

VARIABILIDAD GENÉTICA Y RELACIONES EVOLUTIVAS ENTRE VARIEDADES DE ALCAPARRA

Por

- *D. López Alonso
- *I. Rosales Romero
- *A. Jiménez Viola
- *L. Pascual Reguera

INTRODUCCION

La alcaparra o tapanera (*Capparis spinosa*) es utilizada en la alimentación desde muy remotos tiempos. Se ha llegado incluso a decir que la presencia de *Capparis spinosa* en la parte occidental de la región mediterránea es con carácter subespontáneo, habiéndose extendido desde el Cercano Oriente con el hombre debido a su cultivo (Zohary, 1960). Durante los últimos años se ha producido un auge de su cultivo en España estableciéndose numerosas plantaciones. La mayoría de los planteles se establecieron a partir de plántulas obtenidas de semillas, si bien en las Baleares, las plantaciones proceden de reproducción vegetativa (comunic. pers.). Todo esto generó un interés en torno a la alcaparra (Luna Lorente, 1984) aflorando diversas cuestiones. Una de estas cuestiones fue el desconocimiento casi total respecto de la taxonomía: no se tenía una idea clara acerca de las variedades existentes aunque se hablaba de hasta siete variedades en las islas Baleares.

En la literatura científica las cosas no estaban mucho más claras. Nos encontramos con un abigarrado número de especies y subespecies del género *Capparis* en la región mediterránea (Zohary, 1960; Maire, 1965; Blakelock y Townsed, ?; Jafri, 1977), con denominaciones idénticas para taxones con descripciones morfológicas diferentes, con descripciones idénticas y nombres latinos diferentes y con la descripción de *Capparis spinosa* como un arbusto de hasta 1,5 m de altura (Maire, 1965; Paiva, 1972) cuando difícilmente sobrepasa un porte de medio metro. Flora Europaea siguiendo un criterio conservador admite sólo dos especies: *Capparis spinosa* y *Capparis ovata* y una subespecie: *Capparis spinosa* var. *inermis*.

Por otra parte, numerosas poblaciones silvestres de alcaparra estaban siendo destruidas debido a la extensión de otros cultivos. La acción concurrente de este hecho, junto con la implantación de cultivos de riqueza genética desconocida, nos planteó la pregunta de si no se estarían erosionando los recursos genéticos de esta especie.

*Departamento de Biología Animal, Ecología y Genética del C.U. de Almería.

El gel era preparado del modo usual (Brewer, 1970) con 425 c.c. de solución tampón y 40-42 g de almidón hidrolizado para electroforesis preparado por nosotros con la técnica de Moretti et al. (1957).

SOLUCIONES TAMPON

Los sistemas de soluciones tampón o amortiguadoras utilizados fueron los siguientes:

1) **LiOH** (Selander et al., 1971)

Solución A

0,03 M de hidróxido de litio

0,19 M de ácido bórico

Solución ajustada a pH 8,1.

Solución B

0,05 M TRIS

0,008 M de ácido cítrico

Solución ajustada a pH 8,4.

Para el gel se mezclan las soluciones A y B en la proporción 1:9. Para las cubetas de los electrodos se usa la solución A.

2) **Histidina** (modificado de Brewer, 1970)

Solución gel

0,005 M de histidina hidrociorhídrica

Solución electrodos

0,097 M de citrato sódico

Solución ajustada a pH 8,0 con ácido cítrico 0,41 M.

TECNICAS DE TINCION

Los sistemasa enzimáticos analizados han sido los siguientes:

ADH (alcohol deshidrogenasa; modificada de Selander et al., 1971)

3 ml de etanol

2 ml de solución al 1% de NAD

0,5 ml de solución al 1% de MTT

0,5 ml de solución al 1% de PMS

1 ml de solución 0,1 M de Cl_2Mg

50 ml de solución 0,2 M de TRIS-CIH a pH 8,0

PGI (fosfogluco-isomerasa; modificada de Selander et al., 1971)

20 mg de fructosa-6-fosfato

- 1 ml de solución al 1% de NADP
0,5 ml de solución al 1% de MTT
0,5 ml de solución al 1% de PMS
1 ml de solución 0,1 M de Cl_2Mg
50 ml de solución 0,1 M de TRIS-ClH a pH 8,0
20 u. de glucosa-6-fosfato deshidrogenasa
- PGM** (fosfogluco-mutasa; modificada de Selander et al., 1971)
250 mg de glucosa-1-fosfato
1 ml de solución al 1% de NADP
0,5 ml de solución al 1% de MTT
0,5 ml de solución al 1% de PMS
1 ml de solución 0,1 M de Cl_2Mg
50 ml de solución 0,1 M de TRIS-ClH a pH 8,0
20 u. de glucosa-6-fosfato deshidrogenasa
- 6-PGD** (6-fosfogluconato deshidrogenasa)
20 mg de ácido 6-fosfocluónico
1 ml de solución al 1% de NADP
0,5 ml de solución al 1% de MTT
0,5 ml de solución al 1% de PMS
1 ml de solución 0,1 M de Cl_2Mg
50 ml de solución 0,1 M de TRIS-ClH a pH 8,0
- EST** (esterasas; Gottlieb, 1974)
20 mg de alfa-naftil acetato
20 mg de beta-naftil acetato
30 mg de Fast Garnet GBC
2 ml de acetona
50 ml de solución 0,1 M de fosfato a pH 6,8

RESULTADOS Y DISCUSION

CONTROL GENETICO DE LA ACTIVIDAD ESTERASA

Para el sistema EST en los geles observamos una única zona de actividad apareciendo dos movilidades y siendo los fenotipos electroforéticos mono o dibandeados (figura 3). Por tanto atribuimos el control genético de este sistema a un único locus génico con dos alelos que denominamos EST^a y EST^b que codifica para un enzima monomérico.

Las poblaciones mallorquinas están fijadas para el alelo EST^a que es el único presente en ellas.

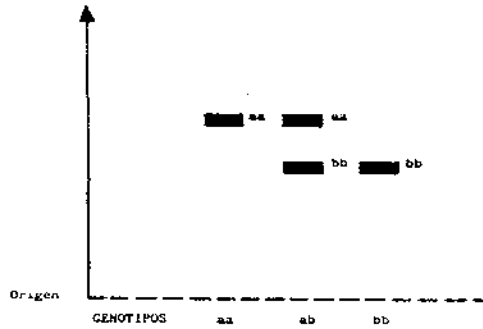


Figura 3.— Fenotipos electroforéticos de los distintos genotipos para EST.

CONTROL GENETICO DE LA ACTIVIDAD PGI

En los geles se observan dos zonas diferenciadas de actividad PGI cuyo control atribuimos a dos loci génicos que denominamos PGI-1 y PGI-2.

La zona de actividad controlada por el gen PGI-1 aparece como débilmente polimórfica resolviéndose con poca claridad por lo que este locus no se incluye en los análisis posteriores.

En la zona de actividad controlada por el gen PGI-2 los fenotipos electroféticos son mono o tribandeados, comportamiento típico de los enzimas diméricos. Aparecen cuatro movilidades principales que corresponden a los cuatro alelos que presenta este gen y que denominamos: PGI-2^a, PGI-2^b, PGI-2^{b'} y PGI-2^c (figura 4).

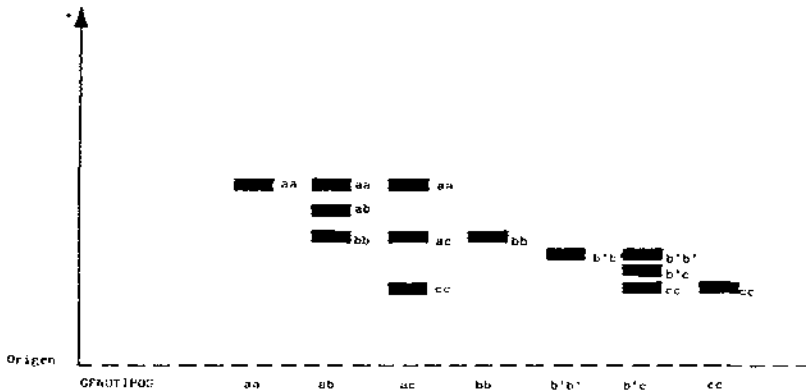


Figura 4.— Fenotipos electroforéticos para los distintos genotipos de PGI-2. Al lado de cada banda se indica la naturaleza homo- o heterodímera.

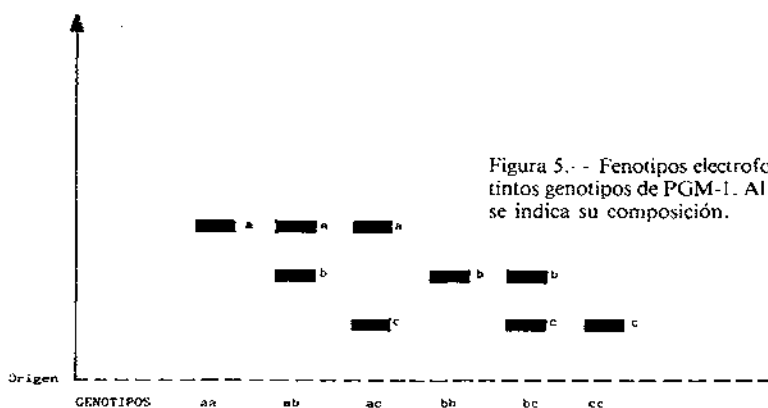


Figura 5. - Fenotipos electroforéticos para los distintos genotipos de PGM-1. Al lado de cada banda se indica su composición.

