

**UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA**

**DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA**



**TESIS DOCTORAL**

**CARACTERIZACIÓN MOLECULAR DE LA PALMERA CANARIA  
("PHOENIX CANARIENSIS") COMO BASE PARA SU  
CONSERVACIÓN**

**MIGUEL ÁNGEL GONZÁLEZ PÉREZ**

Las Palmas de Gran Canaria, 2001

**Título: Caracterización Molecular de la Palmera Canaria (*Phoenix canariensis*) como base para su conservación**

**Title: Molecular characterisation of Canary date palm (*Phoenix canariensis*) as an aid for its conservation**

**Resumen:**

Electroforésis isoenzimática de 18 sistemas enzimáticos fueron llevados a cabo para estimar los niveles y estructuración genética dentro y entre poblaciones naturales de la especie de palmera endémica de las islas Canarias (*Phoenix canariensis*), para evaluar su relación genética con su congénere ampliamente distribuido *Phoenix dactylifera*, y para determinar comparativamente la variación genética en las poblaciones donde las dos especies coexisten con plantas morfológicamente intermedias (poblaciones mezcla). Nuestros datos revelaron que el componente de variación genética intra-poblacional suponía el 75% del total de la variación genética detectada en *P. canariensis*. Tanto el dendrograma UPGMA basado en la distancia genética de Nei (1972) como el PCA basado en las frecuencias alélicas separaban claramente las poblaciones de *P. canariensis* y *P. dactylifera*. Además se mostraba una relación genética más cercana entre *P. canariensis* y las poblaciones en donde ambas especies estaban presentes (poblaciones mezcla), exhibiendo estos patrones de estructuración genética dentro de las poblaciones similares. El nivel de variabilidad genética reducido de *P. canariensis* respecto a los observados en *P. dactylifera*, el hecho de que los alelos encontrados en el endemismo canario (sin presencia de alelos únicos) sean un subconjunto de los hallados en *P. dactylifera*, y la alta identidad genética entre ambas especies sugiere fuertemente que estas especies se encuentran de forma genética estrechamente relacionadas. Por otra parte, utilizamos RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) para comprobar si los individuos morfológicamente intermedios entre *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera* se corresponden con híbridos entre ambas especies. Solamente dos de las 54 cebadores (OPM-8 y OPK-14) ensayados en 221 individuos analizados procedentes 7 poblaciones diferentes de diversas islas nos permitieron diferenciar sin ambigüedad ambas especies. Mientras que las muestras de *P. canariensis* amplificaban dos fragmentos exclusivos monomórficos 1000 pb y

750 pb (para OPM-8 y OPM-14, respectivamente), las muestras de *P. dactylifera* se caracterizaron por dos fragmentos de 900 pb y 950 pb para los mismos cebadores. La presencia de ambos fragmentos especie-específicos en los individuos morfológicamente intermedios proporcionó la primera evidencia firme de existencia de híbridos entre ambas especies de *Phoenix*. Así, los marcadores de RAPD caracterizados pueden ser utilizados para estimar la posible incidencia de hibridación en las poblaciones naturales de *P. canariensis*. El uso de estos marcadores moleculares permitirá caracterizar los individuos y palmerales auténticamente canarios, determinar rápidamente y sin ambigüedades los individuos jóvenes, identificar material para la creación de bancos de germoplasma, precisar material para programas de reforestación o reforzamiento de los palmerales.

**Abstract:**

Electrophoretic analysis of 18 isoenzyme loci was used to estimate the levels and structuring of genetic variation within and among natural populations of the protected endemic palm species from the Canary Islands (*Phoenix canariensis*), to evaluate its genetic relationship with the widespread congener *P. dactylifera*, and to assess comparatively the genetic variation in the populations where the two species coexist with morphologically intermediate plants (mixed populations). Our survey revealed that the within-population component explains roughly 75% of the genetic variation levels detected in *P. canariensis*. Both the UPGMA tree based on Nei's (1972) genetic distance and a PCA on allele frequencies consistently separate populations of *P. canariensis* and *P. dactylifera* and reveal a closer genetic relationship between *P. canariensis* and the mixed populations, that also display analogous patterns of short-range, within-population genetic structure. Reduced levels of genetic variation in *P. canariensis* respect to *P. dactylifera*, the fact that the genetic makeup of the Canarian endemic is a subset of that found in *P. dactylifera* (with no unique alleles), and the high genetic identity between both species strongly suggest that they are tightly related genetically. On the other hand, we used RAPD markers to test whether morphologically intermediate individuals between *Phoenix canariensis* and *P. dactylifera* correspond to hybrids. Only two of the 54 ten-mer primers (*OPM-8* and *OPK-14*) tested in 221 individuals from 7 localities in different islands enabled us to unambiguously identify both species. While *P. canariensis* possesses two exclusive monomorphic bands of 1000 bp and 750 bp (for *OPM-8* and *OPM-14*, respectively), *P. dactylifera* is

characterised by two bands of 900 bp and 950 bp for the same primers. The additivity of these taxon-specific bands in the individuals that were morphologically intermediate provided, for the first time, firm evidence for their hybrid origin. We suggest that RAPD markers be used to estimate the possible incidence of introgression in the scarce extant natural populations of *P. canariensis*. This procedure will provide a straightforward means to select target populations to implement the “in situ” conservation strategies suggested previously on the basis of allozyme research.

