

---

---

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD  
DEPARTAMENTO EL HOMBRE Y SU AMBIENTE  
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

PARA OBTENER EL GRADO DE  
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

**Estructura genética de *Astrocaryum mexicanum*  
(Arecaceae) a través de un gradiente altitudinal en Los  
Tuxtlas, México**

QUE PRESENTA EL ALUMNO

**Alejandro Mateos Fernández**

Matrícula  
2173025380

**ASESORES**

Externo: Dr. Juan Servando Núñez Farfán (Cédula profesional 1605952)

Interno: Dr. Gabriel Ricardo Campos Montes (NE 34761)

México, D.F.

7 de octubre de 2022



## **Resumen**

*Astrocaryum mexicanum* es un árbol longevo que se distribuye entre los 0-700 ms.n.m y es el árbol dominante del sotobosque de la región de Los Tuxtlas. La demografía de *A. mexicanum* ha sido estudiada en varias investigaciones, asimismo se ha estudiado su estructura genética en zonas no perturbadas y en zonas fragmentadas, sin embargo, esta última no ha sido estudiada a través del gradiente altitudinal, en este sentido, el objetivo de esta investigación fue determinar la influencia del gradiente altitudinal sobre la estructura genética de *A. mexicanum*. Se utilizaron seis loci de microsatélites para examinar la estructura genética de *A. mexicanum* a través de tres sitios ubicados en altitudes contrastantes en la región de Los Tuxtlas, México. Se encontró una variabilidad genética moderada-alta en los tres poblaciones y no se observó una disminución de esta al aumentar altitudes, además, se encontró que el 96% de la varianza molecular de la especie se encuentra dentro de las poblaciones, no se encontró estructura genética espacial, pues solo se observó un *cluster* genético. La estructura genética de *A. mexicanum* es resultado de diversos mecanismos biológicos y ecológicos que no son influenciados por la distribución de las poblaciones a través del gradiente altitudinal.

**Palabras clave:** Variabilidad genética, diferenciación genética, microsatélites, estructura genética espacial

## Contenido

1. Introducción.....	1
2. Revisión de literatura.....	2
2.1. Estructura, diversidad y diferenciación genética .....	2
2.2. Sistema de estudio .....	4
2.3. Antecedentes .....	4
3. Objetivos .....	6
3.1. General .....	6
3.2. Particulares.....	6
4. Metodología.....	7
4.1. Área de estudio.....	7
4.2. Censo, muestreo y extracción de DNA .....	8
4.3. Amplificación y genotipado de microsatélites .....	9
4.4. Análisis de datos.....	9
5 Resultados .....	10
5.1. Características de las poblaciones .....	10
5.2. Variabilidad, diferenciación y estructura genética .....	14
6. Discusión.....	16
7. Conclusiones.....	18
8. Referencias .....	19
ANEXOS .....	25



## 1. Introducción

México es un país con una riqueza natural sobresaliente en términos de biodiversidad y ecosistemas terrestres, costeros y marinos (Martínez-Meyer et al., 2014). De acuerdo con la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente, esta biodiversidad debe ser preservada y protegida a través del establecimiento de Áreas Naturales Protegidas (ANP) (DOF, 1988); la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas es una de las ANP con mayor diversidad del país, pues cuenta con 15 tipos de vegetación, incluyendo un área importante de selvas húmedas (CONANP-SEMARNAT, 2006) y es hogar de 2548 especies de flora (Villaseñor et al., 2018) y más de 2200 especies de fauna (CONANP-SEMARNAT, 2006). A pesar de ser un ANP, la región de Los Tuxtlas ha sido deforestada desde el final de los setenta y el 95% del bosque original ha desaparecido debido a la expansión de áreas agrícolas y ganaderas (Guevara et al., 2004). Debajo de los 700 msnm el principal tipo de vegetación era el bosque tropical, sin embargo, se encuentra altamente deteriorado y rodeado por campos de ganadería y agricultura (Martínez-Ramos et al., 2016). La pérdida de vegetación y el cambio de uso de suelo pueden afectar los procesos de polinización y dispersión de frutos y semillas, mismos que son los principales mecanismos de flujo genético entre plantas (Arroyo-Rodríguez et al., 2007; Eguiarte et al., 1993). Otros efectos de la fragmentación son la reducción de la variación genética intrapoblacional y el aumento de la variación interpoblacional (Wright, 1984).

Las plantas del sotobosque son de suma importancia para el ecosistema, pues de ellas dependen un gran número de polinizadores y dispersores de semillas (Arroyo-Rodríguez et al., 2007; Cunningham, 1997), además, pueden funcionar como reguladores de las condiciones ambientales de otras especies a través de la modificación de la humedad y el paso de la luz (Denslow et al., 1991). La palma *Astrocaryum mexicanum* es un árbol longevo que se distribuye entre los 0-700 msnm y es el árbol dominante del sotobosque de la región de Los Tuxtlas (Martínez-Ramos, 1997). La fragmentación ha causado una explosión demográfica de la misma (Martínez-Ramos et al., 2016), no obstante, aunque es una especie abundante, es tan susceptible como las especies raras a las consecuencias

genéticas de la fragmentación de hábitat (Honnay & Jacquemyn, 2007). *A. mexicanum* presenta diferenciación genética baja entre poblaciones y variación genética alta debido a la alta conectividad genética (Eguiarte et al., 1992) y se predice que los efectos de la fragmentación podrán ser detectados en los próximos 200-500 años (Juárez-Ramírez & Núñez-Farfán, 2021). Además de los probables efectos antropogénicos sobre la estructura genética, las plantas que se distribuyen a distintas elevaciones tienden a diferir genéticamente a través del gradiente altitudinal, siendo generalmente más homogéneas a mayor altitud (Byars et al., 2009; Hensen et al., 2012; Mathiasen & Premoli, 2013; Torroba-Balmori et al., 2017).

La demografía de *A. mexicanum* ha sido estudiada en varias investigaciones (Arroyo-Rodríguez et al., 2007; Eguiarte et al., 1993; Martínez-Ramos et al., 1988; Piñero et al., 1977, 1984, 1986), asimismo se ha estudiado su estructura genética en zonas no perturbadas y en zonas fragmentadas (Eguiarte et al., 1992; Juárez-Ramírez & Núñez-Farfán, 2021), sin embargo, esta última no ha sido estudiada a través del gradiente altitudinal, en este sentido, el objetivo de esta investigación fue determinar la influencia del gradiente altitudinal sobre la estructura genética de *A. mexicanum*.

## **2. Revisión de literatura**

### *2.1. Estructura, diversidad y diferenciación genética*

Las poblaciones de plantas no son ensamblajes de genotipos acomodados aleatoriamente, sino que tienen una estructura espacial y temporal (Ren et al., 2020). La estructura genética describe como la variación genética de las poblaciones está organizada en el espacio y tiempo, esta estructura es resultado de la interacción entre distintos procesos ecológicos, espaciales y genéticos (Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez, 2013; Cheng et al., 2020); los procesos ecológicos determinantes de la estructura genética incluyen el sistema de apareamiento, morfología floral, sistema reproductivo, mecanismos de polinización, ciclo de vida, tamaño de población, densidad de población y distribución espacial de la población (Loveless & Hamrick, 1984). Al tener movilidad reducida, los aspectos espaciales como las barreras antropogénicas (fragmentación, construcciones, carreteras, etc.)

y naturales (clima, altitud, barreras geográficas, etc.) también están implicados con la estructura genética de las plantas (Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez, 2013). Estos aspectos ecológicos y espaciales sumados a los procesos de mutación, migración, selección natural, deriva génica y flujo genético, resultan en la estructura genética de las poblaciones (Cheng et al., 2020).

Para determinar esta variación en las poblaciones, se deben estimar la diversidad y la diferenciación genética entre y dentro de las poblaciones (Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez, 2013). Los individuos de una población no son genéticamente idénticos entre sí, pues sus secuencias de DNA presentan polimorfismos, esto es la diversidad genética; esta variación se debe a los nuevos alelos que aparecen en cada generación debido a mutaciones espontáneas que son necesarias para la evolución y adaptación de las especies (Ellegren & Galtier, 2016; Jiménez & Collada, 2000). Los principales factores que determinan la diversidad genética son el tamaño efectivo de población y la tasa de mutación (Ellegren & Galtier, 2016) y se cuantifica a través de las frecuencias alélicas o genotípicas de los individuos de una población (Freeland et al., 2011), para esto se utilizan los parámetros de heterocigocidad observada ( $H_o$ ), la cual indica la frecuencia de individuos heterocigotos para cualquier locus y heterocigocidad esperada ( $H_e$ ), que es la probabilidad de que al tomar dos alelos al azar de una población, estos sean diferentes; además, se utiliza el coeficiente de consanguinidad ( $F$ ) para medir la reducción de la heterocigosis por apareamientos no aleatorios (Freeland et al., 2011). Por otro lado, la diferenciación genética se refiere a la magnitud de la diferencia entre las frecuencias alélicas de poblaciones separadas una de otra (Freeland et al., 2011; Dhyaní & Sharma, 2021) y se puede cuantificar a través del estadístico de fijación de Fisher ( $F_{ST}$ ) o su análogo para loci de microsatélites, la  $R_{ST}$  de Slatkin (Balloux & Lugon-Moulin, 2002), asimismo se pueden obtener los porcentajes de partición de la varianza molecular de una población mediante el análisis de varianza molecular (AMOVA, por sus siglas en inglés) (Excoffier et al., 1992) y analizar el agrupamiento de las poblaciones a partir del análisis STRUCTURE (Evanno et al., 2005).