CONTROL GENETICO DE LA ACTIVIDAD PGM

Hemos encontrado dos zonas de actividad PGM cuyo control genético atribuimos a dos loci génicos denominados PGM-1 y PGM-2. La zona controlada por el gen PGM-2 no está presente en las poblaciones peninsulares y en las mallorquinas se resuelve con poca claridad por lo cual no se incluye este gen en los análisis posteriores.

En la zona de actividad controlada por el gen PGM-1 aparecen tres movilizaciones siendo los fenotipos electroforéticos mono o dibandeados por lo que pensamos que este gen presenta tres alelos denominados PGM-1^a, PGM-1^b y PGM-1^c y codifica para un enzima monomérico (figura 5).

CONTROL GENETICO DE LA ACTIVIDAD ADH

Una única zona de actividad ADH aparece en los geles, presentándose hasta un total de tres bandas. Los fenotipos individuales son mono o tribandeados, comportamiento típico de enzimas diméricos (figura 6). Pensamos que la actividad ADH está controlada por un gen dialélico cuyos alelos denominamos ADH^a y ADH^b. El enzima sería un dímero como se desprende de nuestros resultados y como es habitual en otras especies de plantas. Debido a que esta actividad en nuestro material sólo se presenta en semillas y dado que, no disponíamos de muestras de semillas de todas nuestras poblaciones, no incluimos este gen en los análisis posteriores.

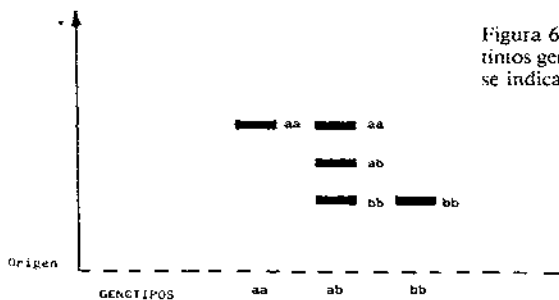


Figura 6. — Fenotipos electroforéticos de los distintos genotipos para ADH. Al lado de cada banda se indica su composición homo- o heterodímera.

CONTROL GENETICO DE LA ACTIVIDAD 6-PGD

En los geles aparecen dos zonas de actividad diferenciada cuyo control atribuimos a dos loci génicos denominados 6-PGD-1 y 6-PGD-2. Para ambos genes todos los individuos analizados presentan una única banda de modo que ambos genes son monomórficos.

Todas las hipótesis de herencia mendeliana enunciadas para estos sistemas isoenzimáticos han sido comprobadas mediante los correspondientes análisis de progenie.

VARIABILIDAD GENETICA

Hemos evaluado la variabilidad genética existente dentro de las poblaciones con diversos estimadores:

- Diversidad genética o heterocigosidad esperada por panmixia (H).
- Número medio de alelos por locus (A).
- Heterocigosidad observada (H_{obs}).

Todos ellos nos proporcionan una idea acerca de la riqueza genética contenida en las poblaciones.

Nuestra estima media de la diversidad genética es 0,2034. El número medio de alelos por locus oscila entre 1,4 y 1,8 con media de 1,63.

La variabilidad genética intrapoblacional en plantas ha sido revisada y resumida de varias publicaciones recientes (Brown, 1979; Hamrick et al., 1979; Gottlieb, 1981; Hamrick, 1983); en todos los casos se ha puesto de manifiesto la importancia fundamental del sistema de cruzamiento. Existen grandes diferencias entre plantas autógamias y alógamas respecto de la diversidad genética media (0,001 versus 0,086; Gottlieb, 1981). En principio nuestra estima de H parece discrepar excesivamente. No obstante, hay que tomar en consideración que los casos revisados por Gottlieb (1981) son fundamentalmente especies herbáceas que han sido las más estudiadas, mientras que en los estudios más recientes sobre Coníferas, se han detectado valores de diversidad genética muy superiores (Yeh & O'Malley, 1980; Guries & Ledig, 1982; Wheeler & Guries, 1982).

Hamrick et al. (1979) y Hamrick (1983) han estudiado las características de las especies que pueden contribuir al mantenimiento de altos niveles de variabilidad; en la tabla 1 presentamos las medias de la diversidad genética (H) y del número medio de alelos por locus (A) para plantas con similares características biológicas que *Capparis spinosa*. Comparativamente con estos datos, nuestras estimas de variabilidad son moderadamente elevadas, encajando bien dentro de esos valores.

La mayor discrepancia es con la media para especies de hábitat xérico con $H = 0,048$ y $A = 1,11$, carácter que, por otro lado, no parece tener ninguna

Tabla 1

Estimas medias de los parámetros de variabilidad genética en plantas de características biológicas similares a *Capparis spinosa*

	A	H
Dicotiledóneas	1'46	0'133
Amplia distribución	1'58	0'120
Perennes de larga vida	2'07	0'267
Reproducción sexual	1'63	0'135
Predominantemente alógamas	1'85	0'185
Polinización animal	1'55	0'130
Dispersión de semillas por ingestión por animales	1'43	0'132
Habitat xérico	1'11	0'048
Cultivada y silvestre	1'75	0,209

(Datos tomados de Hamrick et al., 1979)

correlación con los niveles de variabilidad (Hamrick et al., 1979). En cambio hay una serie de factores que se sabe están correlacionados con la variabilidad genética como son la amplia distribución, alta fecundidad, alogamia y largo tiempo de generación (Hamrick et al., 1979 y Hamrick, 1983) todos los cuales están presentes en *Capparis spinosa*. La combinación de estos caracteres tiende a retardar la pérdida de variabilidad causada por la deriva genética y además promueve la adquisición de nuevas variantes a través del flujo genético dentro y entre poblaciones (Wendel y Parks, 1985; Hamrick et al., 1979) y entre generaciones.

Hemos estimado también la heterocigosidad real u observada que es la presente en las poblaciones en el momento en que se hace el estudio (tabla 2).

Tabla 2

HETEROCIGOSIDAD OBSERVADA

locus	H _{obs}
EST	0'2327
PGI-2	0'4644
PGM-1	0'2811
media*	0'1956

* Considerando dos loci monomórficos.

La heterocigosidad media observada es 0,1956. La proporción observada de heterocigotos es enormemente mayor a la que presentan especies vegetales autó-gamas que dado su sistema de fecundación presentan valores cercanos a 0 siendo la media para este tipo de plantas de 0,001 (tabla 3).

Tabla 3
Estimas de la heterozigosidad media observada
en poblaciones de plantas autó-gamas

Especies	Hobs
AUTOGAMAS:	
<i>Chenopodium atrovirens</i>	0
<i>C. desiccatum</i>	0
<i>C. hiens</i>	0
<i>C. incognitum</i>	0
<i>C. leptophyllum</i>	0
<i>C. pratericola</i>	0'001
<i>Clarkia franciscana</i>	0'008
<i>Hordeum spontaneum</i>	0'003
<i>Limnanthes floccosa</i>	
ssp. <i>californica</i>	0
ssp. <i>grandiflora</i>	0
ssp. <i>pumila</i>	0'002
ssp. <i>bellingieriana</i>	0
ssp. <i>floccosa</i>	0
<i>Lycopersicon cheesmanii</i>	0
<i>L. parviflorum</i>	0
<i>Phlox cuspidata</i>	0'008
<i>Stephanomeria exigua</i>	
ssp. <i>macrocarpa</i>	0'002
<i>S. malheurensis</i>	0'001
<i>S. paniculata</i>	0
<i>Tragopogon dubius</i>	0'001
<i>T. porrifolius</i>	0'001
<i>T. pratensis</i>	0
<i>Typha domingensis</i>	0
<i>T. latifolia</i>	0
<i>Xanthium strumarium</i>	
ssp. <i>cavanillesii</i>	0
ssp. <i>chinense</i>	0
ssp. <i>italicum</i>	0'005
ssp. <i>pennsylvanicum</i>	0
MEDIA	0'001

(Datos tomados de Gottlieb, 1981)

Comparada nuestra estima de heterocigosidad observada con la estimada en otras plantas alógamas resulta muy superior a la mayoría de éstas. Según esto podríamos pensar que nuestra estima es sesgada o errónea, pero prácticamente todas las plantas alógamas estudiadas son especies herbáceas anuales. *Picea abies* que es una gimnosperma leñosa presenta un valor de 0,37 muy superior al nuestro, en tanto que, *Camellia japonica* que es una angiosperma leñosa —como *Caparis spinosa*—, presenta un valor semejante al nuestro (tabla 4).