67/2000-01

**UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA  
UNIDAD DE TERCER CICLO Y POSTGRADO**

Reunido el día de la fecha, el Tribunal nombrado por el Excmo. Sr. Rector Magfco. de esta Universidad, el/a aspirante expuso esta TESIS DOCTORAL.

Terminada la lectura y contestadas por el/a Doctorando/a las objeciones formuladas por los señores miembros del Tribunal, éste calificó dicho trabajo con la nota de \_\_\_\_\_

Las Palmas de Gran Canaria, a 18 de julio de 2001.

El/a Presidente/a: Dr. ~~D.~~ Pedro Luis Pérez de Paz,

El/a Secretario/a: Dr. D. Rafael Robaina Romero,

El/a Vocal: Dr.D. Ángel Luque Escalona,

El/a Vocal: Dra.Dña. Ana María Vázquez López-Lomo,

El/a Vocal: ~~Dra.~~Dña. Julia Pérez de Paz,

El Doctorando: D<sup>v</sup> Miguel/Ángel González Pérez,

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

Doctorado en Biología

Departamento de Biología

Programa de Medio Ambiente

**Caracterización molecular de la palmera  
canaria (*Phoenix canariensis*) como base para  
su conservación**

Tesis Doctoral presentada por D. Miguel Angel González Pérez  
Dirigida por el Dr. Pedro Sosa Henriquez

El Director,

El Doctorandó,

Las Palmas de Gran Canaria, a 28 de mayo de 2001

Pedro Sosa Henríquez, Doctor en Ciencias del Mar y Profesor Titular del Departamento de Biología de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

Hace constar:

Que el Lcdo. en Biología D. Miguel Angel González Pérez ha realizado el presente trabajo como memoria de Tesis Doctoral, en el Departamento de Biología de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, bajo su dirección, y se presenta con su Vº Bº.









Fdo.: Pedro Sosa Henríquez







Las Palmas de Gran Canaria, Junio de 2001.



*A mis padres y a Elena,  
por su cariño y comprensión.*

## Agradecimientos

-  Al Dr. Pedro Sosa, cuya dirección y apoyo han sido imprescindibles para la realización del presente trabajo. Gracias por la confianza depositada para seguir adelante.
-  A todos los miembros del Departamento de Biología, Director, profesores, personal laboral, administración por su colaboración en este trabajo, y especialmente a los becarios de investigación.
-  A la Dirección General de Universidades e Investigación del Gobierno de Canarias cuyas becas resultan imprescindibles para la formación y sustento de muchas personas que desarrollan su labor investigadora.
-  A mis compañeros de laboratorio, fatigas y risas, Francisco Batista, Nieves Bouza y Libertad Leal.
-  A Fernando Tuya, por su asesoramiento estadístico.
-  A todas aquellas personas que de forma desinteresada cogieron las tijeras de podar, la nevera de campo y me ayudaron a muestrear: Maite, Juan, Magui, Elena, Marta, David Nieves, Nuría, Noelia, Juli, Gilberto, Agueda, Macu, Tomi, Alfredo, Violeta, Carolina, Angel, Alberto, Jaime O'Shanahan.
-  A D. Jaime O'Shanahan, por todo el apoyo, ánimo e interés que siempre mostró por mi trabajo.
-  A todo los miembros del departamento de biología reproductiva y genética de la sección de investigación de del Jardín Canario Viera Clavijo, por el apoyo y ayuda recibida, especialmente a Magui Olangua.

-  A todo aquellas personas que de una u otra manera han hecho posible este trabajo.
  
-  A mis padres, Norberto y Dominga, mis hermanos (Berto, Franci, Suso y Nati) y mi perra *Rita*, por el cariño y el apoyo incondicional que me han dado ahora y siempre.
  
-  A la que considero mi familia de Gran Canaria, por hacerme sentir uno de ellos.
  
-  A mis amigos de Tenerife, por sus ánimos que me llegan desde mi isla como una brisa fresca: Juli, Agueda, Gilberto, Macu, Tomi, Dianita, Alfredo.
  
-  A Violeta, mi mejor “amigo”, por estar siempre ahí cuando la necesitaba, gracias Viole.
  
-  Finalmente quiero agradecer muy especialmente a Elena, por su apoyo, su ayuda y su amor en los momentos buenos y sobre todo también en los malos, te quiero.

