corto, medio y largo plazo, que puede permitir diseñar planes de conservación (Alvarez-Buylla et al., 1996, Oostermeijer et al., 2002). El tipo de acciones para "rescatar" a las poblaciones afectadas por altos niveles de endogamia van a depender de las especies de estudio (p.e., introducción de individuos heterocigotos de otra población, aumento de los límites de la población, etc.), pero sin duda los posibles escenarios creados por los modelos de simulación pueden indicarnos cómo revertir el empobrecimiento demográfico y genético que presentan las poblaciones de plantas en hábitats fragmentados.

## Referencias

- Alvarez-Buylla, E. R., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C. y Martínez-Ramos, M. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 387-421.
- Carr, D. E. y Dudash, M. R. 2003. Recent approaches into the genetic basis of inbreeding depression in plants. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London Series B* 358: 1071-1084.
- Charlesworth, D. y Charlesworth, B. 1999. The genetic basis of inbreeding depression. *Genetical Research* 74: 329-340.
- Crawley, M. J. 1997. Sex. En *Plant Ecology* (ed. Crawley, M. J.), pp. 156-213, Blackwell Science, Oxford, UK.
- Fischer, M. y Matthies, D. 1998. RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *American Journal of Botany* 86: 811-819.
- Luijten, S. H., Dierick, A., Oostermeijer, J. G. B., Raijmann, L. E. L. y den Nijs, J. C. M. 2000. Population size, genetic

variation, and reproductive success in a rapidly declining, self-incompatible perennial (*Arnica montana*) in The Netherlands. *Biological Conservation* 14: 1776-1787.

Oostermeijer, J. G. B., Luijten, S. H. y den Nijs, J. C. M. 2002. Integrating demographic and genetic approaches in plant conservation. *Biological Conservation* 113: 389-398.

Peck, S. L. 2004 Simulation as experiment: a philosophical reassessment for biological modeling. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 531-534.

Quesada, M., Stoner, K. E., Lobo, J. A., Herrerias-Diego, Y., Palacios-Guevara, C., Munguia-Rosas, M. A., Salazar, K. A. O. y Rosas-Guerrero, V. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated bombacaceous trees. *Biotropica* 36: 131-138.

Rathcke, B. J. y Jules, E. S. 1993. Habitat fragmentation and plant pollinator interactions. *Current Science* 65: 273-277.

Vergeer, P., Rengelink, R., Copal, A. y Ouborg, N. J. 2003. The interacting effects of genetic variation, habitat quality and population size on performance of *Succisa pratensis*. *Journal of Ecology* 91: 18-26.

Young, A. G. y Clarke, G. M. 2000. *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.