

## **Ecological Studies 6**

### **Genetics of Forest Ecosystems**

By Stern – Roche

Traducción Ing. Ftal. Gabriela E. Senisterra

### **III- SISTEMAS GENÉTICOS**

La distribución de la información genética a los miembros de la próxima generación es cumplida en los organismos vivos, por muy diferentes caminos. Las propiedades del instrumento de la distribución de los genes (los cromosomas), determinantes en la evolución de la población, pueden diferir ampliamente, por ejemplo en las posibilidades de almacenamiento de la variabilidad genética, en sus capacidades de producir genotipos particularmente valiosos, alta reproducción vegetativa y en otros caminos. Por esta razón todas las características de un organismo que están relacionadas a estas posibilidades y otras características determinantes de la transmisión y utilización de la información genética en evolución están siendo tratados juntamente en los sistemas genéticos.

#### 1- Conceptos de sistemas genéticos

Darlington (1958), quién desarrolló el concepto de sistema genético (en la primera edición de su trabajo publicado en 1939) realizó un resumen de su evolución. El conocimiento de estos sistemas es básico para el entendimiento del comportamiento de las especies de árboles en sus habitats naturales. Estamos interesados principalmente en esos componentes de los sistemas genéticos que reflejan las peculiaridades de los árboles cuando son comparados con otras plantas. Quizás uno podría groseramente interpretar que el concepto de sistema genético es la contraparte del concepto de nicho ecológico. Esto presenta una base formal para la comparación de ecuaciones ecológicas de diferentes poblaciones; un modelo formal para explicar la respuesta de evolución de la población a los requerimientos de ciertos nichos.

Rieger, Michaelis y Green (1968) resumieron al sistema genético como “alguno de los caminos específicos de organización y transmisión del material genético en organismos pro y eucariotas, los que determinan el balance entre herencia y recombinación de genes y controlan la cantidad y el tipo de combinaciones de genes. La evolución de los sistemas genéticos significa evolución de esos mecanismos produciendo y afectando la variabilidad genética. Los factores que caracterizan un sistema genético incluyen el modo de reproducción, el tipo de dinámica poblacional (crianza, medida, relación de sexo, grado de panmixia), modo de organización cromosómica (información genética total en un grupo de ligamiento o

distribuida en algunos grupos de ligamiento), ciclo cromosómico (meiosis normal en ambos sexos o anormal en uno en el caso de los eucariotas), el índice de recombinación y la presencia o ausencia de polimorfismo genético cromosómico. El sistema genético y sus componentes determinan la habilidad de una población de sobrellevar cambios evolutivos. Cualquier sistema genético está bajo control genético”.

De este modo, el control genético del sistema genético, por ejemplo el control a través de sus propios componentes, facilita la evolución del sistema en sí mismo. El sistema a su vez, habilita a la población como unidad de evolución para traer nuevas adaptaciones o tratar nuevas estrategias adaptativas.

En su definición del sistema genético, White (1954) enfatiza su significación especialmente en la evolución: “Bajo el término de sistema genético nosotros incluimos el modo de reproducción de las especies (bisexual, haploide, etc.), su dinámica poblacional (medida de la población, relación de sexo, grado de panmixia o autofecundación, etc.), su ciclo cromosómico (meiosis normal en ambos sexos o anormal en uno o en ambos), su índice de recombinación, presencia o ausencia de varias formas de polimorfismo genéticos o citológicos en una población natural, y resumiendo, todas esas características que determinan su comportamiento hereditario en períodos de tiempo suficientes para el cambio evolutivo”.

Los componentes del sistema genético que determinan el grado de diferencias genéticas entre las gametas que forman la cigota han sido agrupados juntos dentro del sistema de crianza siguiendo las sugerencias de Darlington y Mather (1949). Dentro de la gran cantidad de formas del sistema genético, el sistema de crianza es, por supuesto, influyente en la determinación de posibilidades evolutivas de la población. Puede ser oportuno, sin embargo, cambiar algunos componentes del sistema de crianza marcarlos como del sistema de apareamiento, por ejemplo esos que son responsables del apareamiento de padres específicos o la fusión de gametas específicas. Tres principales tipos de sistemas de apareamiento pueden ser distinguidos de manera arbitraria como sigue: 1- Apareamiento al azar (ocasionalmente designado como apareamiento en una población panmítica): los individuos de un sexo tienen las mismas posibilidades de aparearse con individuos del otro sexo. 2- Apareamiento genotípico asortativo donde la posibilidad de apareamiento está determinada por el grado de parentesco (apareamiento genotípico asortativo negativo en el caso de cruzamientos controlados; apareamiento genotípico asortativo positivo en el caso de la autofecundación y 3- apareamiento fenotípico asortativo positivo y negativo, donde las características fenotípicas son responsables de la divergencia del apareamiento al azar.