Tabla 4

Estimas de la heterozigosidad media observada
en poblaciones de plantas alógamas

Especies	Hobs
ALOGAMAS:	
<i>Clarkia rubicunda</i>	0'110
<i>Gaura demareei</i>	0'050
<i>G. longiflora</i>	0'074
<i>Liatris cylindracea</i>	0'057
<i>Limnanthes alba</i>	
ssp. <i>alba</i>	0'081
ssp. <i>versicolor</i>	0'094
<i>L. gracilis</i>	
ssp. <i>gracilis</i>	0'086
ssp. <i>parishii</i>	0'056
<i>L. montana</i>	0'034
<i>Lycopersicon chmielewski</i>	0
<i>L. pimpinellifolium</i>	0'074
<i>Oenothera argillicola</i>	0'080
<i>O. hookeri</i>	0
<i>O. organensis</i>	0'023
<i>Phlox drummondii</i>	0'052
<i>P. roemariana</i>	0'046
<i>Picea abies</i>	0'370
<i>Pinus ponderosa</i>	0'138
<i>Silene maritima</i>	0'140
<i>Stephanomeria exigua</i>	
ssp. <i>carotifera</i>	0'092
ssp. <i>coronaria</i>	0'150
MEDIA	0'086
(Datos tomados de Gottlieb, 1981)	
<i>Camellia japonica</i>	0'230

Observamos, por tanto, que dentro de las poblaciones de *Capparis spinosa* existe un nivel alto de variabilidad, el cual parece que puede ser explicado convenientemente por las características biológicas de esta especie. Al mismo tiempo el gran nivel de heterocigosidad esperada y el exceso de heterocigotos para PGI-2 nos hacen pensar que puede haber también factores selectivos implicados en el mantenimiento del polimorfismo proteico.

Teniendo en cuenta la gran variabilidad genética detectada en las poblaciones de *Capparis spinosa* no parece que se esté produciendo ninguna erosión de los recursos genéticos de esta especie por causa de la acción humana.

AJUSTE AL EQUILIBRIO HARDY-WEINBERG

El ajuste al equilibrio Hardy-Weinberg es medido por los estadísticos F_{IS} y F_{IT} de Wright. Ambos toman valores entre -1 y +1 correspondiendo los valores negativos a un exceso de heterocigotos, el 0 a un ajuste perfecto al equilibrio Hardy-Weinberg y los valores positivos a un déficit de heterocigotos. La diferencia entre ellos es que mientras que F_{IS} mide el ajuste al equilibrio H-W dentro de cada población, F_{IT} considera todas las poblaciones como una sola.

Nuestros cálculos de F_{IS} (tabla 5) denotan una desviación significativa respecto del equilibrio H-W en los tres loci polimórficos estudiados. Mientras que en el locus PGI-2 observamos un exceso de heterocigotos con $F_{IS} = -0,1993$, los loci EST y PGM-1 presentan un déficit de los mismos más marcado en PGM-1 ($F_{IS} = 0,2194$) que en EST ($F_{IS} = 0,1372$).

Tabla 5

ESTADISTICOS F DE WRIGHT

locus	F_{IS}	F_{IT}
EST	0'1372	0'2771
PGI-2	-0'1993	0'0037
PGM-1	0'2194	0'3859
media	0'0382	0'2148

El defecto de heterocigotos observado en PGM-1 y EST puede ser debido a diversas causas que vamos a discutir a continuación.

Es sabido que el hecho de que una población está constituida por un conjunto de subpoblaciones genéticamente diferenciadas origina un defecto aparente de heterocigotos que es conocido como efecto Wahlund (Cavalli-Sforza y Bodmer, 1981).

Por tanto, la microdiferenciación, originada por deriva o por selección, nos puede explicar la aparición de un déficit de heterocigotos en las poblaciones respecto de lo esperado por su sistema de cruzamiento. Este hecho es corriente en plantas de fecundación cruzada (Brown, 1979 revisa numerosos casos y tenemos ejemplos concretos en Schaal, 1975; Schaal y Levin, 1976; Schaal y Smith, 1980).

Los cruzamientos consanguíneos es otra de las posibles explicaciones de nuestros resultados; éstos se producen incluso en plantas alógamas por una serie de razones: 1) Mayor probabilidad de que el cruzamiento se realice con un vecino que probablemente es un pariente; 2) la conocida conducta de los insectos polinizadores que refuerza el efecto anterior; y 3) La endogamia más o menos frecuente en cualquier planta que sea autocompatible (Schaal, 1975) factores todos ellos que entran dentro de «las consecuencias de ser una planta» (Bradshaw, 1972). Otra serie de factores como tamaño reducido de los demos, alelos nulos, heterosis negativa, etc. (véase Brown, 1979) son mucho menos importantes pero pueden estar jugando un papel en la generación de un defecto de heterocigotos.

De esta manera, podríamos explicar el defecto de heterocigotos por la acción conjunta de todos los factores mencionados. No obstante, dado el elevado nivel de heterocigosidad observada, no creemos que haya endogamia y pensamos que es el efecto Wahlund la principal explicación de nuestros valores de F_{IS} para PGM-1 y EST. De hecho, sabemos que las poblaciones mallorquinas están formadas por clones genéticamente distintos y las poblaciones peninsulares es concebible que estén estructuradas en subpoblaciones genéticamente diferenciadas lo que, como hemos discutido, es una situación frecuente en plantas incluso con amplio flujo genético (Mitton et al., 1977; Linhart et al., 1981) como puede ser *Caparis spinosa*.

Ninguna de las razones anteriores puede explicarnos, en cambio, la tendencia a un exceso de heterocigotos en las poblaciones para PGI-2. Podría explicarse este exceso por alguna de las siguientes causas: 1) heterosis (Brown, 1979) o 2) sobredominancia asociativa, es decir, el efecto de ir ligado un gen neutral a otro heterótico (lo que se ha dado en llamar «hitch-hiking»; Hedric y Holden, 1979). Consideradas por separado las poblaciones peninsulares de las mallorquinas se observa la misma tendencia en ambas, lo que nos hace pensar que el polimorfismo para PGI-2 está siendo mantenido por selección heterótica. El único caso que conocemos de un valor negativo de F_{IS} se ha informado en *Sarracenia purpurea* (Schwaggerle y Schaal, 1979) donde se ha propuesto una explicación idéntica a la nuestra.

Considerando todas las poblaciones en conjunto se mantiene la descripción hecha para EST y PGM-1 cuyos valores de F_{IT} son 0,2771 y 0,3859 respectivamente; en cambio par PGI-2 el valor de F_{IT} es 0,0037. Este valor tan próximo a cero se explica por efecto Wahlund debido a que nuestras muestras están compuestas por acervos génicos diferentes y su mezcla ha originado una disminución en el número de heterocigotos.

DIFERENCIACION GENETICA ENTRE POBLACIONES

En las poblaciones peninsulares el gen EST presenta dos alelos, EST^a y EST^b, de los cuales el más abundante es el alelo EST^a que es el único presente en las poblaciones mallorquinas.

Para PGI-2 las poblaciones mallorquinas sólo comparten con las peninsulares el alelo PGI-2^a, el otro alelo presente en las poblaciones peninsulares (PGI-2^b) es sustituido por un alelo distinto, denominado PGI-2^c, en las poblaciones mallorquinas, presentándose en éstas con mayor frecuencia los alelos PGI-2^a y PGI-2^c excepto en la población C4 (var. *inermis*) donde no aparece el alelo PGI-2^a y en cambio se presenta otro alelo específico de esta población denominado PGI-2^b el cual, además de en esta muestra, sólo aparece en la población C5 con una fre-

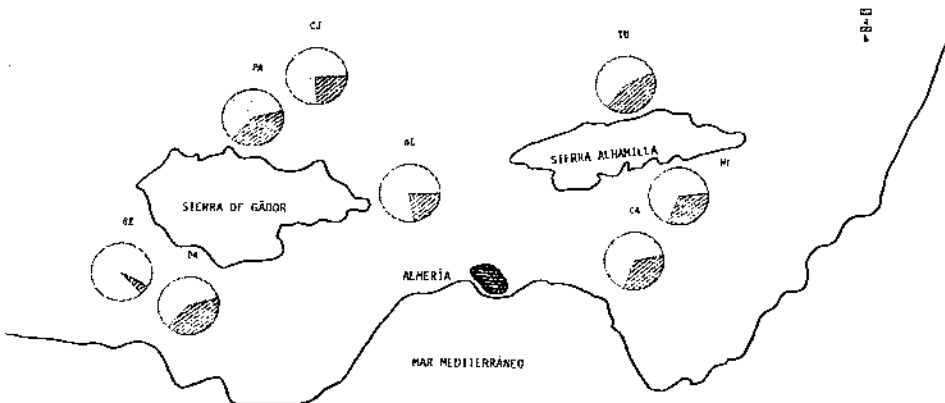


Figura 7.— Diagrama de sectores representando las frecuencias alélicas para el gen EST en las distintas poblaciones.