## INDICE

---

<b>I. INTRODUCCION</b> .....	1
<b>1.1 <i>Phoenix canareinesis</i></b> .....	3
<b>1.2 Distribución</b> .....	10
<b>1.3 Ecología</b> .....	11
<b>1.4 Cultura de la palmera</b> .....	12
<b>1.5 Introducción a la técnica de la electroforesis isoenzimática</b> .....	13
<b>1.6 Aplicación de las técnicas electroforéticas en la genética de poblaciones</b> .....	14
<b>1.7 Metodología de la electroforesis isoenzimática</b> .....	22
1.7.1 Tamaño muestral y número de loci.....	22
1.7.2 Elección del tejido.....	23
1.7.3 Extracción enzimática.....	23
1.7.4 Separación electroforética .....	26
1.7.5 Interpretación genética de los patrones de bandas.....	26
<b>1.8 Análisis de datos</b> .....	28
1.8.1 Medidas de la variabilidad genética.....	28
1.8.1.1 Proporción de loci polimórficos.....	28
1.8.1.2 Heterocigosidad observada.....	29
1.8.1.3 Heterocigosidad esperada.....	29
1.8.1.4 Número medio de alelos por locus.....	30
1.8.1.5 Número medio de alelos por locus polimórfico.....	30
1.8.2 Distancia genética.....	30
1.8.3 Estructuración genética de las poblaciones.....	32
1.8.3.1 Índices de fijación de Wright.....	33
1.8.3.2 Análisis de autocorrelación espacial .....	35
1.8.3.3 Desequilibrio gamético .....	36
<b>1.9 Amplificación al azar de ADN polimórfico (RAPD)</b> .....	36
<b>II. OBJETIVOS</b> .....	39
<b>III. MATERIAL y METODOS</b> .....	43
<b>3.1 Muestreo</b> .....	45

3.1.1	Diseño de recogida de muestras.....	46
3.1.2	Descripción de las poblaciones.....	50
	GRAN CANARIA.....	51
	TENERIFE.....	59
	FUERTEVENTURA.....	61
	HARIA.....	63
	LANZAROTE.....	63
	TAMARGADA.....	65
	LA GOMERA.....	65
	MIRCA.....	68
	LA PALMA.....	68
	ELCHE.....	70
	<i>Phoenix theophrasti</i> .....	71
<b>3.2</b>	<b>Tratamiento de las muestras.....</b>	<b>72</b>
3.2.1	Almacenamiento de las muestras.....	72
3.2.2	Extracción de proteínas.....	72
3.2.3	Tampones de extracción.....	73
3.2.4	Almacenamiento de los extractos.....	73
<b>3.3</b>	<b>Sistemas enzimáticos estudiados.....</b>	<b>74</b>
<b>3.4</b>	<b>Sistemas de tampones de electroforesis.....</b>	<b>74</b>
3.4.1	Tris-Borato-Citrato 8.6.....	74
3.4.2	Morfolin-Citrato 6.1.....	74
3.4.3	Histidina 7.0.....	74
3.4.4	Histidina-Citrato 5.....	76
3.4.5	Tris-Citrato 7.2.....	76
3.4.6	Tris-Citrato 7.5.....	76
3.4.7	Tris-Citrato 7.9.....	76
3.4.8	Tris-Citrato 8.0.....	76
3.4.9	Tris-Citrato 8.2.....	76
3.4.10	Tris-Citrato 8.5.....	77
<b>3.5</b>	<b>Electroforesis.....</b>	<b>77</b>
2.5.1	Elaboración de los geles.....	77
3.5.2	Carga de las muestras en el gel.....	78

3.5.3 Condiciones de la electroforesis .....	78
3.5.4 Preparación del gel para la tinción.....	80
<b>3.6 Tinción de los sistemas enzimáticos estudiados.....</b>	<b>81</b>
3.6.1 Aconitasa.....	81
3.6.2 Alcohol Deshidrogenasa.....	82
3.6.3 Diaforasa.....	83
3.6.4 Enzima Málica.....	83
3.6.5 Esterasa.....	84
3.6.6 Fórmico Deshidrogenasa.....	84
3.6.7 Fosfatasa Ácida.....	85
3.6.8 Fosfatasa Alcalina.....	85
3.6.9 Fosfoglucoisomerasa.....	86
3.6.10 Fosfoglucomutasa.....	87
3.6.9 6-Fosfogluónico Deshidrogenasa.....	88
3.6.12 Glicerol-3-Fosfato Deshidrogenasa.....	88
3.6.12 Glucosa-6-Fosfato Deshidrogenasa.....	89
3.6.14 Glutamato Deshidrogenasa).....	89
3.6.15 Glutamato Oxalacetato Transaminasa.....	90
3.6.16 Iditol Deshidrogenasa.....	90
3.6.17 Isocítrico Deshidrogenasa.....	91
3.6.18 Lactato Deshidrogenasa.....	91
3.6.19 Málico Deshidrogenasa.....	92
3.6.20 Peroxidasa.....	93
3.6.21 Shiquímico Deshidrogenasa.....	94
3.6.22 Superoxido Dismutasa.....	94
<b>3.7 Interpretación genética de los zimogramas.....</b>	<b>95</b>
<b>3.8 Análisis de datos.....</b>	<b>95</b>
3.8.1 Diversidad genética.....	95
3.8.1.1 Medidas de la variabilidad genética.....	95
3.8.1.2 Diversidad genética por especie.....	97
3.8.1.3 Diversidad genética por islas.....	97
3.8.1.4 Diversidad genética por locus.....	97
3.8.1.5 Índices de diversidad genética de Nei (1973).....	97