Los componentes del sistema de crianza (incluyendo esos que pertenecen al sistema de apareamiento en el sentido más estrecho) determinan la estructura genética de las poblaciones, en este sentido las poblaciones están caracterizadas por su distribución de genes en individuos de poblaciones locales y sobre todas las subpoblaciones.

Algunos autores utilizan el término de sistema reproductivo, pero su separación de otras divisiones del sistema genético no es siempre claro. Por esta razón la referencia está hecha en solo tres estudios: Wallace(1963) investigó la importancia de la manera de reproducción de una población para evolución y crianza; Thoday (1964) trató la integración de los componentes del sistema reproductivo y Orndruff (1971) aplicó el término sistema reproductivo como sinónimo de sistema de crianza.

Sería interesante comprobar las características especiales de los sistemas genéticos de las plantas superiores con aquellas de los animales superiores. En la próxima sección otra comparación será hecha, especialmente esa entre el sistema genético de árboles forestales y otras plantas superiores. Esto es cuestionable, pese a que esas razones generales fueron muy fructíferas. Una forma de obtener información sería someter dos o más poblaciones

con sistemas genéticos inicialmente muy similares a ambientes diferentes o a la inversa, sometiendo poblaciones con diferentes sistemas genéticos a idénticos o muy similares ambientes y comprobar los efectos sobre los componentes individuales. Estas cuestiones son relevantes, determinan cuales componentes del sistema genético reaccionan y cómo una población encuentra su óptimo sistema de crianza. Cuestiones de esta índole son objeto de la mayoría de los estudios de evolución genética y genética ecológica.

## 2- Principales características de los sistemas genéticas

La literatura relevante alude a la particular situación de los árboles forestales comparados con otras plantas superiores. Esta situación resulta en parte, de las características del ambiente, y en parte de las características de su adaptación, supuestamente, liderando configuraciones especiales de los componentes particulares del sistema genético. Grant (1958), por ejemplo, muestra el rol principal del sistema genético persiguiendo un balance óptimo entre constancia y variabilidad. Mientras otros autores asumen para los árboles forestales un alto índice de recombinación, el cual está determinado por el número de cromosomas y la frecuencia de cruza. Esto puede ser correcto para muchas especies pero no para coníferas que son ampliamente distribuidas. Sax (1932, 1933) encontró frecuencias promedio de 2,3 a 2,5 para bivalentes en pinos y alerces y 2,4 para bivalentes en dos especies de pinos. En todas las especies estudiadas el número de cromosomas es  $n=12$ , dos ambientes y sus correspondientes adaptaciones correspondieron a árboles típicos forestales en todas las características importantes. En estudios similares no se encontró evidencia de muy alta frecuencia de recombinación en angiospermas tropicales. Darlington (1958) espera, generalmente, alta frecuencia de recombinación en especies de larga vida, las que podrían incluir herbáceas perennes y hierbas.

La longevidad ofrece mayores posibilidades de experimentar al producirse una mayor cantidad de semillas. Stebbins (1958) asumió que el sistema genético óptimo de organismos de larga vida se caracteriza por polinización cruzada y alta tasa de recombinación particularmente en hábitats estables. Se espera que poblaciones de tales especies tengan acumulados una gran cantidad de variabilidad genética y probablemente den crecimiento a nuevas líneas filogenéticas. Un cambio extremo en la tasa de recombinación a través de selección es, sin duda, posible.