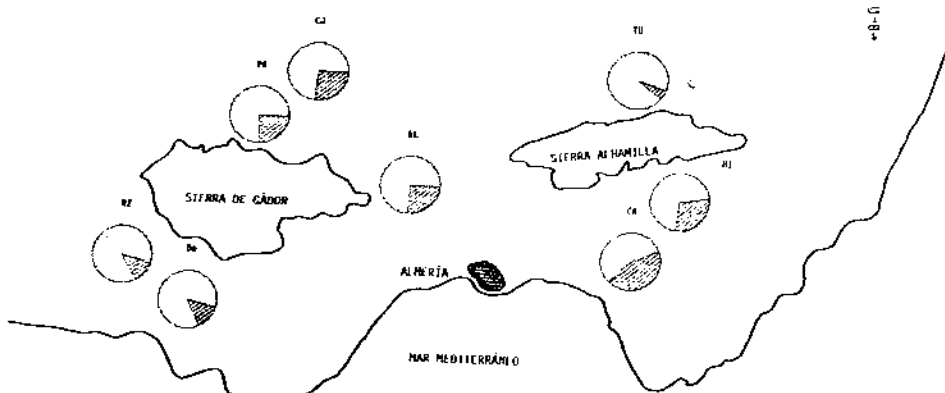


Figura 8.— Diagrama de sectores representando las frecuencias alélicas para el gen PGI-2 en las distintas poblaciones.

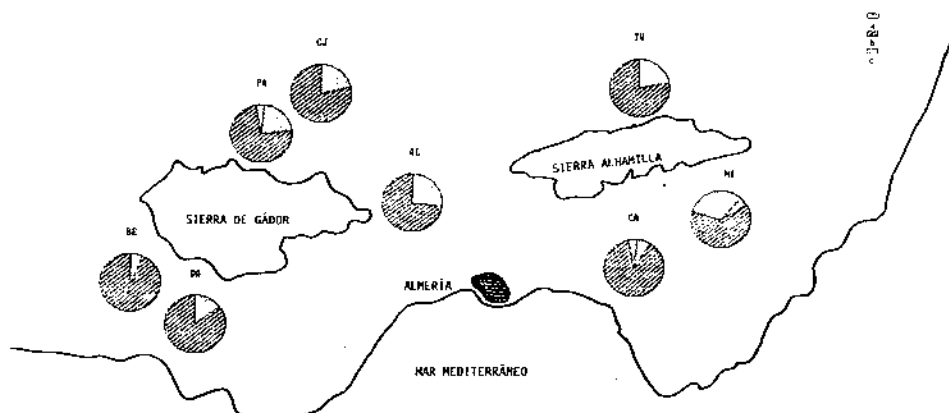


Figura 9.— Diagrama de sectores representando las frecuencias alélicas para el gen PGM-1 en las distintas poblaciones.

cuencia muy baja de 0,006. Luego observamos que la población C4 para el gen PGI-2 no comparten ningún alelo con las poblaciones peninsulares y solamente tiene en común con las poblaciones mallorquinas el alelo PGI-2^c.

Para el locu PGM-1 no tenemos datos de la población C4. Para las demás poblaciones mallorquinas aparecen los mismos alelos que en las poblaciones peninsulares si bien en frecuencias muy dispares, de forma marcada en la población C7 (var. *figaseca*) en la cual observamos que el alelo más frecuente es el PGM-1^c mientras que en las demás poblaciones incluidas las peninsulares el más frecuente es el alelo PGM-1^b.

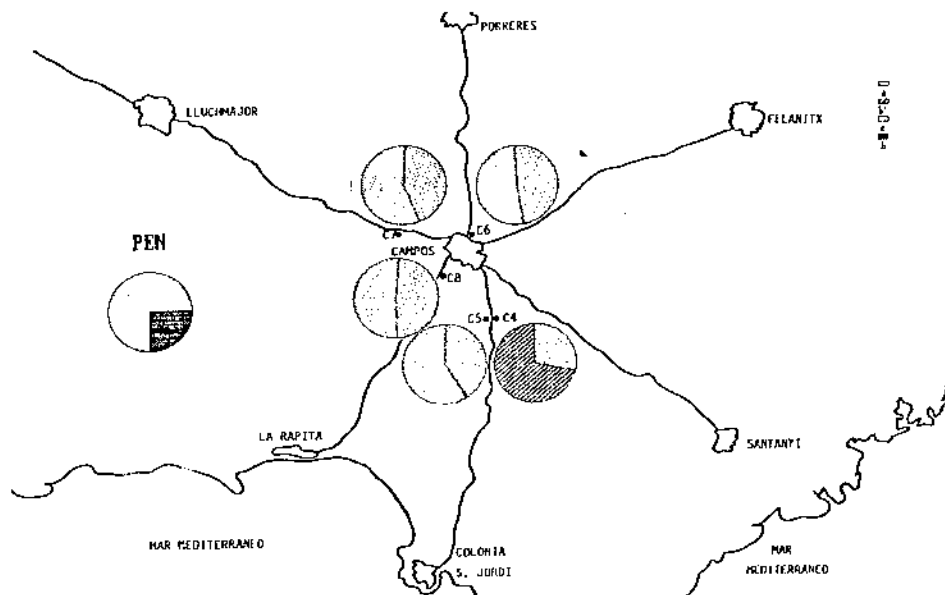


Figura 10.— Diagrama de frecuencias representando las frecuencias alélicas para el gen PGI-2 en las poblaciones.

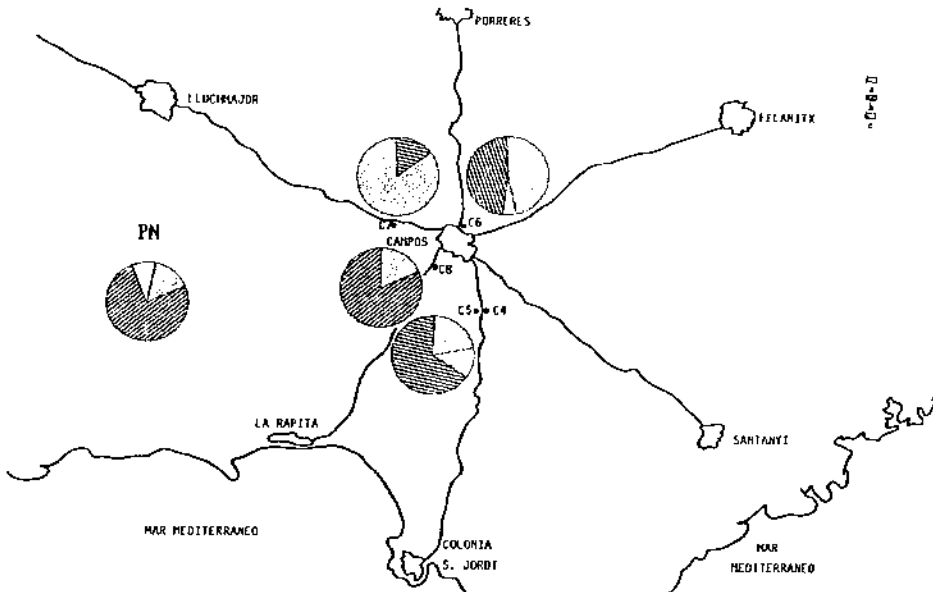


Figura 11.— Diagrama de sectores representando las frecuencias alélicas para el gen PGM-1 en las poblaciones.

La distribución de las frecuencias alélicas aparece representada gráficamente en los diagramas de sectores de las figuras 7, 8, 9, 10 y 11.

Por otro lado hemos analizado la diversidad genética existente entre nuestras poblaciones con el método de Nei que nos permite estudiar la variabilidad genética total (H_T) en términos de sus componentes: el componente intrapoblacional (H_S) debido a la diferenciación genética entre los individuos dentro de una población y el componente interpoblacional (D_{ST}) debido a la divergencia genética entre las poblaciones (tabla 6).

Tabla 6

INDICES DE NEI DE DIVERSIDAD GENETICA Y ESTADISTICO F_{ST} DE WRIGHT

locus	H_T	H_S	D_{ST}	G_{ST}	F_{ST}
RST	0'3218	0'2697	0'0522	0'1621	0'1621
PGI-2	0'4662	0'3873	0'0789	0'1693	0'1693
PGM-1	0'4577	0'3601	0'0976	0'2133	0'2133
media	0'4152	0'3390	0'0762	0'1836	0'1836

La media de la diversidad genética total (H_T) es 0,4152 y la diversidad genética media intrapoblacional es 0,3390 siendo la media del componente interpoblacional 0,0762. Nos encontramos, por tanto, que la variabilidad genética total viene determinada en su mayor parte por el componente intrapoblacional.

Si expresamos el componente interpoblacional en términos relativos mediante el coeficiente de diferenciación genética G_{ST} nos da un valor medio de 18,36%. Si lo comparamos con los valores estimados en otras especies vegetales alógamas (tabla 7) observamos que muy pocos son superiores al nuestro tal es el caso de *Lycopodium lucidulum* donde el valor estimado de G_{ST} es 0,53 debido a una frecuencia excepcional de reproducción asexual.