3.8.2 Diferenciación genética de las poblaciones .....	97
3.8.2.1 Distancia genética entre poblaciones .....	97
3.8.2.2 Dendrograma UPGMA .....	98
3.8.2.3 Distancia genética entre islas .....	98
3.8.2.4 Distancia genética entre especies .....	98
3.8.2.5 Análisis de componentes principales .....	98
3.8.2.6 Coeficiente de diferenciación genética ( $F_{ST}$ ) .....	98
3.8.2.7 Flujo genético entre las poblaciones .....	99
3.8.2.8 Coeficiente de diferenciación genética entre islas ( $F_{ST}$ ) .....	99
3.8.2.9 Loci diagnóstico .....	99
3.8.3 Estructuras genéticas de las poblaciones .....	99
3.8.3.1 Equilibrio Hardy-Weinberg .....	100
3.8.3.2 Análisis de autocorrelación espacial .....	100
3.8.3.3 Determinación del Coeficiente de endogamia ( $F_{IS}$ ) .....	101
3.8.3.4 Desequilibrio gamético .....	101
<b>3.9 Amplificación al azar de ADN polimórfico (RAPD) .....</b>	<b>102</b>
3.9.1 Extracción de ADN .....	102
3.9.2 Almacenamiento de los extractos .....	103
3.9.3 Pruebas de concentración .....	103
3.9.4 Separación en geles de agarosa .....	104
3.9.5 Pruebas de dilución .....	104
3.9.6 Amplificación del ADN .....	105
3.9.7 Tinción de geles .....	107
3.10 Búsqueda de marcadores moleculares ( <i>screening</i> ) .....	107
<b>IV. RESULTADOS .....</b>	<b>111</b>
<b>4.1 Muestreo .....</b>	<b>113</b>
<b>4.2 Tratamiento de las muestras .....</b>	<b>114</b>
4.2.1 Almacenamiento de las muestras .....	114
4.2.2 Tampones de extracción .....	117
<b>4.3 Sistemas enzimáticos .....</b>	<b>117</b>

<b>4.4 Interpretación genética de los zimogramas</b> .....	120
4.4.1 Aconitasa (ACO).....	121
4.4.2 Alcohol deshidrogenasa (ADH).....	121
4.4.3 Enzima málica (ME).....	125
4.4.4 Fosfoglucoisomerasa (PGI).....	125
4.4.5 Fosfoglucomutasa (PGM).....	131
4.4.6 6-Fosfogluconico deshidrogenasa (6PGDH).....	137
4.4.7 Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa (G6PDH).....	141
4.4.8 Isocítrico deshidrogenasa (IDH).....	141
4.4.9 Málico deshidrogenasa (MDH).....	147
4.4.10 Shiquímico deshidrogenasa (SKDH).....	147
<b>4.5 Análisis de datos</b> .....	153
4.5.1 Frecuencias génicas y genotípicas.....	153
4.5.2 Niveles de diversidad genética.....	164
4.5.2 Niveles de diversidad genética.....	165
4.5.2.1 Diversidad genética por población.....	165
4.5.2.2 Diversidad genética por islas.....	169
4.5.2.3 Diversidad genética por especies.....	173
4.5.2.4 Diversidad genética por locus.....	174
4.5.2.5 Índices de diversidad genética de Nei (1973).....	175
4.5.2.5 Índices de diversidad genética de Nei (1973).....	176
<b>4.5.3 Diferenciación genética de las poblaciones</b> .....	176
4.5.3.1 Distancia genética entre poblaciones.....	176
4.5.3.2 Dendrograma UPGMA.....	178
4.5.3.3 Distancia genética entre islas.....	184
4.5.3.4 Distancia genética entre especies.....	184
4.5.3.5 Análisis de componentes principales.....	187
4.5.3.6 Coeficiente de diferenciación genética ( $F_{ST}$ ).....	189
4.5.3.7 Aislamiento por distancia.....	192
4.5.3.8 Flujo genético entre las poblaciones.....	192
4.5.3.9 Coeficiente de diferenciación genética entre islas ( $F_{ST}$ ).....	194
4.5.3.10 Loci diagnósticos.....	197





# I. INTRODUCCION



## INTRODUCCION

### 1.1 *Phoenix canarensis*

La palmera canaria, *Phoenix canariensis* (Hort. ex Chab.) es una especie endémica de las Islas Canarias, encontrándose en mayor o menor medida en todas las islas mayores del archipiélago. Es una monocotiledonea arborescente de larga vida (hasta 200 años), perteneciente a la familia de las Aracaceae (Palmae), y como todas las especies del género *Phoenix*, es dioica, presentando de esta forma, un pie masculino y otro femenino, que se diferencian únicamente en la morfología de su inflorescencia (Kunkel & Kunkel, 1974; Barrow, 1998). Una reciente revisión del género *Phoenix* describe la existencia de 13 especies (Barrow, 1998).