Schmucksa y Stern (1969) han presentado un resumen de números cromosómicos de coníferas:

Tabla 3. Número de cromosomas en Coníferas

Familia	Género	Nº especies vivas	Nº cromosomas
Pinaceae	Abies	40	24
	Pseudotsuga	7	26, 24
	Tsuga	14	24
	Picea	40	24
	Pseudolarix	1	44
	Larix	10	24
	Cedrus	4	24
	Pinus	90	24
Taxodiaceae	Sequoia	1	66

	Sequoiadendron	1	22
	Metasequoia	1	22
	Taxodium	3	22
	Cryptomeria	1	22
	Cunninghamia	2	22
Cupreaseae	Cupressus	15	22
	Chamaecyparis	6	22
	Thuja	6	22
	Libocedrus	9	22
	Pilgerodendron	1	
	Callitris	20	22
	Juniperus	60	22, 24
Podocarpaceae	Pherosphaera	2	26
	Dacrydium	20	30,24,22,20,18
	Podocarpus	80	38,36,34,26,24, 22,20
Araucariaceae	Agathis	20	26
	Araucaria	15	26

De acuerdo a esta tabla son raros los poliploides en las coníferas. “Verdaderos” poliploides, por ejemplo la multiplicación de un cromosoma básico de un set, aparecen haber ocurrido solamente en *Sequoia* y *Juniperus*. Si esto involucra alopoliploides y autopoliploides, será considerado. No están presentes poliploides en *Pseudolarix*; el cromosoma  $2n=44$  ha surgido a través del rompimiento de cromosomas dirigiendo la distribución de la información genética desde un pequeño número de cromosomas con dos brazos hasta un mayor número con uno solo. Similarmente, en una especie de *Pseutotsuga* con el número haploide  $n=12$ , la información genética de un cromosoma con dos brazos distribuida a dos cromosomas con un brazo dando  $n=13$ . En ambos casos, esto tendrá el efecto de una mayor frecuencia de recombinación, pero como en *Sequoia* y *Juniperus*, la necesidad ecológica de estos cambios no es fácilmente reconocida.

La situación más interesante prevalece en los géneros *Dacrydium* y *Podocarpus*, de la familia de las *Podocarpaceae*, con 20 y 80 especies respectivamente. Los números de las clases de cromosomas son de 18 a 30 y 20 a 38 respectivamente. Investigaciones genéticas ecológicas en estas dos coníferas serían de especial interés. Estas investigaciones podrían explorar la cuestión de cómo especies con mayor número de cromosomas necesitan mayores índices de recombinación. Que esto es problemático está indicado por las 90 especies de *Pinus* con un consistente número de cromosoma  $2n=24$ . Estos ocupan muy divergentes nichos ecológicos, con algunas especies cosmopolitas y otras estrictamente endémicas. Algunas especies son típicas pioneras, otras son miembros de comunidades climax. A despecho de tan variables condiciones, el resultado demanda sobre el sistema de crianza y, por lo tanto, los índices de recombinación no están reflejados en el diferente número de cromosomas. La respuesta de *Pinus* al ambiente, resultado de tan diversas demandas, aparece en un plano diferente. Aún en América Central, el centro aparente de diversidad genética del género, donde muchos escritores esperan el desarrollo continuo de nuevas especies, ningunas diferencias en el número de cromosomas de razas o especies han sido reportados.

La situación en el eucalipto (Pryor, 1959) parece ser similar a la de los pinos de América Central. Los números de cromosomas de algunos cientos de especies australianas de eucaliptos son relativamente constantes, no obstante las especies fueron encontradas en diversas condiciones ecológicas. En contraste, los sauces exhiben, considerablemente, diferentes números de cromosomas entre especies y aún dentro de grupos de especies con desigual números básicos. Sin embargo, el género *Salix* es conspicuo en su frecuente hibridación interespecífica, y su evolución puede, por lo tanto, ser vista en una luz diferente de la del *Pinus* y del *Eucalyptus*. Los autores harían notar aquí que la concepción de la diferente evolución de coníferas o de las diferentes premisas de su evolución, la que ha sido presentada por botánicos de la escuela antigua y ha sido desde entonces repetida en la literatura, no puede ser sostenida de manera objetiva. No hay evidencia para la teoría de que existiendo “viejas” gimnospermas han debilitado su evolutivo potencial, todo lo contrario, ellas aún ocupan una gran área y posiciones seguras en ecosistemas estables o sucesiones.