## 2.2. Sistema de estudio

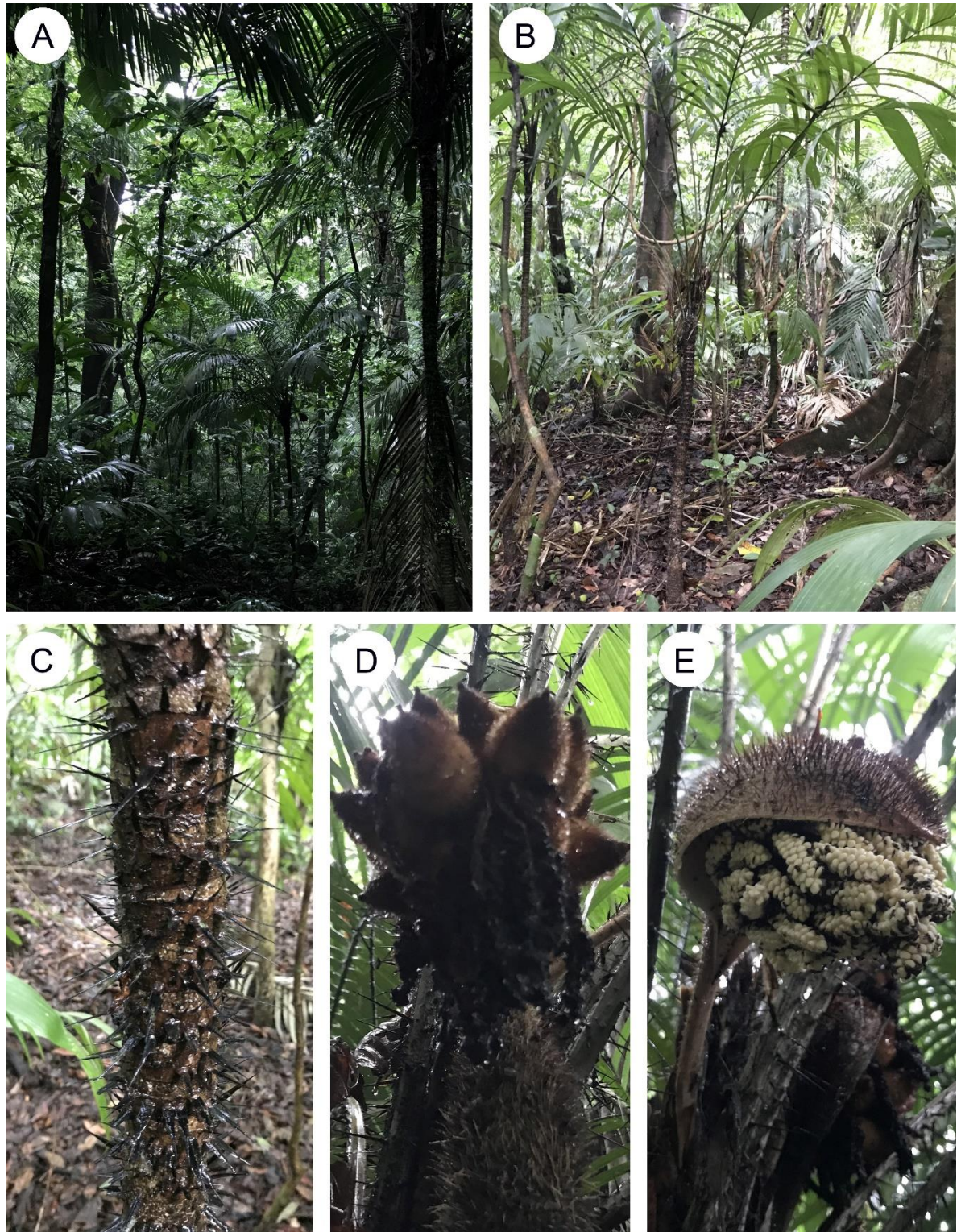
*A. mexicanum* es una palma de la familia Arecaceae y es la única representante del género *Astrocaryum* en México (Martínez-Ramos, 1997) (Figura 1). Es una planta longeva que vive 130-150 años y que puede alcanzar los siete metros de altura (Martínez-Ramos, 1997). Se distribuye de 0-700 ms.n.m. desde Los Tuxtlas, donde es la planta dominante (~1000 individuos maduros por hectárea), hasta algunas selvas de Guatemala y Honduras (Martínez-Ramos, 1997; Martínez-Ramos et al., 2016). Es una planta monoica de cruzamiento obligado polinizada por escarabajos de la familia Staphylinidae que produce de una a cinco inflorescencias (10,000 flores masculinas y 60 femeninas) en abril y algunos individuos hasta mayo; produce ~20 frutos por infrutescencia cuyo endocarpio es consumido por distintos mamíferos (Martínez-Ramos, 1997; Piñero & Sarukhán, 1982). La hojas se utilizan como techo y las inflorescencias se consumen, además, son cortadas frecuentemente debido a sus espinas para permitir el paso de ganado (Martínez-Ramos, 1997; Juárez-Ramírez y Núñez-Farfán, obs. pers.).

## 2.3. Antecedentes

Desde 1977 se han publicado distintos estudios sobre la demografía y genética de *A. mexicanum*, el primero describió la estructura poblacional y la composición florística en sitios permanentes situados en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (Piñero et al., 1977). En 1984 se complementa este estudio tras siete años de observación que permitieron describir de una manera más cercana a la realidad la demografía de la población, asimismo, se evaluaron la dinámica de la población y la tasa de crecimiento entre parcelas (Piñero et al., 1984).

En 1992, Eguiarte et al. publican el primer trabajo sobre la estructura genética de *A. mexicanum*, en el cual se evaluaron su variación genética, las tasas de cruzamiento y la heterosis. Se encontró baja diferenciación genética entre parcelas y variación genética alta, tasas de cruzamiento altas debido a su sistema reproductivo y un incremento en frecuencias de heterocigotos en adultos. En general, la estructura genética de *A. mexicanum* resulta de la alta conectividad genética producida por el cruzamiento obligado de las plantas y el movimiento del





**Figura 1.** (A) Población de *A. mexicanum* en Los Tuxtlas, México. (B) Individuo de *A. mexicanum*. (C) Tallo de *A. mexicanum*. (D) Frutos de *A. mexicanum*. (E) Inflorescencia de *A. mexicanum*.

polen a través de largas distancias por escarabajos polinizadores. La estimación sobre el tamaño efectivo de población realizada por Eguiarte et al. (1993) aunado al estudio previo sobre estructura genética sugieren que el fenómeno que conduce la variación genética de *A. mexicanum* es la selección natural, pues la deriva génica no juega un papel determinante en su estructura genética.

Debido a la fragmentación de hábitat presente en Los Tuxtlas, se han realizado investigaciones para determinar su efecto sobre la estructura poblacional (Arroyo-Rodríguez et al., 2007; Martínez-Ramos et al., 2016) y polinizadores (Aguirre et al., 2011; Aguirre & Dirzo, 2008). A partir de la fragmentación, surge una investigación en la cual se analizó la estructura genética de plantas adultas y plántulas en fragmentos de Los Tuxtlas, los resultados coinciden con lo publicado por Eguiarte et al. (1992), sin embargo, es probable que la existencia de las poblaciones de los fragmentos se vea comprometida si se reduce su tamaño poblacional (Juárez-Ramírez & Núñez-Farfán, 2021).

Además de los estudios poblacionales y genéticos, la biología reproductiva de *A. mexicanum* está bien estudiada (Búrquez et al., 1987; Piñero et al., 1982; Piñero & Sarukhán, 1982; Sánchez-Cordero & Martínez-Gallardo, 1998).

En cuanto a la estructura genética en gradientes altitudinales, existen distintos trabajos realizados en áreas cálidas húmedas tropicales (Aradhya et al., 1993; Hensen et al., 2012; Torroba-Balmori et al., 2017) y en zonas alpinas y subalpinas (Byars et al., 2009; Mathiasen & Premoli, 2013). Los estudios realizados por Byars et al. (2009), Hensen et al. (2012), Mathiasen y Premoli (2013) y Torroba-Balmori et al. (2017) coinciden en que las poblaciones tienden a ser genéticamente más homogéneas y menos diversas a mayor altitud, por otro lado, Aradhya et al. (1993) encontraron muy poca diferenciación a través del gradiente altitudinal.

### **3. Objetivos**

#### *3.1. General*

Determinar la influencia del gradiente altitudinal sobre la estructura genética de *A. mexicanum* en la reserva de la biósfera Los Tuxtlas.

#### *3.2. Particulares*

Estimar los parámetros de diversidad genética de las poblaciones de *A. mexicanum*.

Estimar los parámetros de diferenciación genética entre las poblaciones de *A. mexicanum*.

#### **4. Metodología**

##### *4.1. Área de estudio*

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, ubicada en el sureste de México, en la costa del Estado de Veracruz (18°35.240'N, 95°04.62'O) (Figura 2). La reserva cubre un área de 155 122 ha desde la costa hasta los 1720 m.s.n.m. (CONANP-SEMARNAT, 2006). Tiene dos tipos de clima de acuerdo con la clasificación de Köppen: húmedo tropical (tipo A) y húmedo con invierno moderado (tipo C) (Gutiérrez-García & Ricker, 2011); la temperatura promedio es de 24°C, la época más fría es entre noviembre y marzo (19-20°C) y la más caliente entre abril y mayo (28°C), la precipitación anual es de aproximadamente 4000 mm (Piñero et al., 1977). El bosque mesófilo de montaña es la vegetación dominante sobre los 700 ms.n.m, debajo de esta altitud el bosque tropical es el principal tipo de vegetación, sin embargo, la zona se encuentra altamente fragmentada (Castillo-Campos & Laborde, 2004).