*Phoenix canariensis* Hort. ex Chab., fue descrita por Chabaud en 1882. a partir de un espécimen cultivado sin la asignación de un tipo. Posteriormente Moore (1971) designaría un lectotipo basado en las Figuras 66-68 del artículo de Chabaud. En la literatura clásica la referencia de *P. canariensis* es dada por Pliny (Hort, 1916) como *Palmeta catyotas ferentia*, el cual describe la observaciones de Juba: "...en Canaria también abundan los bosques de palmeras cargados de dátiles". Webb & Berthelot (1847) fueron los primeros en reconocer las diferencias entre la palmera canaria y la palmera datilera, describiendo la primera como *P. dactylifera* var. *jubae* Webb & Berthel. Posteriormente Christ (1885) le dio el estatus de especie denominándola *P. jubae* (Webb & Berthel.) D. H. Christ. Ninguno de estos nombres era utilizado comúnmente por los horticultores, los cuales tendían a llamarla como *P. cycadifolia* y *P. canariensis* (Neubert, 1873).

El nombre de *P. cycadifolia* fue validado por Regel (1879) con una pequeña descripción y una ilustración de una palmera creciendo en Atenas. La denominación de *P. canariensis* fue legitimizada por Chabaud (1882) con una descripción e ilustración de una palmera cultivada procedente de semillas originarias de las islas Canarias. A pesar, de la gran similitud entre la ilustración de Regel (1879) y la palmera canaria, Beccari (1890) considera a *P. cycadifolia* un sinónimo de *P. dactylifera*. Sin embargo Moore (1971) considera *P.*

*cycadifolia* más similar a *P. canariensis* que a *P. dactylifera*, y la considera como un sinónimo de la primera. El nombre de *P. cycadifolia* es anterior al de *P. canariensis* en tres años, por lo que tendría preferencia en la nomenclatura, pero las dudas existentes alrededor de la identidad de *P. cycadifolia* y la gran familiaridad de los botánicos y los horticultores con el nombre de *P. canariensis* han hecho que se mantenga y acepte esta nominación para la palmera datilera de las Islas Canarias (Barrow, 1998; Moore, 1963).

*P. canariensis* se describe con un tronco grueso (hasta unos 60 u 80 centímetros, y a veces más de 1 metro) de entre 12 a 15 metros de altura, sin retoños en su base (Figura 1). La copa es densa, 60 a 100 hojas, de color verde intenso, que cae de forma elegantemente arqueada. Los frondes pueden alcanzar los 7 metros, presentando hasta 150 foliolos subcoriáceos y flexibles. Estos se convierten en espinas cortas y rígidas de color amarillento hacia la base de la hoja. Las flores tanto masculinas como femeninas se presentan en inflorescencias, en pánculas, densas de color blanquecino, de hasta 1,5 metros de largo. La inflorescencia masculina es más cerrada y corta, asemejándose a la cola de un caballo, mientras que la inflorescencia femenina es mucho más abierta y los espádices más largos. Los frutos (támaras o támara) son bayas en un principio de color verde, aunque cuando maduran presentan un color amarillento-anaranjado. Las támara presentan forma ovoides de 2 cm de largo, con poca pulpa y de amargo sabor (Kunkel & Kunkel, 1974).

La palmera canaria se encuentra muy emparentada con *P. dactylifera* (palmera datilera) la cual está presente también de forma significativa en el archipiélago. Sin embargo, la palmera datilera, presenta un tronco más delgado (de 30 a 40 centímetro generalmente, y sólo en algunos casos hasta unos 80 centímetros), llegando a alcanzar una altura de hasta 20 metros, pudiendo presentar retoños en su base (Figura 2). La copa es abierta y menos densa que en la palmera canaria, entre 20 a 50 hojas, de color verde-glaucos. Los frondes, de hasta 6 metros de largo, presentan la mitad de los foliolos que en la palmera canaria, estando la superficie de los mismos cubierta de un polvillo blanquecino y cereo. Hacia la base de la hoja se convierten en espigas cortas