En algunos árboles forestales, existen series de poliploides que deben ser interpretadas como diferentes especies o razas de la misma especie. Aún no se han aprovechado estos resultados. Un ejemplo es el género *Betula*, con números de cromosomas oscilando entre  $2n = 28$  a  $2n = 112$ , ejemplo de diploides a especies octaploides o poblaciones. Aquí también la necesidad de un mayor índice de recombinación en los nichos ecológicos de las especies o poblaciones no es clara. Por ejemplo, *Betula alleghaniensis* es hexaploide. Es una especie del climax forestal y pertenece a una sección taxonómica en la que los miembros generalmente ocupan posiciones climaxicas o cercanas al climax. Otras especies de esta sección, por ejemplo *Betula maximowicziana*, son diploides.

Las investigaciones de frecuencias de polimorfismos cromosomales son de interés aquí. Es ahora reconocido que el polimorfismo de estructuras cromosomales puede contribuir ampliamente en el complejo valor adaptativo de las poblaciones; las inversiones son particularmente importantes en este aspecto. Desde el clásico estudio de Dobzhansky y Epling (1944), los polimorfismos cromosomales han sido usados como marcadores genéticos una y otra vez (en lugar de genes únicos que fueron identificados en solo casos raros). Los autores descubrieron frecuencias clinales de inversión de polimorfismo en *Drosophila obscura* y especies relacionadas indicando ventajas adaptables de ciertas especies. La voluminosa literatura resultante sobre este tópico no puede ser considerada en este extracto. En esencia, sin embargo, confirma la interpretación dada por Dobzhansky y Epling que han hecho un resumen del punto de vista que es de interés aquí. Beadmore mostró que poblaciones heterocigotas con polimorfismos cromosomales producen una mayor biomasa, la que puede ser de interés para el silvicultor, muchos ejemplos son aprovechables para la frecuencia de los avances adaptables consultados sobre especies por medio de nueva inversión de polimorfismo. En la literatura sobre coníferas encontramos que el polimorfismo de los cromosomas es sorprendentemente frecuente en este grupo. En *Pinus radiata* se encontró que muchos de los árboles normales investigados exhibieron irregularidades en la meiosis.

Si el lector quiere recordar, las transmutaciones constituyen blocs de genes, por ejemplo supergenes, el loci que no puede ser desguazado por sobrecruzamiento, en efecto, ellos son considerados unidades de recombinación, no obstante alelos diferentes pueden ser obtenidos entre el segmento invertido después que la transmutación del polimorfismo es establecida. Si a nosotros se nos permite una comparación con otras especies, nosotros diríamos que esa transmutación de polimorfismo parece ser más frecuente en algunas coníferas que lo reportado en otras especies del reino animal o vegetal. Pero lo que esta comparación da a entender en un sentido relativo no es conocida.

Ciertamente, las investigaciones de los mejoradores de especies forestales, indican una inmensa variabilidad en muchas especies forestales comunes, y los índices de recombinación y otras características no están en oposición a una esperada y gran variación. No obstante, estas investigaciones no permiten conclusiones tales como han sido dibujadas por algunos autores. La dificultad es encontrar o desarrollar material en especies de árboles forestales para comparar elementos del sistema genético. Por estas razones la siguiente discusión será limitada a algunos aspectos bien conocidos de los sistemas genéticos de árboles forestales, particularmente sus sistemas de crianza, y a la comparación de diferentes especies. Con respecto a una detallada discusión de la evolución del cromosoma en plantas superiores la lectura se atribuye a Stebbins (1960)-

Uno de los primeros problemas es la autoesterilidad, la que es muy común en el reino vegetal y está sobreentendida en angiospermas, especialmente, como autoincompatibilidad (entre estigma y polen de la misma planta). Esto ha sido investigado en muchas especies. Hagman (1970) muestra como el sistema de autoincompatibilidad opera en *Alnus glutinosa* y *Alnus incana*. El crecimiento del tubo de polen está retardado. El mismo sistema es a menudo, responsable en la incompatibilidad de especies como también, y probablemente, entre esas dos especies. En un estudio previo el mismo autor proporciona una revisión de tipos de autoincompatibilidad y autoesterilidad de otras especies de árboles, presentando una monografía de autoincompatibilidades en *Betula pendula* y *Betula pubescens*. Stern (1963) trabajando con *Betula pendula* y Cram (1952) trabajando con *Carayana arborescens*, encontró sistemas similares; en ambos casos cruza controladas demostraron la muy conocida autoincompatibilidad locus S con muchos alelos. Hay suficientes ejemplos que indican la desaparición de autoincompatibilidad donde la polinización cruzada está en desventaja, como es el caso de *Theobroma cacao* o *Hevea*. Consecuencias en la población comprometida se esperan sean las mismas que en las otras especies de plantas superiores.