#### 4.3. Amplificación y genotipado de microsatélites

Se amplificaron seis cebadores polimórficos de microsatélites desarrollados y utilizados previamente para *A. mexicanum* (Juárez-Ramírez et al., datos sin publicar) (ver AI). Las reacciones en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés) se realizaron en un termociclador Veriti (Applied Biosystems) en las siguientes condiciones: desnaturalización inicial a 94°C por cinco minutos, desnaturalización: 35 ciclos a 94°C por un minuto, alineamiento: 35 ciclos a 50°C por 45 segundos y 72°C por cinco minutos, extensión: 35 ciclos a 72°C por cinco minutos y extensión final a 72°C durante cinco minutos. Los productos de PCR fueron visualizados por medio de electroforesis en gel de agarosa a 2.5%. Los amplicones se enviaron a secuenciar al Laboratorio de Secuenciación Genómica de la Biodiversidad y de la Salud (Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México). Los alelos fueron asignados visualmente con el software Geneious Prime 2022.2.2 (Kearse et al., 2012).

#### 4.4. Análisis de datos

La información de altura, diámetro y número de infrutescencias que se obtuvo a partir del censo de los tres sitios de muestreo se utilizó para generar gráficos de distribución de frecuencias con el programa STATISTICA, asimismo, los datos fueron sometidos a la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk (Royston, 1995) en el software SigmaPlot 11.0, así como a pruebas de Kruskal-Wallis (Kruskal & Wallis, 1952) (la prueba fue rechazada, por lo que se aplicó la prueba de Dunn (1961)), finalmente se realizó un modelo lineal generalizado (regresión de Poisson) (Consul & Famoye, 1992) en JMP 10.0.0.

Se calcularon los parámetros de diversidad genética para cada población: % de loci polimórficos ( $\%P$ ), número de alelos ( $N_a$ ), número de alelos efectivos ( $N_e$ ) heterocigocidad observada ( $H_o$ ) y esperada ( $H_e$ ) y coeficiente de consanguinidad ( $F$ ) utilizando el programa GenAlex 6.51 (Peakall & Smouse, 2012).

La diferenciación genética se evaluó utilizando el índice de fijación modificado por Slatkin (1995) ( $R_{ST}$ ), asimismo se determinaron las proporciones de

variabilidad genética dentro y entre poblaciones por medio de un AMOVA (Excoffier et al., 1992).

Se utilizó el programa STRUCTURE 2.3.4 para inferir la estructura genética de las poblaciones tomando los tres sitios de muestreo como consideraciones *a priori*. Se realizaron 10 análisis con K=1 a K=10 usando 1 000 000 de iteraciones de cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC, por sus siglas en inglés); el número máximo de *clusters* genéticos se fijó en 10 (Evanno et al., 2005). Se utilizó STRUCTURE HARVESTER para visualizar la salida de STRUCTURE e implementar el método de Evanno (Earl & von Holdt, 2012; Evanno et al., 2005).

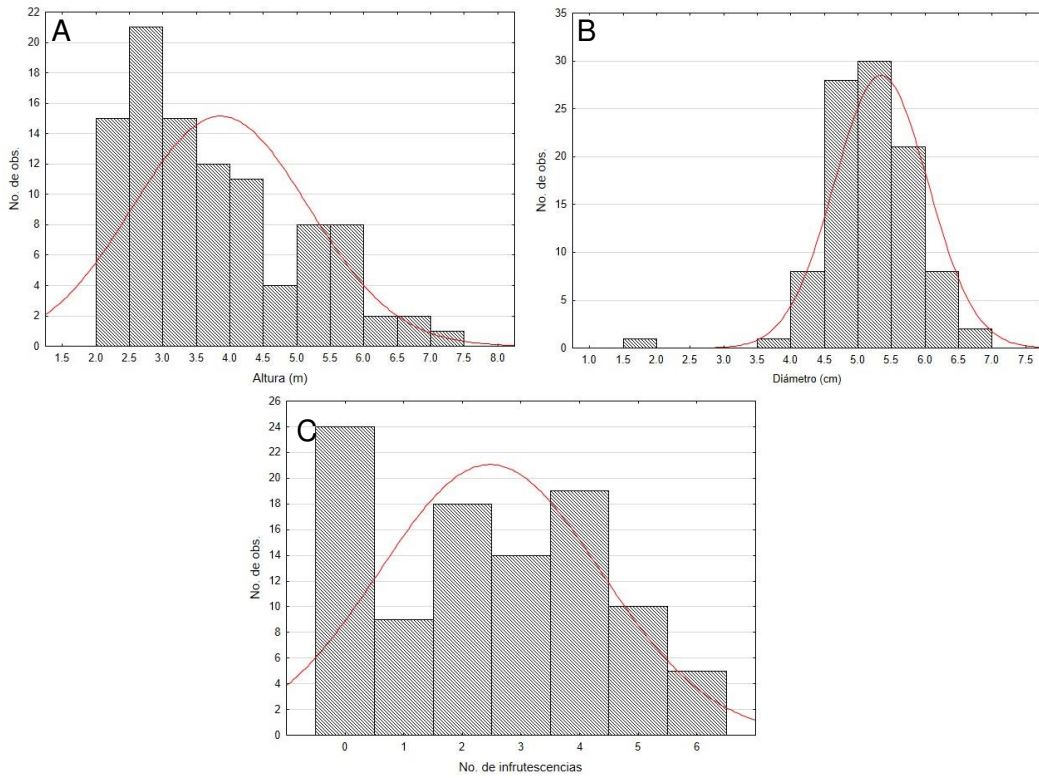
## 5 Resultados

### 5.1. Características de las poblaciones

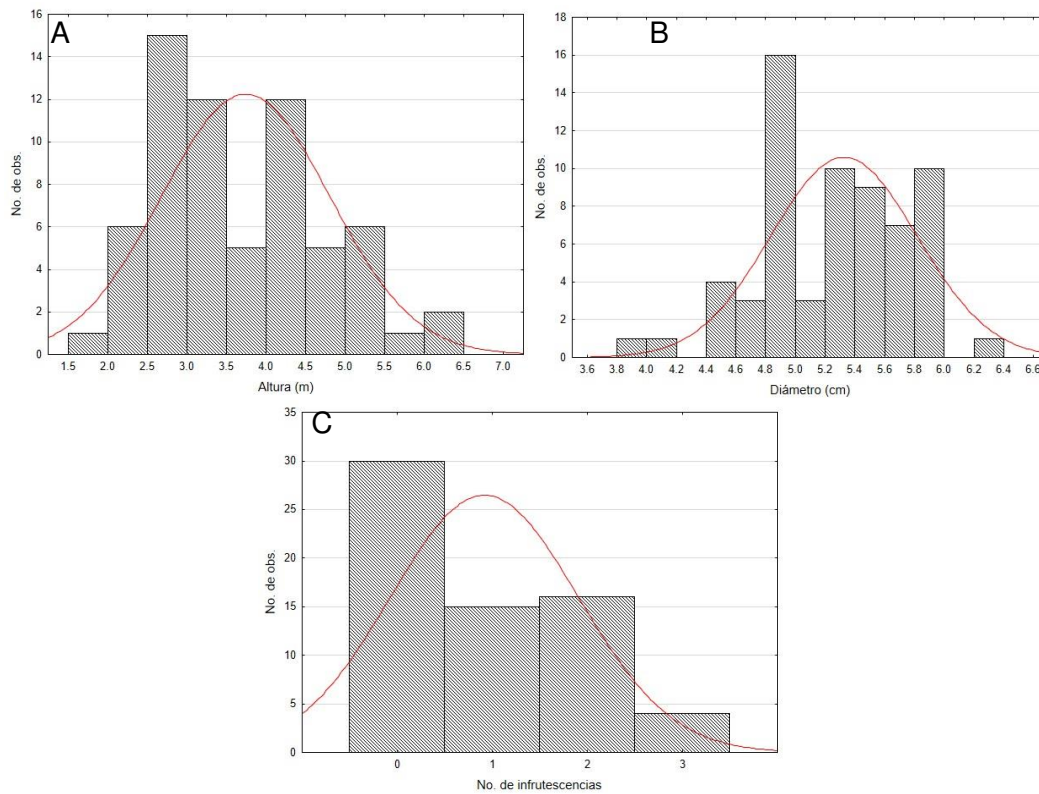
Se localizaron un total de 221 individuos distribuidos entre los tres sitios de muestreo, cada sitio tiene un tamaño de población y características distintas (Tabla 1). En los tres sitios las alturas y diámetros más frecuentes se encontraron entre 2.5 y 3.5 metros y 4.5 y 5.5 cm, respectivamente (Figuras 3, 4 y 5). Aunque en todas las poblaciones el no. más frecuente es 0, en el sitio de elevación baja la distribución de frecuencias presenta plantas con más infrutescencias, mientras que en los sitios de elevación media y alta se presentó una distribución unimodal de palmas con ninguna o pocas infrutescencias.