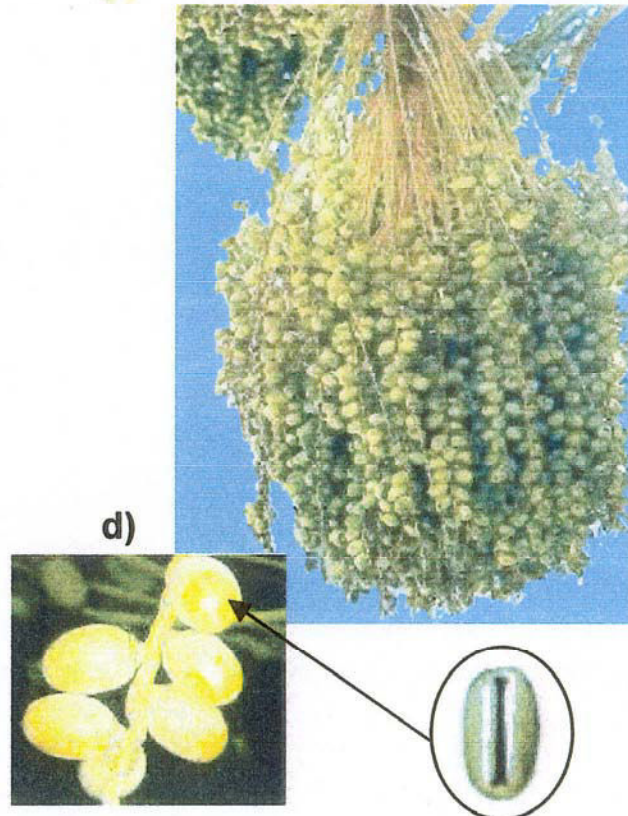
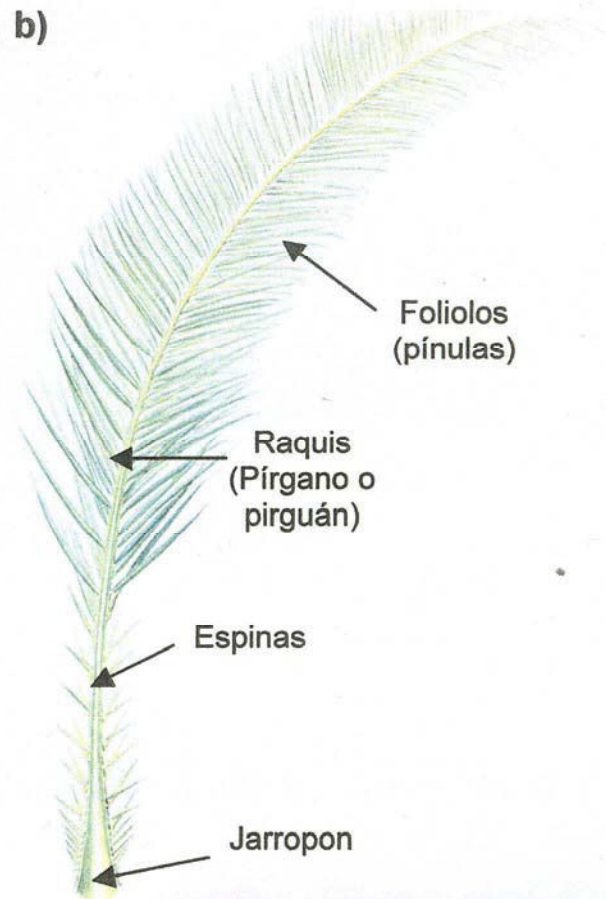


Figura 1. a) Fotografía de una típica palmera canaria (*Phoenix canariensis*) mostrando los diferentes rasgos morfológicos característicos de la especie, b) dibujo esquemático de la hoja de palmera canaria, c) fotografía de la inflorescencia masculina, con la agrupación de las flores (espiga) en detalle, mostrando una de las flores en aumento, e) racimo de támaras (tambaras), con un grupo de estas en detalle y una semilla.