La posibilidad de desviación de un tipo de apareamiento a otro es probable en todas las poblaciones abiertas. Es sabido que una rápida selección puede producir líneas autoincompatibles en especies con polinización cruzada y como existe mucha variación en árboles con autoesterilidad. El gran número de alelos S puede resultar de altas tasas de mutación. Bateman estimó el número de alelos S variando de 115 a 442 en trébol rojo. Cope identificó solamente 5 alelos S en *Theobroma*, esto no es necesariamente una indicación de diferencias en el sistema de autoincompatibilidad de estas especies. La frecuencia de este fenómeno de autoincompatibilidad en las angiospermas (East, 1940, tuvo conocimiento de aproximadamente 3000 especies de angiospermas autoincompatibles), y el suceso logrando autoincompatibilidad por medio de simple selección indican que aún las especies longevas de árboles pueden cambiar de uno a otro tipo de apareamiento en un tiempo relativamente corto.

Un buen ejemplo de *Eucalyptus tereticornis* apoyando esta visión está dado por Vankastesh (1971). Esta especie es, generalmente, de polinización cruzada como otros eucaliptos, pero la estructura floral en un árbol fue diferente forzando la cleistogamia.

Langner, trabajando con *Picea* y Fowler con *Pinus resinosa* obtuvieron resultados que pueden ser interpretados como un retorno a la autofertilización. *Picea omorica* es una especie endémica de Serbia, existiendo en una muy pequeña área con baja densidad de población, la que trasmite una corta oferta de polen extraño, *Pinus resinosa* se regenera después de los fuegos por semillas de árboles únicos. Aquí, también, la pequeña cantidad de polen aprovechable puede explicar la situación.

El sistema de autoesterilidad de las coníferas (distinguidas en esta terminología de sistema de autoincompatibilidad de angiospermas y otras plantas) ofrece algunas facetas interesantes que no son interesantes en angiospermas. En el Abeto douglas se demostró que la

autoesterilidad de las coníferas resulta del colapso del embrión después de la autofertilización. De este modo la autofertilización no está impedida como en los sistemas de incompatibilidad prezigótica, pero los embriones resultantes de la fecundación (selfing) son eliminados en la fase postzigótica. Se sugirió que ese colapso del embrión después de la fertilización (selfing) es causado por alelos letales embrionicos y se demostró en un estudio que los equivalentes letales se tornan efectivos tan temprano como el estado embrionario y son por lo tanto responsables de la esterilidad.

Similares mecanismos de esterilidad postzigótica son también conocidos en otras especies, por ejemplo las angiospermas y en árboles como *Theobroma cacao*. En este caso, sin embargo, la autoincompatibilidad parece existir entre embriones resultando de fertilización (selfing) y de los tejidos que los rodean. Alelos S existen y uno podría designar este proceso como autoincompatibilidad postzigótica.

Un segundo rasgo del sistema de apareamiento de coníferas es la presencia de la llamada cámara de polen. Inicialmente el polen es atrapado por una gota de fluido en el frente de esta cámara, y tan pronto como el fluido desaparece el polen es arrastrado y llevado dentro de la cámara. Esta cámara tiene una capacidad limitada de recorrido de 2 o 3 en scots pine y de 4 a 7 en norway spruce. Con polen acrecentado suministrado y una tasa segura de autopolinización, la posibilidad de polinización cruzada se incrementaría. Con tasas de autopolinización de 0.1, 0.2, 0.3 y 0.4 estas proporciones, simultáneamente indicarían la parte de autofertilización si toda la cámara de polen tuvo capacidad de un único grano de polen. Con la capacidad aumentada de la cámara de polen y la densidad del polen se produce un rápido cambio (ver tabla 4 a y b).