**Tabla 1.** Características de las poblaciones de *A. mexicanum* en cada sitio de muestreo.

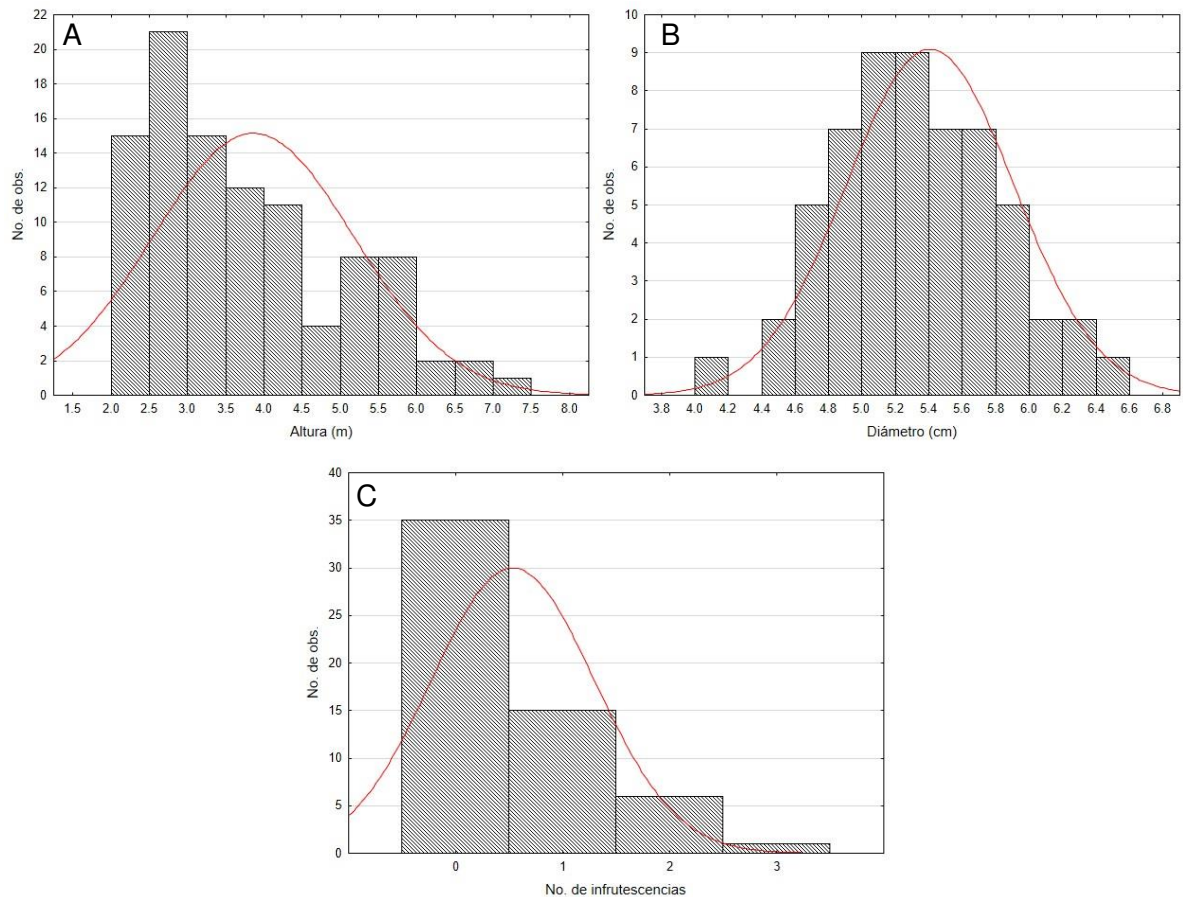
	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3	Área de estudio
No. de individuos	99	65	57	221
Altura media (m)	3.851	3.731	3.816	3.806
Altura máxima (m)	7.2	6.3	6.5	7.2
Altura mínima (m)	2.1	2	2.1	2
Diámetro medio (cm)	5.323	5.317	5.398	5.341
Diámetro máximo (cm)	7	6.3	6.5	7
Diámetro mínimo (cm)	2	4	4.2	2
No. de infrutescencias medio	2.455	0.908	0.526	1.502
No. de infrutescencias máximo	6	3	3	6
No. de infrutescencias mínimo	0	0	0	0



**Figura 3.** Distribución de frecuencias de (A) altura, (B), diámetro y (C) número de infrutescencias de *A. mexicanum* en el Sitio 1.



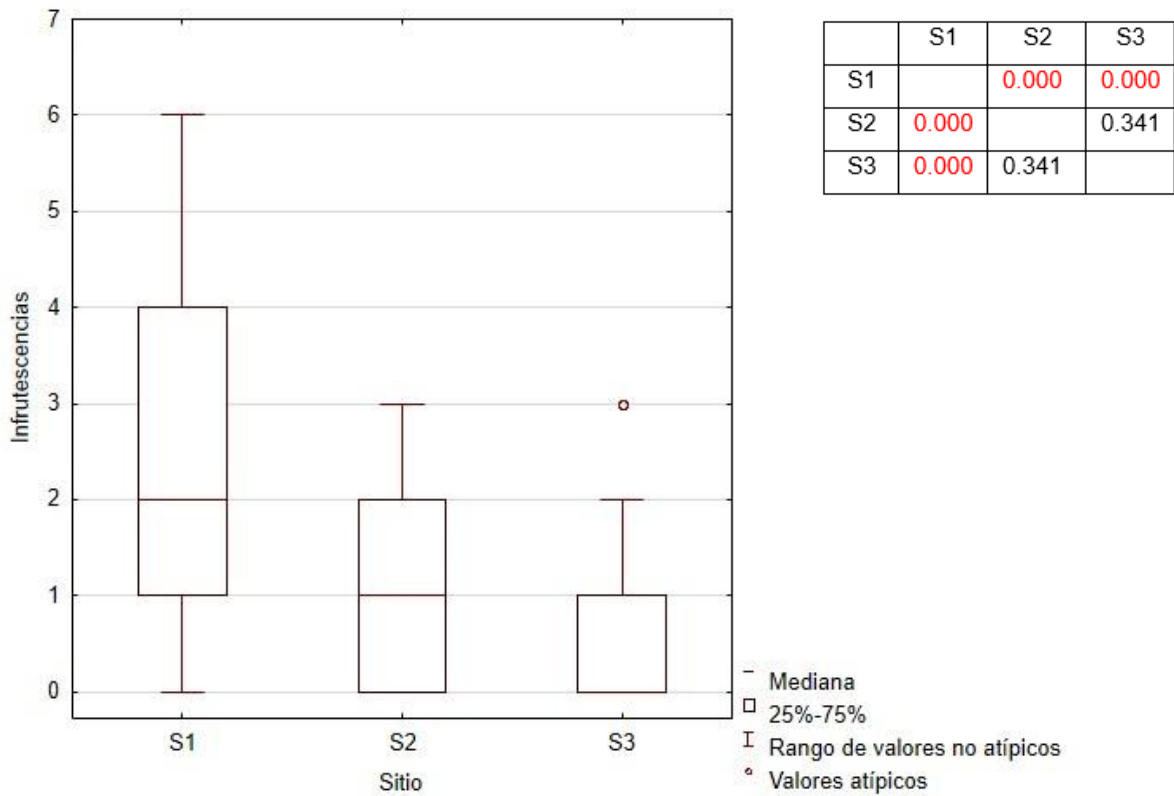
**Figura 4.** Distribución de frecuencias de (A) altura, (B), diámetro y (C) número de infrutescencias de *A. mexicanum* en el Sitio 2.



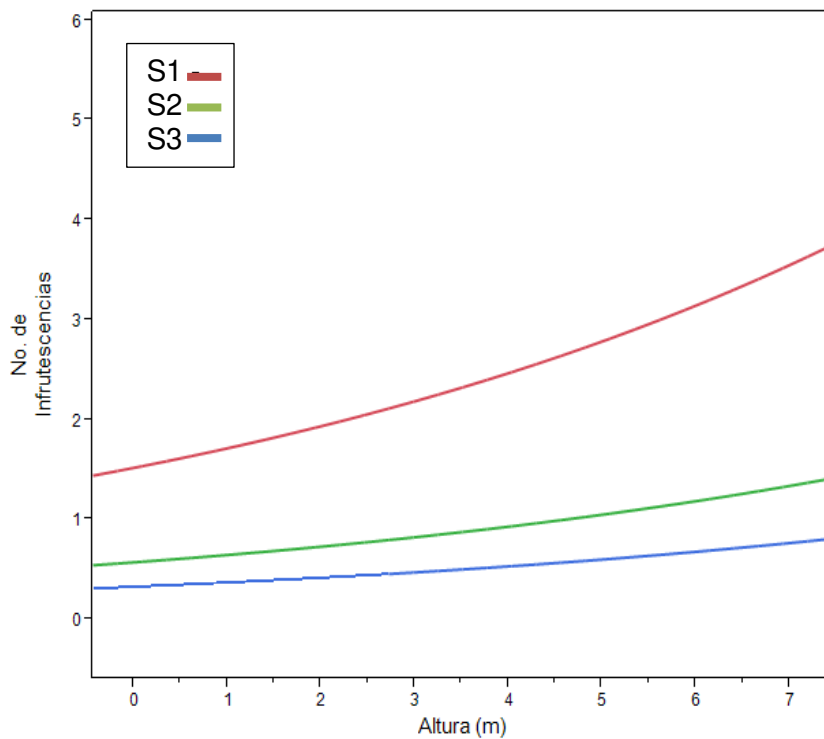
**Figura 5.** Distribución de frecuencias de (A) altura, (B), diámetro y (C) número de infrutescencias de *A. mexicanum* en el Sitio 3.

Las pruebas de Kruskal-Wallis para cada una de las variables medidas no detectaron diferencias estadísticamente significativas en altura y diámetro ( $H=0.00118$ ;  $p>0.05$  y  $H=0.736$ ;  $p>0.05$ , respectivamente), por otro lado, el número de infrutescencias sí presentó diferencias significativas entre sitios ( $H=52.116$ ,  $p<0.05$ ) (Figura 6).

De acuerdo con el modelo lineal de Poisson realizado, la altura de la planta es directamente proporcional al número de infrutescencias que produce, sin embargo, los individuos más altos del sitio 1 tienen más infrutescencias que aquellos de los sitios 2 y 3 ( $p<0.0001$ ) (Figura 7). Se esperaría una mayor producción de infrutescencias (2.8-3.7) para la población del sitio 1 de altitud más baja, por otro lado, el número más bajo de infrutescencias (0.4-1.5) se esperaría para palmas de cualquier altura en los sitios de mayor altitud (S2 y S3).



**Figura 6.** Gráfico de caja-bigote y tabla de comparaciones múltiples de valor p de infrutescencias agrupados por sitio ( $p < 0.001$  marcado con rojo).