Tabla 7

Estimas del coeficiente de diferenciación genética de Nei entre poblaciones de plantas

	n. loci	G_{ST}	Fuente
PLANTAS ALOGAMAS			
<i>Clarkia biloba</i>	5	0'14	Brown (1979)
<i>C. lingulata</i>	5	0'23	" "
<i>C. rubicunda</i>	6	0'14	" "
<i>Lupinus subcarnosus</i>	5	0'14	" "
<i>L. texensis</i>	5	0'053	" "
<i>Stephanomeria exigua</i>	8	0'11	" "
<i>Zea mays</i>	1	0'39	" "
<i>Himenoappus scabioeseus</i>	5	0'10	" "
<i>H. artemisiaefolius</i>	5	0'19	" "
<i>Lycopodium lucidulum</i>	5	0'53	" "
<i>Eucalyptus obliqua</i>	3	0'32	" "
<i>E. pauciflora</i>	7	0'022	" "
<i>Ficus carica</i>	2	0'023	" "
<i>Picea abies</i>	6	0'047	" "
<i>Pinus sylvestris</i>	3	0'14	" "
<i>P. contorta</i>	25	0'041	Yeh y Layton (1979)
<i>P. contorta</i>	42	0'033	Wheeler y Guries (1982)
<i>P. rigida</i>	21	0'023	Guries y Ledig (1982)
<i>Chenopodium incanum</i>	13	0'33	Wheeler y Guries (1982)
<i>Phlox drummondii</i>	5	0'2309	Levin (1978)
<i>Ph. roemariana</i>	4	0'1964	" "

Nosotros excluimos esta explicación porque no es el caso de *Capparis spinosa* que es una planta predominantemente alógama con una tasa de alogamia estimada de 0,90. Otro caso es el de *Clarkia lingulata* donde se trata de poblaciones periféricas con restricciones importantes al flujo génico o en *Phlox drummondii* donde el estudio ha sido realizado sobre seis subespecies. En nuestro caso nos vemos inclinados a explicar el alto valor de G_{ST} porque en nuestras poblaciones tengamos taxones diferentes tal y como se explica en *Phlox drummondii* (Levin, 1977).

Una situación similar es la puesta de manifiesto con el estadística F_{ST} de Wright que presenta un valor idéntico al coeficiente G_{ST} . Nuestras estimadas de F_{ST} son altas si las comparamos con las de otras especies animales o vegetales, sólo en los casos en los que se estima que hay una drástica reducción en el flujo génico se dan valores superiores a los estimados por nosotros como por ejemplo en las poblaciones cavernícolas del pez *Astyanax mexicanus*, entre las poblaciones del lagarto *Uta stansburiana* o en *Phlox cuspidata* (tabla 8).

Tabla 8

Estimas de la diferenciación genética entre poblaciones con el estadístico F_{ST} de Wright

	n. loci	F_{ST}	Fuente
ANIMALES MOVILES			
Japoneses ¹	1	0'0007	Nei e Imaizumi (1966a)
Japoneses ²	1	0'0019	Nei e Imaizumi (1966b)
<i>Mus musculus</i>	4	0'047	Wright (1978)
<i>Peromyscus polionotus</i>	11	0'175	" "
<i>Sigmodon hispidus</i>	23	0'067	" "
<i>Astyanax mexicanus</i> ³	17	0'02	" "
<i>Astyanax mexicanus</i> ⁴	17	0'60	" "
<i>Lepomis macrochirus</i>	3	0'39	Avise y Felley (1979)
<i>Chanos chanos</i>	15	0'041	Winans (1980)
<i>Anolis brevirostris</i>	6	0'236	Wright (1978)
<i>Uta stansburiana</i>	6	0'435	" "
<i>Sceloporus grammicus</i>	20	0'444	" "
<i>Pogonomyræx barbatus</i>	2	0'08	" "
<i>Pogonomyræx badius</i>	1	0'19	" "
<i>Danusus plexippus</i>	6	0'006	Eanes y Koehn (1978)
<i>Drosophila pseudobscura</i>	10	0'030	" " " "
<i>D. melanogaster</i>	7	0'044	" " " "
<i>D. robusta</i>	16	0'055	" " " "
<i>D. willistoni</i>	25	0'022	Wright (1978)
<i>D. equinoxialis</i>	23	0'029	" "
<i>Gerris odontogaster</i>	8	0'055	Varvio Aho (1983)
ANIMALES CON MOVILIDAD RESTRINGIDA			
<i>Aporrectodes tuberculata</i>	9	0'0342	Stille et al. (1980)
<i>Gammarus minus</i>	16	0'6267	Gooch y Hetrick (1979)
<i>Cepaea nemoralis</i>	8	0'1360	Selander y Ochman (1983)
<i>Helix aspersa</i>	7	0'0267	" " " "
PLANTAS			
<i>Phlox drummondii</i>		0'20	Levin (1978)
<i>Ph. roemariana</i>		0'20	" "
<i>Ph. cuspidata</i>		0'41	" "
<i>Sarracenia purpurea</i>		0'23	Schwaegerle y Schaal (1979)
<i>Desmodium nudiflorum</i>		0'165	Schaal y Smith (1980)
<i>Pinus rigida</i>		0'02	Guries y Ledig (1982)

- (1) Poblaciones de islas principales
- (2) Poblaciones de islas secundarias
- (3) Poblaciones de superficie
- (4) Poblaciones cavernícolas

Explicamos el alto valor de diferenciación genética entre nuestras poblaciones por reducción en el flujo génico, de hecho seguramente el flujo genético es nulo entre poblaciones peninsulares y mallorquinas separadas por el mar y dentro de estas últimas se encuentra muy reducido marcadamente en C4 (var. *inermis*) y C7 (var. *figa-seca*) que son las más diferenciadas. En el caso de la var. *inermis* es posible que esté, incluso, aislada reproductivamente como se discutirá posteriormente. La reducción del flujo génico tendría un doble componente: uno natural, debido al aislamiento por distancia o por barreras biológicas al flujo génico entre los taxones (del tipo de aislamiento reproductivo) y otro artificial debido a la acción humana. Con esto último nos queremos referir al hecho de que el hombre mantiene poblaciones que no proceden de una reproducción sexual, que implicaría un intercambio de genes, sino por reproducción vegetativa de las distintas variedades y que, por tanto, da lugar a poblaciones que artificialmente no intercambian genes.

Tabla 9

IDENTIDADES GENÉTICAS MEDIAS

	AL	CJ	NI	CA	TU	PA	DA	BE	C4	C5	C6	C7	C8
AL	*****	1'0060	0'9768	0'9828	0'9812	0'9952	0'9872	0'9872	0'7695	0'9499	0'9067	0'8764	0'9473
CJ		*****	0'9838	0'9950	0'9874	1'0028	0'9961	0'9909	0'7725	0'9485	0'9038	0'8590	0'9478
NI			*****	0'9783	0'9656	0'9863	0'9743	0'9577	0'7761	0'9383	0'9268	0'8211	0'9102
CA				*****	0'9608	0'9893	0'9799	0'9644	0'7871	0'9181	0'8768	0'7909	0'9200
TU					*****	0'9975	1'0016	0'9668	0'7309	0'9130	0'8659	0'8271	0'9085
PA						*****	1'0026	0'9700	0'7676	0'9247	0'8832	0'8388	0'9199
DA							*****	0'9756	0'7490	0'9189	0'8706	0'8108	0'9177
BE								*****	0'7476	0'9589	0'9119	0'8313	0'9573
C4									*****	0'8336	0'8421	0'8353	0'8426
C5										*****	0'9895	0'9037	0'9916
C6											*****	0'8895	0'9604
C7												*****	0'8982
C8													*****

$$\bar{I}=0'9144$$

Por último también hemos estimado la diferenciación genética entre las poblaciones por comparación entre parejas de éstas mediante el índice de identidad genética de Nei (I), el cual toma como valor la unidad cuando las poblaciones comparten los mismos alelos y en las mismas frecuencias y toma como valor cero cuando no tienen ningún alelo en común. En nuestros cálculos observamos valores de I superiores a la unidad, esto se debe a la corrección hecha para el sesgo debido al tamaño muestral, implícita en el sistema de computación. Estos valores, imputables al error muestral, deben ser igualados a la unidad para cualquier otro propósito.

Debemos precisar que los cálculos que implican la población C4 (var. *inermis*) solamente incluyen tres loci dado que para EST y PGM-1 no disponemos de datos (tabla 9).

La identidad genética, I oscila entre 1,0060 (IAL C4) y 0,7309 (ITUC4) presentando una media de 0,9144. Debemos reseñar que las identidades genéticas entre C4 y las demás poblaciones son las menores, con media de 0,7878.

Con el fin de poner en perspectiva los valores de I encontrados entre nuestras poblaciones los hemos comparado con los valores de I estimados en otras especies de plantas. La menor estima de I encontrada en plantas autógamias es de 0,87 en poblaciones de *Bidens discoidea* siendo normalmente los valores superiores a 0,90 (tabla 10) con media de 0,96 la cual coincide con la media de I estimada en plantas alógamas (tabla 10). El valor medio de I obtenido en nuestras poblaciones es inferior a éste por lo que nuestras muestras presentan una diferenciación mayor que la estimada para poblaciones geográficas.