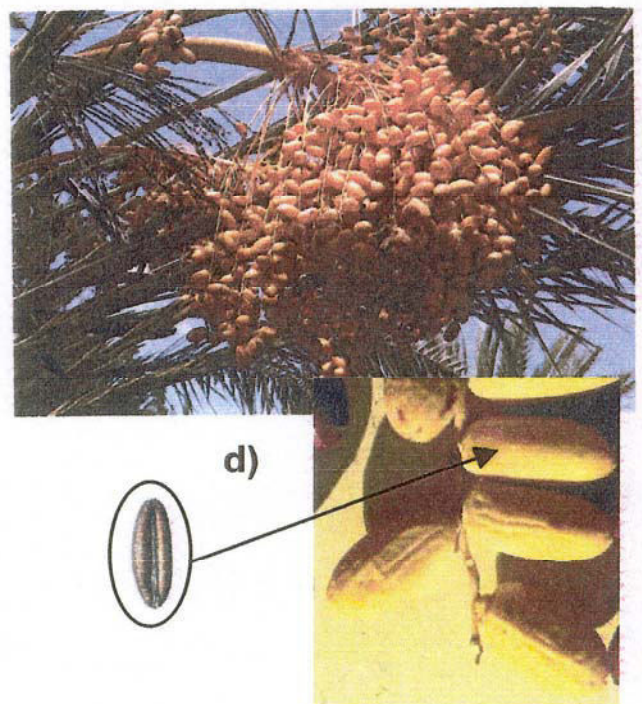
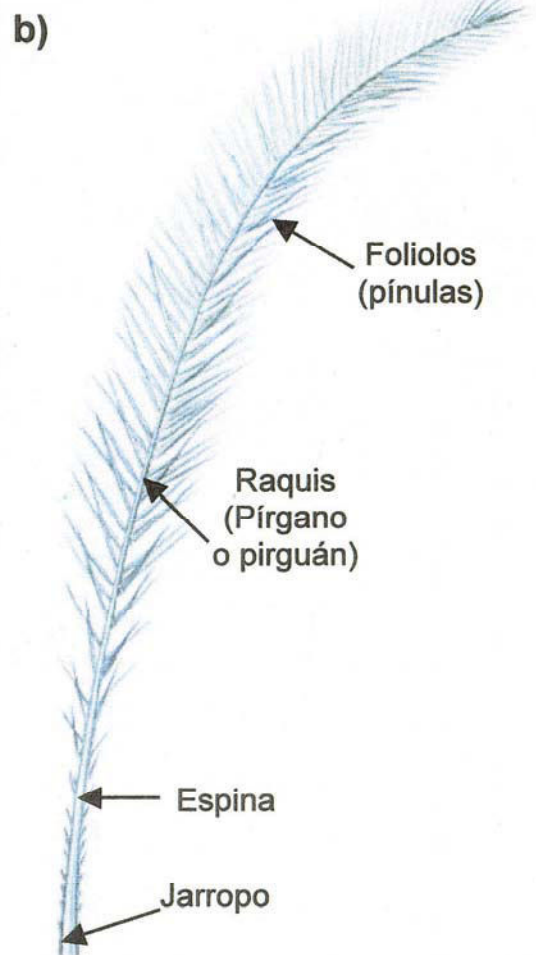
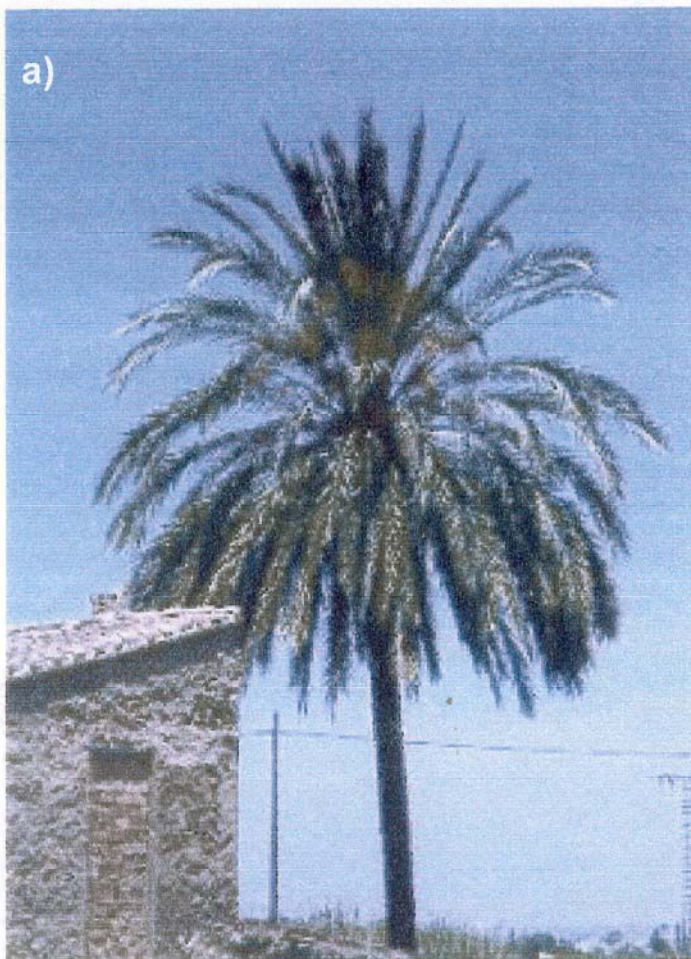


Figura 2. a) Fotografía de una típica palmera datilera (*Phoenix dactylifera*) mostrando los diferentes rasgos morfológicos característicos de la especie, b) dibujo esquemático de la hoja de palmera datilera, c) inflorescencia masculina, con la agrupación de las flores (espiga) en detalle, mostrando una de las flores aumento, d) racimo de dátiles, mostrando un conjunto de estos en detalle y una semilla.





de color verdoso. Las hojas son erectas, suberectas o algo arqueadas. Las flores son blancas y fragantes, en inflorescencias de hasta 1,25 metros de largo. Los frutos (dátiles) son mayores y más carnosos que en el caso de la especie Canaria, generalmente de color anaranjado, aunque tanto el color como el tamaño de los mismo depende de la variedad. A diferencia del endemismo canario, ésta se encuentra ampliamente distribuida desde el Norte de Africa hasta el Suroeste de Asia, siendo su origen motivo de discusión en la actualidad.