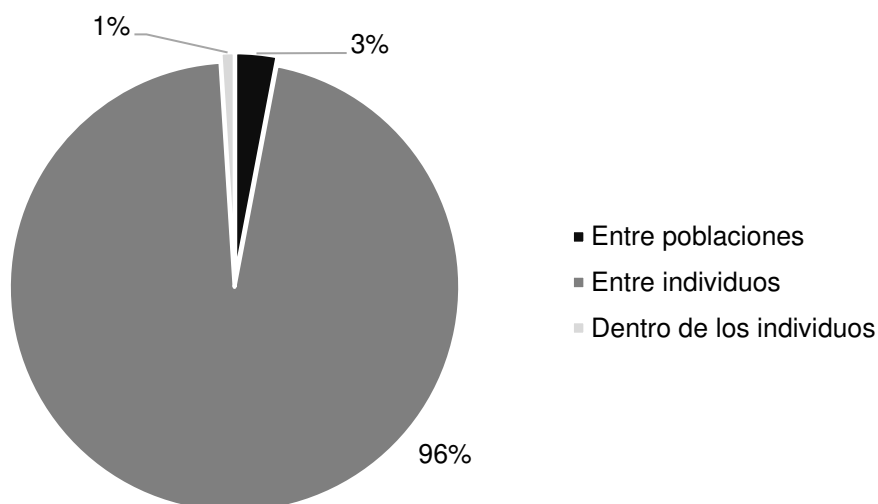


**Figura 7.** Gráfica de regresión de Poisson para altura y no. de infrutescencias.

## 5.2. Variabilidad, diferenciación y estructura genética

Las tres poblaciones de *A. mexicanum* tuvieron un 100% de loci polimórficos y el número de alelos varió entre dos y seis, con medias de 3.833 a 4, asimismo el número de alelos efectivos se encontró entre 1.210 y 4.039. Los valores de diversidad genética fueron bajos a altos ( $H_o$  de 0.125 a 0.844 y  $H_e$  de 0.174 a 0.752) (Tabla 2), aunque la diversidad media por sitio es moderada. Entre las tres poblaciones los loci con mayor grado de diversidad fueron oAMdi1154 ( $H_o=0.500-0.844$  y  $H_e=0.722-0.752$ ), oAMdi1802 ( $H_o=0.563-0.781$  y  $H_e=0.553-0.644$ ) y oAMtri966 ( $H_o=0.645-0.750$  y  $H_e=0.616-0.671$ ). En contraste, el locus oAMtriDJWN3 tuvo el menor grado de diversidad en los tres sitios ( $H_o=0.125-0.387$ ). Los valores medios de  $F$  de las poblaciones de los sitios 2 y 3 fueron positivos (0.110 y 0.029, respectivamente), la población del sitio 1 presentó un valor negativo (-0.006). El promedio de los valores significativos de  $F$  ( $p<0.05$ ) de cada una de las tres poblaciones fue positivo ( $0.172 \pm 0.279$ ,  $0.192 \pm 0.280$ ,  $0.114 \pm 0.273$ , respectivamente).

El grado de diferenciación genética entre las poblaciones fue bajo ( $R_{ST}=0.034$ ;  $p<0.05$ ); el valor de  $R_{ST}$  por pares fue bajo entre los sitios 1 y 2 (0.011) y 2 y 3 (0.019) y moderado entre los sitios 1 y 3 (0.061). De acuerdo con el AMOVA, la proporción más grande de variación molecular se encuentra entre individuos ( $p<0.05$ ) (Figura 8).



**Figura 8.** Porcentajes de variación molecular entre las poblaciones de *A. mexicanum*.

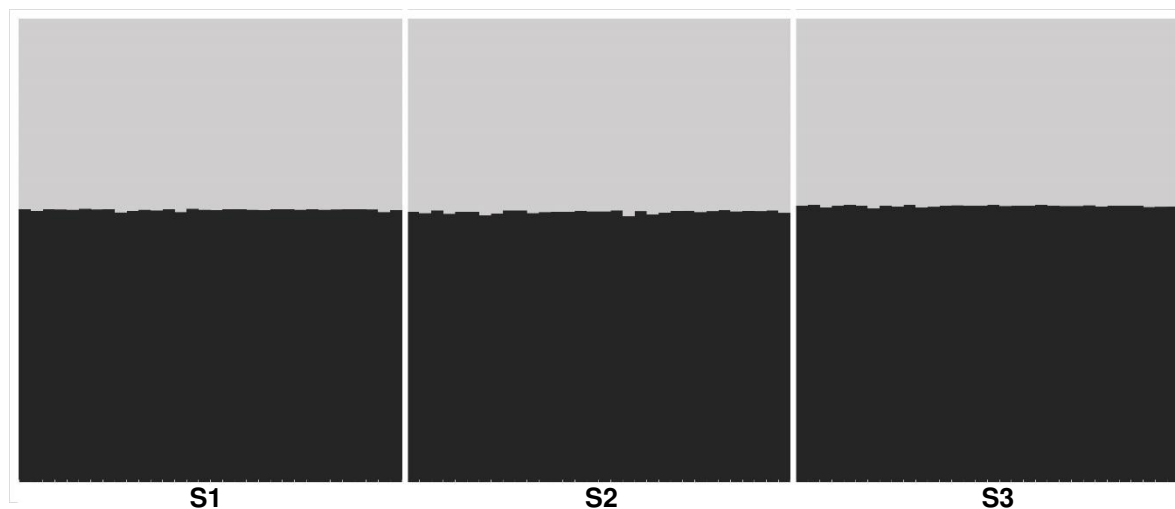
**Tabla 2.** Variabilidad genética en seis loci de microsatélite de tres poblaciones de *A. mexicanum*.

Población	Locus	<i>n</i>	% <i>P</i>	<i>N<sub>a</sub></i>	<i>N<sub>e</sub></i>	<i>H<sub>o</sub></i>	<i>H<sub>e</sub></i>	<i>F</i>
S1	oAMdi1154	29	100	5	3.849	0.759	0.740	-0.025*
	oAMdi1462	31	100	4	2.856	0.581	0.650	0.106
	oAMdi1802	32	100	5	2.809	0.781	0.644	-0.213
	oAMtriDJWN3	31	100	2	1.212	0.194	0.175	-0.107
	oAMdi1966	31	100	4	1.693	0.258	0.409	0.370**
	oAMtri966	32	100	4	2.798	0.750	0.643	-0.167
Media		<b>31</b>	<b>100</b>	<b>4</b>	<b>2.536</b>	<b>0.554</b>	<b>0.543</b>	<b>-0.006</b>
				<b>(1.095)</b>	<b>(0.942)</b>	<b>(0.265)</b>	<b>(0.212)</b>	<b>(0.216)</b>
S2	oAMdi1154	32	100	5	4.039	0.844	0.752	-0.121*
	oAMdi1462	30	100	4	2.699	0.367	0.629	0.417*
	oAMdi1802	32	100	4	2.616	0.563	0.618	0.089
	oAMtriDJWN3	32	100	3	1.210	0.125	0.174	0.281***
	oAMdi1966	30	100	3	1.620	0.367	0.383	0.042
	oAMtri966	31	100	4	2.604	0.645	0.616	-0.047
Media		<b>31.17</b>	<b>100</b>	<b>3.83</b>	<b>2.465</b>	<b>0.485</b>	<b>0.529</b>	<b>0.110</b>
				<b>(0.753)</b>	<b>(0.986)</b>	<b>(0.252)</b>	<b>(0.211)</b>	<b>(0.203)</b>
S3	oAMdi1154	32	100	6	3.599	0.500	0.722	0.308***
	oAMdi1462	25	100	4	2.900	0.440	0.655	0.328
	oAMdi1802	32	100	5	2.238	0.656	0.553	-0.186
	oAMtriDJWN3	31	100	2	1.454	0.387	0.312	-0.240
	oAMdi1966	28	100	3	1.809	0.429	0.447	0.041
	oAMtri966	29	100	4	3.042	0.724	0.671	-0.079*
Media		<b>29.5</b>	<b>100</b>	<b>4</b>	<b>2.507</b>	<b>0.523</b>	<b>0.560</b>	<b>0.029</b>
				<b>(1.414)</b>	<b>(0.913)</b>	<b>(0.136)</b>	<b>(0.156)</b>	<b>(0.244)</b>

*n*=tamaño de la muestra; %*P*=porcentaje de loci polimórficos; *N<sub>a</sub>*=número de alelos; *N<sub>e</sub>*=número de alelos efectivos; *H<sub>o</sub>*=heterocigosis observada; *H<sub>e</sub>*= heterocigosis esperada; *F*=coeficiente de endogamia. Valores medios de cada sitio representados como: media (desviación estándar). \**P*<0.05, \*\**P*<0.01, \*\*\**P*<0.001.

El modelo bayesiano de STRUCTURE para determinar el número de agrupaciones genéticas presentes en la población de *A. mexicanum* encontró dos *clusters* ( $\Delta K=2.86$ ;  $K=2$ ), sin embargo, el modelo no pudo diferenciar entre una *K* de 2 y una *K* de 1, además de mostrar una distribución similar de *clusters* a todos los

niveles de K (2-10) (Figura 9; ver AII y AIII), esto indica que solamente hay un *cluster* genético y que no hay diferenciación entre sitios ni estructura genética espacial.



**Figura 9.** *Clusters* genéticos para las tres poblaciones de *A. mexicanum* (S1, S2 y S3). Cada barra representa a un individuo y cada color un *cluster*.

## 6. Discusión

Los árboles tropicales en general poseen una alta variabilidad genética, especialmente si son comparados con plantas menos longevas debido a que son más estables a través del tiempo y su flujo genético ocurre a través de distancias más largas (Loveless & Hamrick, 1984); la variabilidad de *A. mexicanum* observada a partir de los distintos parámetros de diversidad genética no es la excepción, pues es comparable o superior a aquella observada en otras plantas tropicales de la familia *Arecaceae* (Oliveira et al., 2012; Pereira et al., 2022; Shapcott, 1998; Sreekumar & Renuka, 2006) y otras especies del género *Astrocaryum* (Lima et al., 2020; Oliveira et al., 2012; Ramos et al., 2016; Santos Oliveira et al., 2014). Los resultados obtenidos coinciden con lo encontrado por Eguiarte et al. (1992) y Juárez-Ramírez & Núñez-Farfán (2021).