Tabla 10

IDENTIDADES GENÉTICAS MEDIAS
ENTRE POBLACIONES CONESPECÍFICAS DE PLANTAS*

AUTOGAMAS:	no. loci	\bar{I}
<i>Hordeum spontaneum</i>	28	0'89
<i>Limnanthes floccosa</i> ssp. <i>grandiflora</i>	13	0'95
ssp. <i>floccosa</i>	15	0'90
<i>Phlox cuspidata</i>	20	0'99
<i>Stephanomeria paniculata</i>	24	0'99
<i>S. exigua</i> ssp. <i>macrocarpa</i>	14	0'99
<i>Tragopogon dubius</i>	21	0'97
<i>T. porrifolius</i>	21	0'98
<i>T. pratensis</i>	21	1'00
<i>Typha domingensis</i>	28	1'00
<i>T. latifolia</i>	28	1'00
<i>Xanthium strumarium</i> ssp. <i>chinense</i>	13	1'00
<i>Avena barbata</i>	5	1'00

<i>Lycopodium lucidulum</i>	18	0'98
<i>Oenothera biennis</i>	20	0'95
<i>O. parviflora</i>	20	0'92
<i>O. strigosa</i>	20	0'97
<i>Bidens discoidea</i>		0'87
<i>Chenopodium incanum</i> var. <i>incanum</i>		0'94
var. <i>elatum</i>		0'93
var. <i>occidentale</i>		1'00
<i>C. desiccatum</i>		0'96
<i>C. pratericola</i>		0'96
<i>C. leptophyllum</i>		0'89
<i>C. hians</i>		0'80
<i>C. atrovirens</i>		0'97
<i>Sullivantia oregana</i>		1'00
<i>S. hapemanii</i> var. <i>purpusii</i>		0'93
var. <i>pemanii</i>		0'98
<i>S. sullivantii</i>		0'92

ALOGAMAS:

<i>Gaura demareei</i>	18	0'99
<i>G. longiflora</i>	18	0'99
<i>Limnanthes alba</i> ssp. <i>alba</i>	15	0'97
ssp. <i>versicolor</i>	16	0'90
<i>L. gracilis</i> ssp. <i>gracilis</i>	16	0'94
ssp. <i>parishii</i>	16	0'97
<i>L. montana</i>	16	0'93
<i>Phlox drummondii</i>	20	0'98
<i>P. roemariana</i>	20	0'98
<i>Picea abies</i>	11	0'98
<i>Stephanomeria exigua</i> ssp. <i>carotifera</i>	14	0'98
<i>Clarkia biloba</i>	8	0'92
<i>C. lingulata</i>	8	0'90
<i>Gaura longiflora</i>	18	0'99
<i>G. demareei</i>	18	0'99
<i>Hymenopappus scabrosaeus</i>	7	0'97
<i>H. artemisiaefolius</i>	7	0'94
<i>Lupinus subcarnosus</i>	8	0'97
<i>L. texensis</i>	8	0'96
<i>Chamellia japonica</i>		0'94
<i>Coreopsis cyclocarpa</i> var. <i>cyclocarpa</i>		0'98
var. <i>pinnatisecta</i>		0'95
<i>C. nuecensis</i>		0'97
<i>C. nuecensoides</i>		0'96
<i>C. balsalis</i>		0'94
<i>C. wrightii</i>		0'97
<i>Gaillardia pulchella</i>		0'96

<i>G. ambyodon</i>	0'97
<i>Heuchera americana</i>	0'98
<i>Machaeranthera turneri</i>	0'97
<i>M. parviflora</i>	0'93
<i>M. tenuis</i>	0'87
<i>Pinus rigida</i>	0'97
<i>Pseudotsuga mensiesii</i>	0'99
<i>Solanum johnstonii</i>	0'90
<i>S. rostratum</i>	1'00
<i>S. tenuipes</i>	0'92
<i>S. davisense</i>	1'00
<i>S. heterodoxum</i>	0'94
var. <i>setigeroides</i>	0'94
<i>S. grayi</i>	0'95

* Datos tomados de Gottlieb (1977 y 1981) y Crawford (1983)

La media de I estimada para subespecies o variedades es de 0,91 (tabla 11) que resulta ser similar a la obtenida por nosotros por lo que pensamos que nuestras poblaciones están diferenciadas hasta el rango de subespecies. En la pobla-

Tabla 11
IDENTIDADES GENETICAS MEDIAS
ENTRE SUBESPECIES O VARIEDADES

TAXA	I
<i>Capsicum baccatum</i> var. <i>baccatum</i>	0'98
X var. <i>pendulum</i>	
<i>C. annum</i> var. <i>annuum</i> X var. <i>aviculare</i>	0'93
<i>Chenopodium incanum</i> var. <i>incanum</i>	
X var. <i>elatum</i>	0'95
<i>C. incanum</i> var. <i>incanum</i> X var. <i>occidentale</i>	0'92
<i>C. incanum</i> var. <i>occidentale</i> X var. <i>elatum</i>	0'95
<i>Coreopsis cyclocarpa</i> var. <i>cyclocarpa</i>	
X var. <i>pinnatisecta</i>	0'75
<i>Gaillardia pulchella</i> var. <i>pulchella</i>	
X var. <i>picta</i>	0'94
<i>G. pulchella</i> var. <i>pulchella</i> X var. <i>australis</i>	0'97
<i>G. pulchella</i> var. <i>picta</i> X var. <i>australis</i>	0'94
<i>Phlox drummondii</i> , seis ssp.	0'99
<i>Plantago major</i> var. <i>major</i> X var. <i>pleiosperma</i>	0'99
<i>Solanum heterodoxum</i> var. <i>heterodoxum</i>	
X var. <i>setigeroides</i>	0'83
<i>S. citrullifolium</i> var. <i>citrullifolium</i>	
X var. <i>setigerum</i>	0'71
<i>Sullivantia hapemanii</i> var. <i>hapemanii</i>	
X var. <i>purpusii</i>	0'94

Tabla 12

IDENTIDADES GENÉTICAS MEDIAS
ENTRE PARES DE ESPECIES CONGENERICAS DE PLANTAS*

ESPECIES	I
<i>Clarkia biloba</i> X <i>C. lingulata</i>	0'88
<i>C. rubicunda</i> X <i>C. franciscana</i>	0'28
<i>Gaura longiflora</i> X <i>G. demareei</i>	0'99
<i>Hymenopappus scabiosaeus</i> X <i>H. artemisiaefolius</i>	0'90
<i>Limnanthes gracilis gracilis</i> X <i>L. alba alba</i>	0'89
<i>L. g. g.</i> X <i>L. a. versicolor</i>	0'91
<i>L. g. g.</i> X <i>L. floccosa floccosa</i>	0'56
<i>L. g. g.</i> X <i>L. montana</i>	0'68
<i>L. alba versicolor</i> X <i>L. floccosa floccosa</i>	0'65
<i>L. a. v.</i> X <i>L. montana</i>	0'64
<i>L. montana</i> X <i>L. floccosa floccosa</i>	0'56
<i>Lupinus texensis</i> X <i>L. subcarnosus</i>	0'35
<i>Oenothera argillicola</i> X <i>O. hookeri</i>	0'47
<i>O. strigosa</i> X <i>O. biennis</i>	0'97
<i>O. biennis</i> X <i>O. parviflora</i>	0'55
<i>O. strigosa</i> X <i>O. parviflora</i>	0'54
<i>Phlox drummondii</i> X <i>P. cuspidata</i>	0'84
<i>P. drummondii</i> X <i>P. roemariana</i>	0'70
<i>P. cuspidata</i> X <i>P. roemariana</i>	0'59
<i>Stephanomeria exigua coronaria</i> X <i>S. malheurensis</i>	0'94
<i>Tragopogon dubius</i> X <i>T. porrifolius</i>	0'50
<i>T. dubius</i> X <i>T. pratensis</i>	0'62
<i>T. porrifolius</i> X <i>T. pratensis</i>	0'53
<i>Typha latifolia</i> X <i>T. domingensis</i>	0'60
<i>Coreopsis nuecensis</i> X <i>C. nuecensoides</i>	0'97
<i>C. basalis</i> X <i>C. wrightii</i>	0'92
<i>C. basalis</i> X <i>C. nuecensoides</i>	0'77
<i>C. basalis</i> X <i>C. nuecensis</i>	0'79
<i>C. wrightii</i> X <i>C. nuecensoides</i>	0'73
<i>C. wrightii</i> X <i>C. nuecensis</i>	0'76
<i>Gaillardia pulchella</i> X <i>G. amblydon</i>	0'77
<i>Sullivantia oregana</i> X <i>S. hapemanii</i>	0'87
<i>S. oregana</i> X <i>S. sullivantii</i>	0'90
<i>S. hapemanii</i> X <i>S. sullivantii</i>	0'90
<i>Machaeranthera parviflora</i> X <i>M. turneri</i>	0'77
<i>M. boltoniae</i> X <i>M. mexicana</i>	0'76
<i>M. boltoniae</i> X <i>M. brevilingulata</i>	0'48
<i>M. brevilingulata</i> X <i>M. tenuis</i>	0'74
<i>M. tenuis</i> X <i>M. mexicana</i>	0'59

* Datos tomados de Gottlieb (1977 y 1981) y Crawford (1983)

ción C4 (var. *inermis*) incluso podemos ir más allá, ya que la I entre esta población y las demás es de 0,7878, valor que encaja mejor dentro del intervalo de valores correspondientes a las identidades entre especies congénicas (tabla 12) por lo que pensamos que, la hasta ahora considerada var. *inermis*, es una especie diferente dentro del género *Capparis*.