Las figuras de las tablas 4 a y b no son más que justamente estimaciones aproximadas, pero indican que la tasa efectiva de fecundación depende de la capacidad de la cámara de polen y de la densidad del polen, ambas cantidades variables, más la cantidad de polen propia del árbol. King (1970) realizó cruza con *Picea glauca* usando varias mezclas de polen propio y ajeno, con contribuciones del polen propio del árbol en cantidad de 0, 12, 50, 90 y 100%. Aumentando las proporciones del polen del árbol se redujo la proporción de semilla llena y se retardó el crecimiento del epicótilo. Por lo tanto, resultados como estos también dependen de la cantidad de polen ofrecida por la flor masculina individual. En angiospermas las premisas difieren como resultado de la capacidad de capturar polen y las posibilidades del sorteo prezigótico del polen propio y del ajeno. La proporción de polen ajeno en la nube de polen circundando la corona de los árboles de las coníferas ha sido estimada por varios investigadores. Al menos algunos ejemplos típicos serán dados. Sarvas estimó el porcentaje de polen propio en las coronas de floraciones masculinas de Scot pine como lo realizado en un recorrido de 27 – 37 promediando 26. Estas figuras son válidas en grandes rodales de Scot pine en Finlandia. En diferentes condiciones el porcentaje de polen propio puede ser más grande. Se demostró que la cantidad de polen propio excedió grandemente al polen extraño en ejemplos dados por Doyle. Stern encontró una tasa de recorrido de 0 a 82 %. Los valores mostrados en la figura 12, estimados en un rodal de la región de Lüneburg Heath y en otro pequeño rodal de pinos aislados cerca de Hannover están en el mismo orden. Los resultados de estos experimentos son representaciones de otras situaciones similares.

La única evaluación convincente de la influencia de la posición de conos femeninos y masculinos sobre autopolinización fue hecha por Fowler (1965). Los estróbilos masculinos se ubican en la parte más baja de la corona, los femeninos en la parte superior. Los resultados de Fowler están presentados en la figura 13. Ellos indican que una corona larga reduce drásticamente la autopolinización-

En la polinización por el viento la floración, masculina y femenina, varía en respuesta a los factores genéticos y ambientales; no obstante, existe una necesidad de limitar el proceso en un corto tiempo. Puesto que el período principal de vuelo de polen es, a menudo, breve de unos pocos días, relativamente pequeñas diferencias en datos principales de floración masculina y femenina de un árbol podrían ser suficiente para reducir la tasa de polinización drásticamente. Sarvas reporta observaciones realizadas en *Pinus sylvestris* en Finlandia. El árbol investigado por él es claramente proterogineo, pero las flores femeninas, usualmente no se cierran antes de que el vuelo del polen sea terminado. (Ver figura 14).

Los resultados experimentales reportados aquí sobre este punto indican: que la tasa de fecundación no puede ser correctamente estimada por estudios del vuelo de polen; y que la influencia de muchos factores, los que a menudo cambian de un año a otro, no pueden ser estimados con un grado general de validez. No obstante, en muchos experimentos con Scot pine y Norway spruce, las relaciones no han sido adecuadamente investigadas aún en estas especies, particularmente la divergencia ambiental inducida alrededor de los valores medios.

Los árboles forestales son, a menudo, objeto de investigación de naturaleza experimental y esto se ve con respecto a los sistemas de apareamiento. Estudios detallados de esta clase de, hechos en otras especies de plantas, los que a menudo, incluyen todos los componentes del sistema de crianza, son aún escasos (Ver Vasek 1964).

Experimentos usando genes marcadores producirían información más digna de confianza en la valoración actual de autofertilización que la valoración en experimentos de autopolinización, los que no necesariamente permiten conclusiones confiables para las razones mencionadas. Squillace trabajó en *Pinus elliottii* con mutantes raros de clorofila que resultaron de autocruzamientos de árboles en un rodal, estimó que la tasa de autofertilización era del 6%. Koski, quien basó sus estudios en mutantes de clorofila y sobre otros datos calculó una tasa de autofertilización en *Pinus sylvestris* de 9%. Sarvas concluyó, que a pesar de un promedio de autofertilización de 26%, la tasa de autofertilización fue de solo 7% (porcentaje del resultado de semillas llenas de autofertilización). Barnes demostró en experimentos con polen mezclado de *Pinus monticola* que a pesar de la incompatibilidad una parte de los embriones resultado de la autopolinización sobrevivieron la competición. Pero estos experimentos, aunque llegando cerca del propósito de estimación de la efectiva tasa de autofertilización, no son totalmente satisfactorios. Como muchos autores indican, las figuras dadas nos dicen muy poco sobre el rol actual que esas semillas y retoños en el juego de la autofecundación en la naturaleza en subsiguientes etapas. Uno puede asumir que la mayoría de ellos no reproducirán por las drásticas depresiones de endocría observadas en las coníferas, con excepción de unas pocas especies que han sido mencionadas,

Con esto en mente, los sistemas de apareamiento de nuestras coníferas podrían ser descriptos en general como un sistema que obliga la fertilización cruzada. La cuestión relacionada a endogamia es, luego, aplicable solamente a **DRIPT** genético. Los autores están a favor de esta posición.