La alta diversidad genética presente en *A. mexicanum* se debe principalmente a su sistema reproductivo, pues al ser una planta alógama (Martínez-Ramos, 1997), tiende a mantener un alto nivel de polimorfismos genéticos debido al entrecruzamiento obligado y alta tasa de *outcrossing* que implica una frecuente recombinación de alelos (Eguiarte et al., 1992). Aradhya et al. (1993) encontraron



resultados comparables en poblaciones de *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae), donde la diversidad también es producto del sistema reproductivo, así como de la introducción de individuos genéticamente diversos en múltiples ocasiones.

De acuerdo con estudios realizados en zonas tropicales (Hensen et al., 2012; Torroba-Balmori et al., 2017) y alpinas (Byars et al., 2009; Mathiasen & Premoli, 2013), las poblaciones tienden a ser más homogéneas genéticamente al aumentar la altitud a la que se distribuyen, sin embargo, la diversidad genética de las poblaciones de *A. mexicanum* distribuidas a través del gradiente altitudinal no demostró una tendencia a disminuir al aumentar la altitud de las parcelas.

Siempre y cuando no estén sujetos a selección fuerte, los árboles tropicales generalmente no presentan altos niveles de diferenciación genética (Loveless, 1992). Aunque en algunos casos las Arecaceae sí presentan niveles moderados a altos de diferenciación genética entre poblaciones (das Chagas et al., 2019; Federman et al., 2014; Gonçalves Abreu et al., 2012; Nazareno & dos Reis, 2014; Roncal et al., 2007; Sugai et al., 2016; Trénel et al., 2008), la varianza molecular en *A. mexicanum* se encuentra en mayor proporción dentro de las poblaciones en lugar de entre las poblaciones, lo mismo se ha encontrado en *A. murumuru*, *A. paramaca* (Ramos et al., 2016) *A. acaule* (Lima et al., 2020) y *A. jauari* (Santos-Oliveira et al., 2014). Esta baja divergencia interpoblacional se debe a distintos factores biológicos y ecológicos de la especie tales como el alto flujo de polen causado por el sistema reproductivo de la especie, la morfología monica de las flores, la movilidad de los polinizadores, la longevidad, el tamaño y densidad poblacional y la etapa sucesional (Búrquez et al., 1987; Loveless & Hamrick, 1984; Martínez-Ramos, 1997; Piñero & Sarukhán, 1982).

En caso de los estudios en los que se encontró que la altitud sí influye en la estructura genética de las poblaciones de plantas (Byars et al., 2009; Hensen et al., 2012; Mathiasen & Premoli, 2013; Torroba-Balmori et al., 2017), la disminución de la variabilidad genética, la alta diferenciación y las distintas estructuras genéticas a escalas pequeñas se deben a la restricción del flujo génico por altitud, causado principalmente por el aislamiento poblacional fuerte, barreras geográficas montañosas, cuellos de botella, reducción de tamaño poblacional, capacidad de

movilidad de polinizadores, sistemas reproductivos y patrones de dispersión de polen y semillas alterados. En general, la estructura genética de *A. mexicanum* resulta de el alto flujo génico entre poblaciones causado por el carácter alógamo y morfología floral monoica de la especie, así como de la capacidad de sus polinizadoras de moverse a través largas distancias y de su gran tamaño de población (Búrquez et al., 1987; Eguiarte et al., 1992; Martínez-Ramos, 1997; Piñero & Sarukhán, 1982); la separación de las poblaciones provocada por la altitud no tiene efecto sobre los distintos mecanismos biológicos y ecológicos que determinan la estructura genética de *A. mexicanum*.

Es de suma importancia mantener las acciones de conservación implementadas en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, así como detener la fragmentación del hábitat y reconectar los fragmentos de bosque tropical para frenar la sobrepoblación y conservar el flujo génico que resulta en la variabilidad y estructura genética de *A. mexicanum*.

## **7. Conclusiones**

La estructura genética de *A. mexicanum* no presenta diferencias entre poblaciones distribuidas a través de gradiente altitudinales, pues el aislamiento por altitud no es suficiente para influir en los mecanismos ecológicos y biológicos que permiten el flujo génico que resulta en la alta variabilidad genética dentro de las poblaciones y la baja diferenciación genética interpoblacional.

## 8. Referencias

- Aguirre, A., & Dirzo, R. (2008). Effects of fragmentation on pollinator abundance and fruit set of an abundant understory palm in a Mexican tropical forest. *Biological Conservation*, 141(2), 375–384. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.09.014>
- Aguirre, A., Guevara, R., & Dirzo, R. (2011). Effects of forest fragmentation on assemblages of pollinators and floral visitors to male-and female-phase inflorescences of *Astrocaryum mexicanum* (Arecaceae) in a Mexican rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 27(1), 25–33. doi:10.1017/S0266467410000556
- Aradhya, K. M., Mueller-Dombois, D., & Ranker, T. A. (1993). Genetic structure and differentiation in *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae) along altitudinal gradients in Maui, Hawaii. *Genetical Research*, 61(3), 159–170. <https://doi.org/10.1017/S0016672300031335>
- Arroyo-Rodríguez, V., Aguirre, A., Benítez-Malvido, J., & Mandujano, S. (2007). Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation*, 138(1–2), 198–206. doi: 10.1016/j.biocon.2007.04.016
- Balloux, F., & Lugon-Moulin, N. (2002). The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 11(2), 155–165. <https://doi.org/10.1046/j.0962-1083.2001.01436.x>
- Búrquez, A., Sarukhán, J., & Pedroza, A. L. (1987). Floral biology of a primary rain forest palm, *Astrocaryum mexicanum* Liebm. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 94(4), 407–419. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1987.tb01058.x>
- Byars, S. G., Parsons, Y., & Hoffmann, A. A. (2009). Effect of altitude on the genetic structure of an Alpine grass, *Poa hiemata*. *Annals of Botany*, 103(6), 885–899. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp018>
- Castillo-Campos, G., & Laborde, D. (2004). La vegetación. In S. Guevara, J. Laborde, & G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. (pp. 231–265). Instituto de Ecología A.C.
- Cheng, J., Kao, H., & Dong, S. (2020). Population genetic structure and gene flow of rare and endangered *Tetraena mongolica* Maxim. revealed by reduced representation sequencing. *BMC Plant Biology*, 20(1). <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02594-y>
- CONANP-SEMARNAT. (2006). *Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas*. CONANP.
- Consul, P. C., & Famoye, F. (1992). Generalized poisson regression model. *Communications in Statistics-Theory and Methods*, 21(1), 89–109. <https://doi.org/10.1080/03610929208830766>
- Cunningham, S. A. (1997). Predator Control of Seed Production by a Rain Forest Understory Palm. *Oikos*, 79(2), 282–290. <https://doi.org/10.2307/3546012>
- das Chagas, K. P. T., da Silva Monteiro Freire, A., Pinheiro, L. G., Fajardo, C. G., & de Almeida Vieira, F. (2019). Genetic diversity of long-established populations of *Elaeis guineensis jacquin* (Arecaceae). *Revista Brasileira de Fruticultura*, 41(4). <https://doi.org/10.1590/0100-29452019023>

- Denslow, J. S., Newell, E., & Ellison, A. M. (1991). The Effect of Understory Palms and Cyclanths on the Growth and Survival of Inga Seedlings. *Biotropica*, 23(3), 225–234. <https://doi.org/10.2307/2388199>
- DOF. (1988). *Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente. México, D.F.: SEDUE.*
- Dunn, O. J. (1961). Multiple Comparisons Among Means. *Journal of the American Statistical Association*, 56(293), 52–64. <https://doi.org/10.2307/2282330>
- Dhyani, P., & Sharma, R. (2021). Plant Genetic Diversity: Implications for Conservation of Himalayan Trillium. *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-821139-7.00152-5>
- Earl, D. A., & vonHoldt, B. M. (2012). STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2), 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Eguiarte, L. E., Búrquez, A., Rodríguez, J., Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J., & Piñero, D. (1993). Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Evolution*, 47(1), 75–87. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb01200.x>
- Eguiarte, L. E., Perez-Nasser, N., & Piñero, D. (1992). Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. *Heredity*, 69(3), 217–228. <https://doi.org/10.1038/hdy.1992.119>
- Ellegren, H., & Galtier, N. (2016). Determinants of genetic diversity. *Nature Reviews Genetics*, 17(7), 422–433. <https://doi.org/10.1038/nrg.2016.58>
- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8), 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Excoffier, L., Smouse, P. E., & Quattro, J. M. (1992). Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131(2), 479–491. <https://doi.org/10.1093/genetics/131.2.479>
- Federman, S., Hyseni, C., Clement, W., Oatham, M. P., & Caccone, A. (2014). Habitat fragmentation and the genetic structure of the Amazonian palm *Mauritia flexuosa* L.f. (Arecaceae) on the island of Trinidad. *Conservation Genetics*, 15(2), 355–362. <https://doi.org/10.1007/s10592-013-0543-2>
- Freeland, J., Kirk, H., & Petersen, S. (2011). *Molecular Ecology Second Edition*. Wiley-Blackwell.
- Garrido-Garduño, T., & Vázquez-Domínguez, E. (2013). Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(3), 1031–1054. <https://doi.org/10.7550/rmb.32500>
- Gonçalves Abreu, A., Helena, R., Priolli, G., Azevedo-Filho, J. A., Nucci, S. M., Zucchi, M. I., Coelho, R. M., & Colombo, C. A. (2012). The genetic structure and mating system of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae). *Genetics and Molecular Biology* 35(1), 119–121. <https://doi.org/10.1590%2Fs1415-47572012005000002>