A partir de la tabla de identidades genéticas de Nei hemos procedido a la agrupación de las poblaciones por el método UPGMA (Ferguson, 1980) generando un dendrograma (figura 12) el cual nos pone de manifiesto la existencia de cuatro grupos:

- El formado por las poblaciones peninsulares.
- Las poblaciones mallorquinas C5, C6 y C8.
- La población C7 (var. *figa-seca*).
- La población C4 (var. *inermis*).

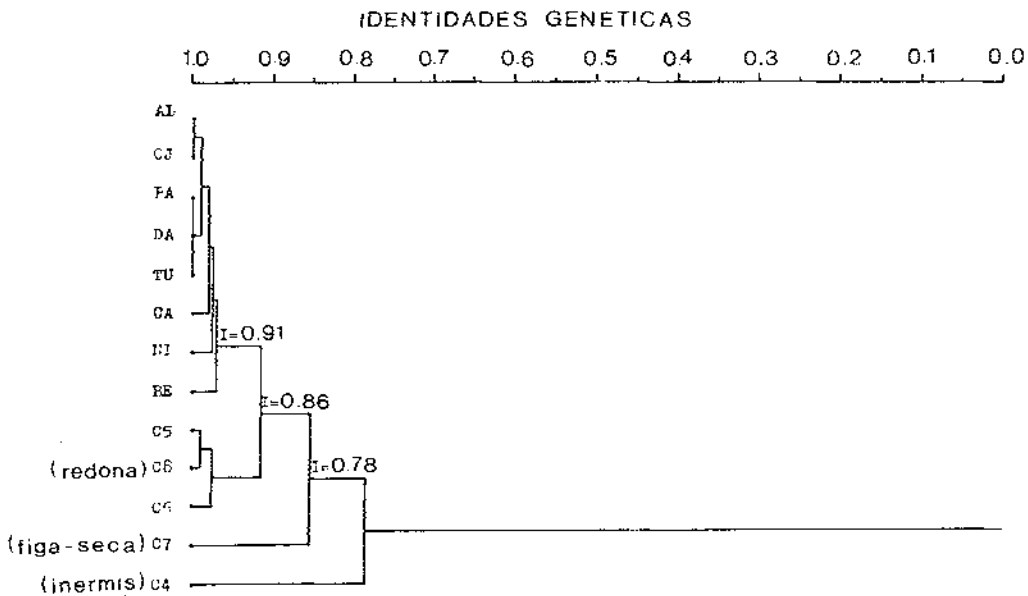


Figura 12.— Dendrograma realizado por el método UPGMA a partir de los valores de la matriz de identidades genéticas.

Como hemos señalado anteriormente, por el grado de diferenciación, posiblemente los tres primeros grupos son subespecies o variedades de la especie *Capparis spinosa* en tanto que C4, puede ser considerada como una especie diferente dentro de género *Capparis*. Para proponer esta idea nos basamos, además, en otros datos adicionales:

— Morfológicamente, mientras que los tres primeros grupos son muy similares entre sí, correspondiendo su morfología a la morfología tipo de la especie *Capparis spinosa*, la población C4 (*inermis*) presenta caracteres morfológicos distintos (hojas relativamente crasas y de color verde intenso, ausencia de espinas estipulares o pérdida de éstas en un estadio muy temprano y fruto alargado y rematado en punta).

— Por otro lado, nos encontramos con la existencia, totalmente inusual en plantas, de un alelo específico de *inermis* (el alelo PGI-2^b).

— También pensamos que presenta cambios en la regulación o expresión para EST y PGM-1 ya que no presenta actividad para ambos sistemas.

— Finalmente, tenemos datos inequívocos que demuestran que ambos taxones están reproductivamente aislados. Pese a que la población C5 (*Capparis spinosa*) y la C4 (*C. inermis*) estaban separadas por los escasos metros de una carretera comarcal, están muy diferenciadas para el gen PGI-2. Vemos que el alelo PGI-2^a no se presenta en la población C4 —ni en la progenie analizada—, lo cual demuestra la existencia de mecanismos de aislamiento reproductivo entre ambos taxones. Posiblemente este aislamiento no sea total, como nos indica la presencia del alelo PGI-2^b en la población C5 en una frecuencia muy baja. Esto se explicaría por introgresión de C4 en C5. Sugerimos, incluso, que el mecanismo de aislamiento reproductivo puede que sea de tipo temporal, ya que cuando recogimos el material ambos taxones presentaban diferencias en el tiempo de maduración; mientras que la población C5 (*Capparis spinosa*) estaba en época de floración, la población C4 (*C. inermis*) tenía muy pocas flores y muchos frutos.

CONCLUSIONES

1. Las poblaciones de *Capparis spinosa* contienen un elevado nivel de variabilidad genética que se explica por ser ésta una especie de amplia distribución, con alta fecundidad, perenne de larga vida y con fecundación cruzada, características que se sabe están correlacionadas con la variabilidad genética.

2. Adicionalmente al mantenimiento de la variabilidad genética detectada puede estar contribuyendo la selección heterótica al menos en el locus PGI-2 donde se detecta un exceso significativo de heterocigotos respecto de lo esperado por panmixia.

3. La acción humana a través del cultivo no parece haber erosionado al menos de momento los recursos genéticos de la especie.

4. Refiriéndonos a la relación de estos resultados con una recogida de germoplasma a la luz de la estructura genética que presentan las poblaciones de *Capparis spinosa*, en caso de que fuese necesario recoger germoplasma de esta especie,

aparentemente solo tres poblaciones nos proporcionarían el 90% de la variación genética existente en una región por lo cual se deberían muestrear pocas poblaciones de muchas regiones.

5. Existe una amplia diferenciación genética entre regiones, aunque es débil entre poblaciones dentro de cada región.

6. La agrupación por el método UPGMA nos hace pensar que tenemos cuatro grupos diferentes: las poblaciones peninsulares, el formado por las poblaciones mallorquinas C5, C6 y C8, la población C7 (var. *figa-seca*) y la población C4 (var. *inermis*).

7. El status taxonómico presumible de estos grupos es el de subespecies o variedades dentro de la especie *Capparis spinosa* con la excepción de la población C4 (var. *inermis*) para la que proponemos el *status* de especie.

8. La clara diferenciación de C4 (var. *inermis*) respecto de los loci isoenzimáticos estudiados, sus peculiaridades morfológicas y, de modo determinante, la detección de la existencia de un aislamiento reproductivo respecto de *Capparis spinosa*, son las razones para proponer su consideración como una especie diferente dentro del género *Capparis* cuya denominación puede ser la de *Capparis inermis*.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- AVISE, J.C. & J. FELLELY (1979). Population structure of freshwater fishes. I. Genetic variation of bluegill (*Lepomis macrochirus*) populations in man-made reservoirs. *Evolution* 33 (1): 15-26.
- BLAKELOCK, R.A. & C.C. TOWNSEND, (???)?. *Capparidaceae*. En: Flora of Iraq.
- BRADSHAW, A.D. (1972). Some of the evolutionary consequences of being a plant. *Evol. Biol.* 5: 25-46.
- BREWER, G.J. (1970). An introduction to isozyme techniques. Academic Press. London.
- BROWN, A.H.D. (1979). Enzyme polymorphism in plant populations. *Theor. Pop. Biol.* 15: 1-42.
- CAVALLI-SFORZA, L.L. & W.F. BODMER (1981). Genética de las poblaciones humanas. Ed. Omega. Barcelona.
- CRAWFORD, D.J. (1983). Phylogenetic and systematic inferences from electrophoretic studies. En: *Isozymes in Plant Genetics and Breeding, Part A*. S.D. Tanksley y T.J. Orton (Edrs.). Elsevier Science Publisher. Amsterdam.
- EVANES, W.F. & R.K. KOEHN, 1978. An Analysis of genetic structure in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* L. *Evolution* 32 (4): 784-797.