La literatura refleja alguna confusión considerando la fuerza de los componentes del sistema de apareamiento de Scot pine. Esto es, por lo tanto, probablemente útil para clasificar estos componentes una vez más, a pesar de que la realización de esta clasificaciones son problemáticas. La razón principal de hacer esto es determinar la significancia de la autofertilización en la estructura genética de las poblaciones de Scot pine. Este problema ha sido considerado en varios niveles, en teoría y en experiencias.

1. Fases prezigóticas
  - a. La proporción del propio polen



La probabilidad de autofertilización está determinada por la probabilidad que una selección al azar de grano de polen alrededor de la corona de un árbol es derivada del árbol por sí mismo. Esta probabilidad en Scot pine es aproximadamente 26% (Savas 1962) o puede variar al 82 % (Stern 1972)

b. La proporción de autopolinización

Esto indica la probabilidad que cualquier grano de polen en una cámara de polen elegida al azar, originada en el mismo árbol. La proporción de autopolinización y de propio polen no son idénticas por causas de la intervención a través de protoginia combinada con diferencias individuales en datos de floración masculinas y femeninas en el espacio de la corona. El proceso floral puede ser de variable significación en diferentes especies de pinos o de diferentes géneros de coníferas. Por ejemplo árboles nórdicos de especies de *Pinus sylvestris* tienen corona larga con una distinta diferenciación en zonas con predominancia de flores masculinas y femeninas; en especies del sur con coronas en forma de sombrilla pueden carecer de tal diferenciación. En este género también pueden considerarse sobrelapados períodos de floración masculinos y femenino

c. La proporción de autofertilización

Esto indica cuantos huevos en un óvulo son fertilizados por el propio polen del árbol. Mecanismos reguladores de competición entre polen propio y ajeno pueden volverse efectivos aquí. Todo lo conocido sobre este asunto indica que diferencias en la proporción de autopolinización y proporción de autofertilización son inexistentes (en contraste con las angiospermas)

2. Fases postzigóticas

a. La proporción de semillas con embriones siguiendo a la autofertilización.

El embrión colapsa la autofertilización (debido a genes incompatibles o letales) reduciendo la proporción de semillas con embriones de autofertilización comparados con tasa inicial de autofertilización. El colapso del embrión puede ser relacionado con la competición entre embriones del mismo óvulo.

b. La proporción de los miembros de la población, componentes de reproducción, siguiendo la tasa efectiva de autofertilización.

Esta es la proporción de individuos en la reproducción de la población que se originó por autofertilización. Estas fases 1 a 2 a incluyen un número aumentado de barreras que deben ser superadas por individuos autopolinizados antes que ellos participen en la reproducción de la población. La última barrera (2 b) es también importante y resulta de la depresión de la endocría de las plantas que surgen de la autopolinización. Experimentos publicados sobre selfing de coníferas indican una gran depresión inbreeding en la mayoría de las especies. Las excepciones son en menor número de especies que ocupan nichos ecológicos muy especiales y solamente es esta instancia es la tasa efectiva de autofertilización de toda importancia en la estructura de la población. En la mayoría de los casos se considera inmaterial.

Esta revisión indica que nuestro conocimiento de los sistemas de apareamiento de esas especies de árboles han sido estudiados en forma limitada. De este modo la escasez de información sobre otras especies no es sorprendente. Esto es desafortunado, particularmente con respecto a las especies de árboles tropicales y subtropicales. Estudios de este grupo podrían proveer un ímpetu a las investigaciones en zonas de temperatura boreal como también donde la especificación de los problemas impide un avance en áreas más generales. Hay, por supuesto, algunas excepciones, tales como las investigaciones dirigidas con *Hevea* y *Theobroma*, pero estos géneros pueden no ser típicos de este grupo.