- Guevara, S., Laborde, J., & Sánchez-Ríos, G. (2004). La deforestación. En S. Guevara, J. Laborde, & G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. (pp. 85–108). Instituto de Ecología A.C.
- Gutiérrez-García, G., & Ricker, M. (2011). Climate and climate change in the region of Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico): A statistical analysis. *Atmósfera*, *24*(4), 347–373.
- Hensen, I., Cierjacks, A., Hirsch, H., Kessler, M., Romoleroux, K., Renison, D., & Wesche, K. (2012). Historic and recent fragmentation coupled with altitude affect the genetic population structure of one of the world's highest tropical tree line species. *Global Ecology and Biogeography*, *21*(4), 455–464. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00691.x>
- Honnay, O., & Jacquemyn, H. (2007). Susceptibility of Common and Rare Plant Species to the Genetic Consequences of Habitat Fragmentation. *Conservation Biology*, *21*(3), 823–831. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00646.x>
- Jiménez, P., & Collada, C. (2000). Técnicas para la evaluación de la diversidad genética y su uso en los programas de conservación. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*, *9*(2), 237–248.
- Juárez-Ramírez, J., & Núñez-Farfán, J. (2021). *Past and present genetic structure of the keystone tropical rainforest palm *Astrocaryum mexicanum*: Effects of anthropogenic fragmentation*.
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P., & Drummond, A. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, *28*(12), 1647–1649. <http://bioinformatics.oxfordjournals.org/content/28/12/1647.abstract>
- Kruskal, W. H., & Wallis, W. A. (1952). Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *Journal of the American Statistical Association*, *47*(260), 583–621. <https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441>
- Lima, A. A. P., Lopes, M. T. G., Valente, M. S. F., Ramos, S. L. F., Chagas, E. A., & de Souza, J. C. G. (2020). Genetic diversity between and within *Astrocaryum acaule* mart. (Arecaceae) populations. *Floresta e Ambiente*, *27*(2), 1–9. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.005618>
- Loveless, M. D. (1992). Isozyme variation in tropical trees: patterns of genetic organization. *New Forests*, *6*(1), 67–94. <https://doi.org/10.1007/BF00120640>
- Loveless, M. D., & Hamrick, J. L. (1984). Ecological Determinants of Genetic Structure in Plant Populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *15*(1), 65–95. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.000433>
- Martínez-Meyer, E., Sosa-Escalante, J. E., & Álvarez, F. (2014). El estudio de la biodiversidad en México: ¿una ruta con dirección? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *85*, 1–9. <https://doi.org/https://doi.org/10.7550/rmb.43248>
- Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J., y Piñero, D. (1988). The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics: the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. En D. Davy, M. Hutchings, & A. R. Watkinson (Eds.), *Plant Population Ecology*. (pp. 293-313). Oxford:Blackwell

- Martínez-Ramos, M. (1997). *Astrocaryum mexicanum*. In E. González-Soriano, R. Dirzo, & R. Vogt (Eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas* (pp. 92–96). Instituto de Ecología.
- Martínez-Ramos, M., Ortiz-Rodríguez, I., Piñero, D., Dirzo, R., & Sarukhán, J. (2016). Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rainforest reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(19), 5323–5328. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602893113>
- Mathiasen, P., & Premoli, A. C. (2013). Fine-scale genetic structure of *Nothofagus pumilio* (lenga) at contrasting elevations of the altitudinal gradient. *Genetica*, *141*(1), 95–105. <https://doi.org/10.1007/s10709-013-9709-6>
- Nazareno, A. G., & dos Reis, M. S. (2014). At Risk of Population Decline? An Ecological and Genetic Approach to the Threatened Palm Species *Butia eriospatha* (Arecaceae) of Southern Brazil. *Journal of Heredity*, *105*(1), 120–129. <https://doi.org/10.1093/jhered/est065>
- Oliveira, D. A., Melo Júnior, A. F., Brandão, M. M., Rodrigues, L. A., Menezes, E. v., & Ferreira, P. R. (2012). Genetic diversity in populations of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in the northern region of Minas Gerais, Brazil. *Genetics and Molecular Research: GMR*, *11*(1), 531–538. <https://doi.org/10.4238/2012.March.8.1>
- Peakall, R., & Smouse, P. E. (2012). GenAIEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research--an update. *Bioinformatics (Oxford, England)*, *28*(19), 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Pereira, A. G., da Silva Ferreira, M. F., da Silveira, T. C., Soler-Guilhen, J. H., Canal, G. B., Alves, L. B., de Almeida, F. A. N., Gaiotto, F. A., & Ferreira, A. (2022). Patterns of genetic diversity and structure of a threatened palm species (*Euterpe edulis* Arecaceae) from the Brazilian Atlantic Forest. *Heredity*, *129*(3), 161–168. <https://doi.org/10.1038/s41437-022-00549-7>
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M., Mendoza, A., Alvarez-Buylla, E., & Sarukhán, J. (1986). Demographic studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes* *30*(3).
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M., & Sarukhán, J. (1984). A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *The Journal of Ecology* *72*(3), 977–991. <https://doi.org/10.2307/2259545>
- Piñero, D., & Sarukhán, J. (1982). Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *The Journal of Ecology* *70*(2), 461–472. <https://doi.org/10.2307/2259915>
- Piñero, D., Sarukhán, J., & Alberdi, P. (1982). The costs of reproduction in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *The Journal of Ecology* *70*(2), 473–481. <https://doi.org/10.2307/2259916>
- Piñero, D., Sarukhán, J., & González, E. (1977). Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. 1. Estructura de las poblaciones. *Botanical Sciences*, *37*, 69–118. <https://doi.org/10.17129/botsci.1164>
- Ramos, S. L. F., Dequigiovanni, G., Sebbenn, A. M., Lopes, M. T. G., Kageyama, P. Y., de Macêdo, J. L. V., Kirst, M., & Veasey, E. A. (2016). Spatial genetic structure, genetic diversity and pollen dispersal in a harvested population of

- Astrocaryum aculeatum* in the Brazilian Amazon. *BMC Genetics*, 17(1), 63. <https://doi.org/10.1186/s12863-016-0371-8>
- Ren, G., Mateo, R. G., Conti, E., & Salamin, N. (2020). Population Genetic Structure and Demographic History of *Primula fasciculata* in Southwest China. *Frontiers in Plant Science*, 11(986). <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00986>
- Roncal, J., Francisco-Ortega, J., & Lewis, C. E. (2007). An evaluation of the taxonomic distinctness of two *Geonoma macrostachys* (Arecaceae) varieties based on intersimple sequence repeat (ISSR) variation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 153(4), 381–392. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2007.00619.x>
- Royston, P. (1995). Remark AS R94: A Remark on Algorithm AS 181: The W-test for Normality. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)*, 44(4), 547–551. <https://doi.org/10.2307/2986146>
- Sánchez-Cordero, V., & Martínez-Gallardo, R. (1998). Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 14(2), 139–151. <https://doi.org/DOI:10.1017/S0266467498000121>
- Santos Oliveira, L. D., Ferreyra Ramos, S. L., Gomes Lopes, M. T., Dequigiovanni, G., Veasey, E. A., Vasconcelos De Macêdo, J. L., Batista, J. S., Formiga, K. M., & Lopes, R. (2014). Genetic diversity and structure of *Astrocaryum jauari* (Mart.) palm in two Amazon River basins. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 14, 166–173. <https://doi.org/10.1590/1984-70332014>
- Shapcott, A. (1998). The patterns of genetic diversity in *Carpentaria acuminata* (Arecaceae), and rainforest history in northern Australia. *Molecular Ecology*, 7(7), 833–847. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00398.x>
- Slatkin, M. (1995). A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics*, 139(1), 457–462. <https://doi.org/10.1093/genetics/139.1.457>
- Sreekumar, V. B., & Renuka, C. (2006). Assessment of genetic diversity in *Calamus thwaitesii* BECC. (Arecaceae) using RAPD markers. *Biochemical Systematics and Ecology*, 34(5), 397–405. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.bse.2005.12.002>
- Sugai, K., Watanabe, S., Kuishi, T., Imura, S., Ishigaki, K., Yokota, M., Yanagawa, S., & Suyama, Y. (2016). Extremely low genetic diversity of the northern limit populations of *Nypa fruticans* (Arecaceae) on Iriomote Island, Japan. *Conservation Genetics*, 17(1), 221–228. <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0773-6>
- Torroba-Balmori, P., Budde, K. B., Heer, K., González-Martínez, S. C., Olsson, S., Scotti-Saintagne, C., Casalis, M., Sonké, B., Dick, C. W., & Heuertz, M. (2017). Altitudinal gradients, biogeographic history and microhabitat adaptation affect fine-scale spatial genetic structure in African and Neotropical populations of an ancient tropical tree species. *PLOS ONE*, 12(8), e0182515. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182515>
- Trénel, P., Hansen, M. M., Normand, S., & Borchsenius, F. (2008). Landscape genetics, historical isolation and cross-Andean gene flow in the wax palm, *Ceroxylon echinulatum* (Arecaceae). *Molecular Ecology*, 17(15), 3528–3540. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03853.x>