- FERGUSON, A. (1980). Biochemical systematics and evolution. Blackie and Son Ltd. Glasgow.
- GOOCH, J.L. & S.W. HETRICK (1979). The relation of genetic structure to environmental structure *Gammarus minus* in a karst area. *Evolution* 33 (1): 192-206.
- GOTTLIEB, I.D. (1974). Genetic confirmation of the origin of *Clarkia lingulata*. *Evolution* 28: 244-250.
- GOTTLIEB, I.D. (1977). Electrophoretic evidence and plant systematic. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64: 161-180.
- GOTTLIEB, I.D. (1981). Electrophoretic evidence and plant opulations. *Progr. Phytochem.* 7: 1-6.
- GURIES, R.P. & F.T. LEDIG (1982). Genetics diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.). *Evolution* 36 (2): 287-402.
- HAMRICK, J.L. (1983). The distribution of genetic variation within and among natural plant populations. En: *Genetics and Conservation* pp. 335-348. The Benjamin/Cummings Publishing Company, INC. Menlo Park, California.
- HAMRICK, J.L., Y.B. LINHARD & J.B. MITTON (1979). Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 10: 173-200.
- HENDRICK, P.W. & L. HOLDEN (1979). Hitch-hiking: An alternative to coadaptation for the barley and sleden wild oat examples. *Heredity* 43: 79-86.
- JAFRI, S.M.H. (1976). *Capparaceae*. En: *Flora of Lybia*. S.I. ALI & S.M.H. JAFRI (Edrs.). Al Feateh University. Faculty of Science. Dpt. of Botany. Tripoli.
- LEVIN, D.A. (1977). The organization of genetic variability in *Phlox drummondii*. *Evolution* 31: 477-494.
- LEVIN, D.A. (1978). Genetic variation in annual *Phlox*: self-compatible versus self-incompatible species. *Evolution* 32 (2): 245-263.
- LINHART, Y.B., J.B. MITTO, K.B. STURGEON & M.L. DAVIS (1981). Genetic variation in space and time in a population of ponderosa pine. *Heredity* 46: 407-426.
- LOPEZ ALONSO, D. (1987). A program in BASIC for computing unbiased F-statistics. *J. Heredity* 78: 336.
- LUNA LORENTE, F. (1984). Mesa redonda sobre cultivo y comercialización de la alcaparra y sus productos. Informe y conclusiones.
- MAIRE, G. (1965). *Capparidaceae*. En: *Flore de L'Afrique du Nort.* XII: 117-121.
- MITTON, J.B., Y.B. LINHART, J.L. HAMRICK & J.S. BECKMAN (1977). Observations on the genetic structure and mating system of ponderosa pine in the Colorado Front range. *Theor. Appl. Genet.* 51: 5-13.
- MORETTI, J., G. BROUSSIER & M.F. JAYLE (1957). Realisation technique et premieres aplicaciones de l'electrophorese sur gel d'amidon. *Bull. Soc. Chim. Biol.* 39: 593-605.
- NEI, M. & Y. IMAIZUMI (1966 a). Genetic structure of human populations. I. Local differentiation of blood group gene frequencies in Japan. *Heredity* 21: 9-35.

- NEI, M. & Y. IMAIZUMI (1966 b). Genetic structure of human populations. II. Differentiation of blood group gene frequencies among insolated populations. *Heredity* 21: 183-190.
- PAIVA, J.A.R. (1972). *Capparidaceae*. *Ann. Soc. Bot.* 38: 153-155.
- SCHAAL, B.A. (1975). Population structure and local differentiation in *Liatris cylindraceae*. *Amer. Natur.* 109 (969): 511-528.
- SCHAAL, B.A. & D.A. LEVIN (1976). The demographic genetics of *Liatris cylindraceae*. *Michx. Compositae*. *Amer. Natur.* 110 (972): 191-206.
- SCHAAL, B.A. & W.G. SMITH (1980). The apportionment of genetic variation within and among populations of *Desmodium nudiflorum*. *Evolution* 34 (2): 214-221.
- SELANDER, R.K., M.H. SMITH, S.K. YANG, W.E. JOHNSON & J.B. GENTRY (1971). IV. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse *Peromyscus polionotus*. *Studies in Genetics*. Univ. Texas. Publ. 7.103: 49-90.
- SELANDER, R.K. & H. OCHMAN (1983). The genetic structure of populations as illustrated by molluscs. *Isozymes: Current Topics*. 10: 93-123.
- STILLE, B., H. OCHMAN & R.K. SELANDER (1980). Genetic structure of populations the earthworm *Aporrectodea tuberculata*. *Oikos* 34: 195-201.
- VARVIO-AHO, S.L. (1983). Genetic variation in relation to dispersal efficiency. («Protein Polymorphism: Adaptative and Taxonomic Significance»). Academic Press. 325-339.
- WENDEL, J.F. & C.I.R. PARKS (1985). Genetic diversity and population structure in *Camelia japonica* L. (Theaceae). *Amer. J. Bot.* 72 (1): 52-65.
- WHEELER, N.C. & R.P. GURIES (1982). Population structure, genic diversity and morphological variation in *Pinus contorta*. *Dougl. Can. J. For. Res.* 12 (3): 596-606.
- WINANS, G.A. (1980). Geographic variation in the milkfish *Chanos chanos*. I. Biochemical evidence. *Evolution* 34: 558-574.
- WRIGTH, S. (1978). *Evolution and the genetics of populations*, vol. 4. Variability within and among natural populations. Univ. Chicago Press. Chicago.
- YEH, F.C. & C. LAYTON (1979). The organization of genetic variability in central and marginal populations of lodgepole pine, *Pinus contorta* ssp. *latifolia*. *Can. J. Genet. Cytol.* 21 (4): 487-504.
- YEH, F.C. & D. O'MALLEY (1980). Enzyme variation in natural populations of douglasfir, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.). *Silvae Genetics* 29: 3-4.
- ZOHARY, M. (1960). The species of *Capparis* in the mediterranean and near eastern countries. *Bull. Res. Council. of Israel* 8 (2): 49-64.

Apendice 1

FRECUENCIAS GENOTIPICAS
PENINSULARES

EST	poblaciones								totales
	AL	CJ	NI	CA	TU	PA	DA	BR	
genotipo									
aa	27	7	35	38	19	8	8	9	151
ab	14	7	24	27	13	9	10	1	105
bb	2	0	11	13	12	4	4	0	46
totales	43	14	70	78	44	21	22	10	302
PGI-2									
aa	25	22	8	4	9	9	11	9	97
ab	23	27	8	26	1	8	4	3	100
bb	1	0	1	0	0	0	0	0	2
totales	49	49	17	30	10	17	15	12	199
PGM-1									
aa	0	0	2	0	0	0	0	0	2
ab	0	0	43	4	0	2	0	0	49
ac	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bb	26	4	18	31	32	14	18	7	150
bc	14	3	5	6	17	4	5	1	55
cc	5	0	1	0	3	3	1	0	13
totales	45	7	69	41	52	23	24	8	269

EVOLUCION GENETICA EN VARIEDADES DE ALCAPARRA

FRECUENCIAS GENOTIPICAS
MALLORQUINAS

poblaciones

genotipos	C4	C5	C6	C7	C8	total
aa		10	13	24	21	68
BST ab		0	0	0	0	0
bb		0	0	0	0	0
total		10	13	24	21	68
aa	0	29	11	20	15	30
ab	0	0	0	0	0	0
PGI-2 ac	0	48	23	35	30	71
bb	11	0	0	0	0	11
bc	15	1	0	0	0	16
cc	0	12	9	11	13	21
total	26	90	43	66	58	149
aa		10	3	0	0	13
ab		6	10	0	0	16
ac		0	0	0	0	0
PGM-1 bb		34	3	7	27	71
bc		5	0	0	0	5
cc		5	1	37	6	39
total		60	17	44	33	144

Apéndice 2

FRECUENCIAS ALELICAS
PENINSULARES

RST	poblaciones								
	alelos AL	CJ	NI	CA	TU	PA	DA	BE	\bar{x}
a	0'791	0'750	0'671	0'660	0'580	0'595	0'591	0'950	0'698
b	0'209	0'250	0'329	0'340	0'420	0'405	0'409	0'050	0'302
E.S.	0'0047	0'0155	0'0034	0'0030	0'0056	0'0117	0'0112	0'0109	0'0008
PGI-2									
a	0'745	0'724	0'706	0'567	0'950	0'765	0'867	0'875	0'775
b	0'255	0'276	0'294	0'433	0'050	0'235	0'133	0'125	0'225
E.S.	0'0044	0'0046	0'0134	0'0083	0'0109	0'0125	0'0113	0'0138	0'0010
PGM-1									
a	0'000	0'000	0'341	0'049	0'000	0'043	0'000	0'000	0'098
b	0'733	0'786	0'680	0'878	0'779	0'739	0'854	0'938	0'751
c	0'267	0'214	0'051	0'073	0'221	0'217	0'146	0'062	0'151
E.S.	0'0049	0'0293	0'0035	0'0040	0'0040	0'0095	0'0074	0'0151	0'0008

E.S. = Error estándar del alelo más frecuente.

EVOLUCION GENETICA EN VARIETADES DE ALCAPARRA

FRECUENCIAS ALELICAS
MALLORQUINAS

		poblaciones				
alelos		C4 ¹	C5	C6	C7	C8
EST	a		1'000	1'000	1'000	1'000
	b		0'000	0'000	0'000	0'000
PGI-2	a	0'000	0'588	0'523	0'568	0'517
	b	0'712	0'006	0'000	0'000	0'000
	c	0'288	0'406	0'477	0'432	0'483
	E.S. ²	0'0087	0'0025	0'0058	0'0038	0'0043
PGM-1	a		0'217	0'471	0'000	0'000
	b		0'658	0'471	0'159	0'818
	c		0'125	0'058	0'841	0'182
	E.S. ²		0'0040	0'0147	0'0042	0'0058

1. Esta población presenta una zona de actividad PGM diferenciada no homóloga de la presentada aquí para las otras poblaciones (ver explicación en el texto).

2. Error estandar del alelo más frecuente.