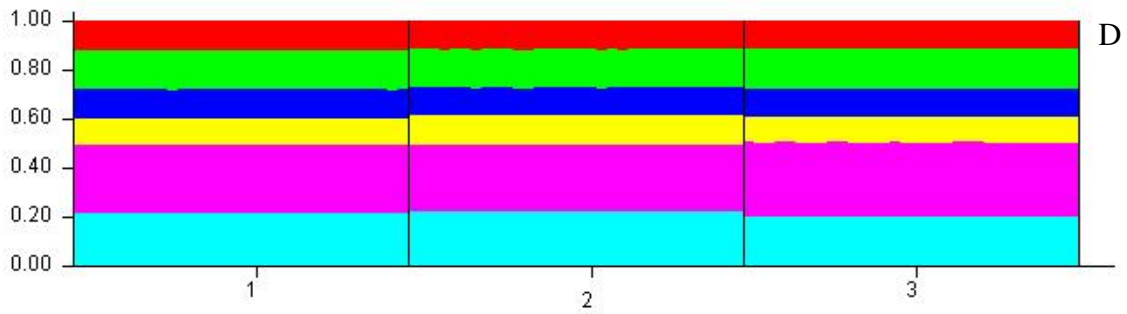
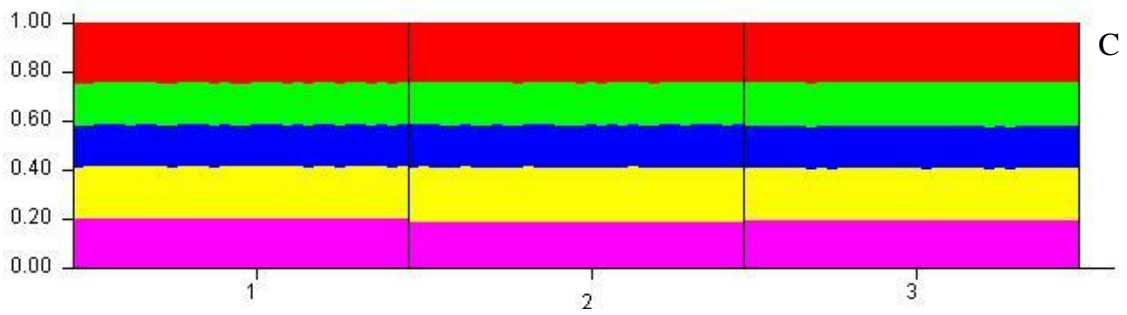
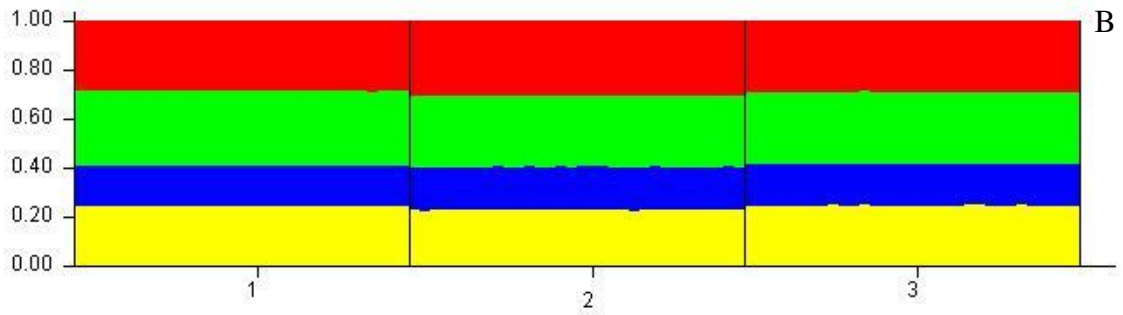
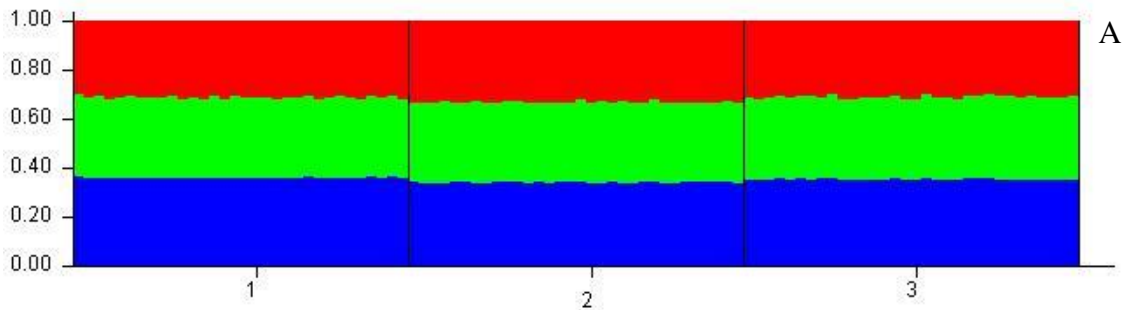
- Villaseñor, J. L., Ortiz, E., & Campos-Villanueva, A. (2018). High Richness of Vascular Plants in the Tropical Los Tuxtlas Region, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 11, 1940082918764259. <https://doi.org/10.1177/1940082918764259>
- Wright, S. (1984). *Evolution and the Genetics of Populations*. The University of Chicago Press, Chicago.



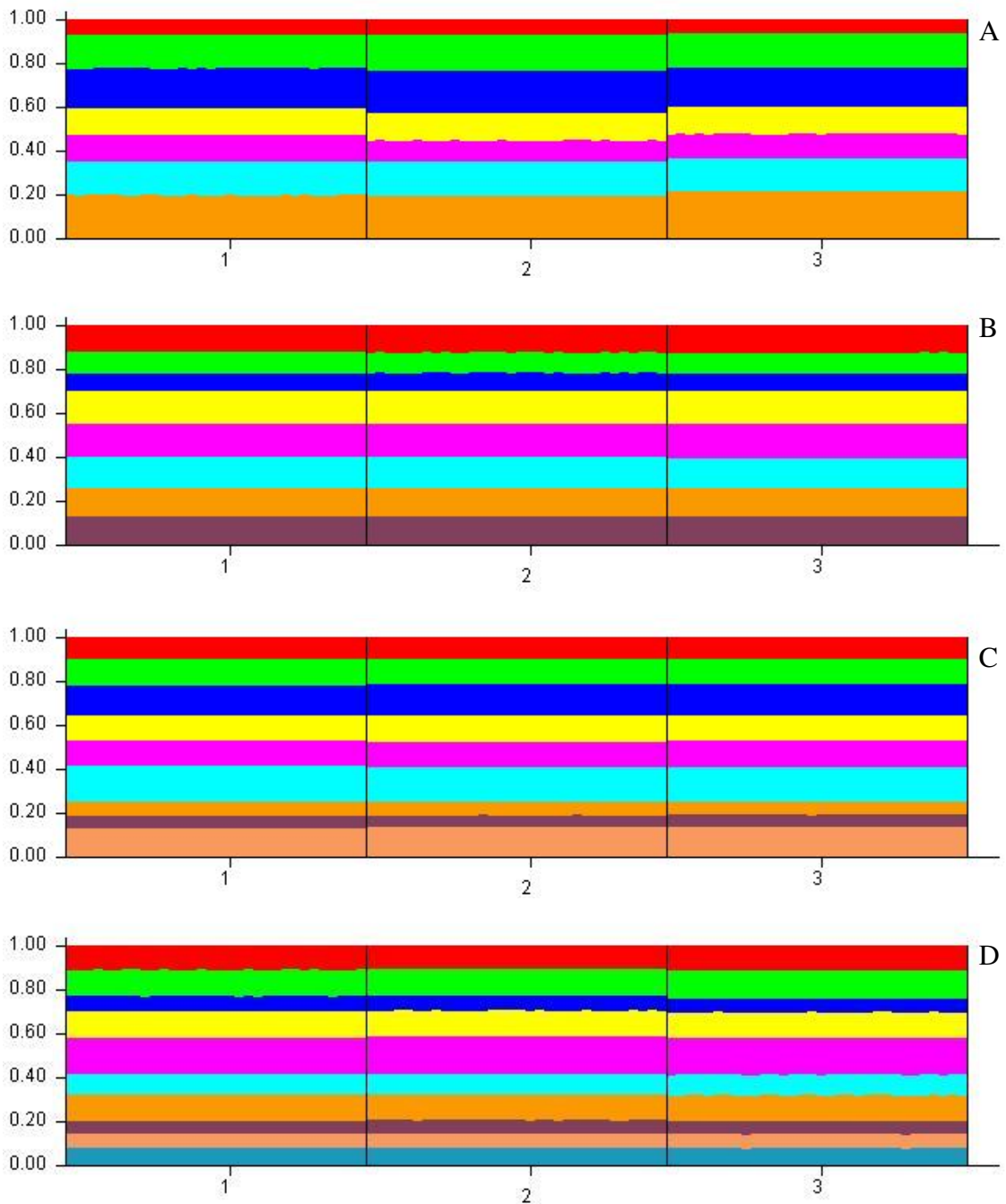
## ANEXOS

### AI. Información de los loci de microsatélites utilizados para *A. mexicanum*.

Nombre del locus	Unidad de repetición	Secuencia del cebador (5'-3')	Tamaño ale
oAMdi1154	(AG) <sub>16</sub>	Fw: GATTGTGCGAGATTGAACTC Rev: CGTCTCCAATAACATCCAC	2
oAMdi1462	(CT) <sub>11</sub>	Fw: CCCATCCGTATTATGAAGTC Rev: TTTGACGTCTTGCTCAG	1
oAMdi1802	(GA) <sub>12</sub>	Fw: CCTCATCATTTAAACCTTGAC Rev: CAAATATTCCACCCATCATG	1
oAMdi1966	(AG) <sub>16</sub>	Fw: GTCCAGATCCAGCCTTAAC Rev: CATGATCAAACCTGACTGGTTAC	2
oAMtri966	(CTT) <sub>13</sub>	Fw: TTATGCTTTGAGGCCTTATC Rev: CTTAACATTGGACCAAGGAG	1
oAMtriDJWN3	(CTT) <sub>15</sub>	Fw: GGTGTTGTGTTGCTGACTTC Rev: GCAGCAATGAATGAGGTAG	1



**AII.** Clusters genéticos para las tres poblaciones de *A. mexicanum* (S1, S2 y S3) cuando  $K=3$  (A),  $K=4$  (B),  $K=5$  (C) y  $K=6$  (D). Cada barra representa a un individuo y cada color un *cluster*.



**AIII.** Clusters genéticos para las tres poblaciones de *A. mexicanum* (S1, S2 y S3) cuando  $K=7$  (A),  $K=8$  (B),  $K=9$  (C) y  $K=10$  (D). Cada barra representa a un individuo y cada color un *cluster*.