La similitud morfológica de ambas especies, la gran variabilidad morfológica que presenta la palmera canaria y la elevada fertilidad interespecífica que muestran las especies del género *Phoenix* a cruzarse entre ellas (Corner, 1966; Barrow, 1998; Del Cañizo, 1991; Hodel, 1995), describiéndose la existencia de individuos híbridos de *P. canariensis* y *P. dactylifera* en las islas Canarias (Kunkel & Kunkel, 1974; Ceballos & Ortuño-Medina, 1976; Montesinos, 1979; Morici, 1988; Niebla Tome, 1990; Naranjo & Cardona, 1995), que se ve facilitada por el hecho de que ambas especies presentan el mismo número de cromosomas,  $2n = 36$  (Borgen, 1970), conlleva que actualmente la clasificación e identificación morfológica de las palmeras auténticamente canarias sea muy dificultosa y con un elevado factor subjetivo. Asimismo, en estado juvenil, las morfologías de ambas especies son exactamente iguales, y por tanto imposibles de distinguir por los métodos tradicionales. Este problema ha conducido a la plantación de palmeras jóvenes, consideradas canarias, que posteriormente y después de los años han demostrado su carácter híbrido o datilero. Todo esto se ve agravado por la introducción de especies exóticas en las islas, favoreciendo la hibridación y pérdida de entidad genética de la palmera canaria. En palabras del profesor D. Jaime O'Shanahan: "Es preciso sensibilizarnos ante el grito de angustia que la palmera canaria lanza ante su paulatina desaparición a base de ser atacada en lo más profundo de su ser al importarse ejemplares de otras variedades que, plantadas a su vera, con los años producen híbridos, materializando su destrucción genética, tiro de gracia a su definitiva destrucción" (Oliva-Tacoronte, 1985).

## 1.2 Distribución

La palmera canaria se encuentra en todas las islas mayores del archipiélago de manera aislada o formando palmerales, sin embargo en la isla de el Hierro los palmerales casi están ausentes, encontrándose sólo “algunas palmeras” aisladas tal y como describió Glass (1764). En las otras destacan los palmerales de Valle Gran Rey, Vallehermoso, Tazo y Taguluche en la Gomera; Barranco de Tirajana, Barranco de Guinguada, Fataga y Oasis de Maspalomas en Gran Canaria; Vega de Río Palmas y Pájara en Fuerteventura; Haría en Lanzarote; Las Breñas en La Palma y Rambla de Castro en Tenerife (Serrada *et al.*, 1988; Oliva-Tacoronte, 1985), encontrándose los mayores palmerales en las islas de La Gomera, Gran Canaria, Fuerteventura y Lanzarote. Es en las dos primeras islas mencionadas, Gran Canaria y La Gomera, donde es mayor su presencia y está más ampliamente la especie distribuida.

En todas las islas la vegetación actual supone un relicto de la posible vegetación que existía en las islas antes de la conquista normando-castellana (1402-1496). La colonización, el cultivo, la urbanización y finalmente el turismo han reducido drásticamente la cubierta vegetal de las islas, concretamente, el bosque termófilo, piso de vegetación en la que se encuentra la palmera canaria, ha sido arrasado en casi todas las islas debido a que sus áreas potenciales corresponden a las zonas más favorables para el establecimiento de las grandes poblaciones y caseríos, así, como los cultivos que llevan aparejados. A esto hay que añadirle el interés económico, sobre todo en el pasado, que presenta la palmera canaria y su congénere africano, la palmera datilera, que ha llevado a que el medio natural en el que viven estas plantas esté tan alterado que es difícil conocer con certeza la distribución original de *Phoenix canariensis* en el archipiélago Canario (Rodríguez *et al.*, 1997). Sin embargo se sabe que su distribución primitiva era muy superior a la actual, como se desprende de las innumerables citas históricas existentes (Bethencourt, 1402; Nicoloso da Recco, 1341; Berthelot, 1839; Morales, 1984), sirva como ejemplo la mención que hace Escudero de la isla de Gran Canaria en 1639 (Morales, 1984):

“...toda la isla era un jardín, toda poblada de palmas, porque de un lugar que llaman Tamaraceite, quitamos más de sesenta mil palmitos y de otras infinitas y de todo Telde y Arucas “

Fruto de la gran importancia que ha jugado, y sigue jugando, esta especie en el archipiélago Canario es el gran número de toponimias existentes al respecto. Es curioso observar como todos los nombres que hacen referencia a nuestra *Phoenix* lo hacen como palma y palmar y nunca como palmera o palmeral. Así, la ciudad de Las Palmas debe su nombre al gran número de palmeras que ahí existían y sobre todo a tres de ellas que eran muy altas (Oliva-Tacoronte, 1985). De igual manera, el nombre de Tamaraceite (barrio de Las Palmas de Gran Canaria) deriva de támara, fruto de la palmera canaria, por la gran cantidad de palmeras que ahí se daban. También encontramos toponimias en Las Palmas de Anaga (Tenerife), Las Tres Palmas (barrio de Las Palmas de Gran Canaria), El Palmital (Guía, Gran Canaria), La Palmita (La Gomera y Barlovento en La Palma), Barranco de La Palma (Agaete, Gran Canaria), El Palmar (Buenavista, Tenerife), El Palmar (Arona en Tenerife, Hermigua en La Gomera y Teror en Gran Canaria), Palmarejo (Valle de Santiago, La Gomera), Vega de Río Palma (Betancuria, Fuerteventura) etc.

### 1.3 Ecología

Las manifestaciones naturales de la palmera canaria son las formaciones boscosas de palmerales, donde la palmera es casi la única especie de porte arbóreo. Se muestra muy agresiva en la captación de agua, no permitiendo el arraigo de otras especies (en palmeral puro) que no sea la suya, aunque casi siempre se muestra en asociaciones o con el intrusismo de especies de fácil arraigo o de rápido crecimiento (Delgado, 1986).

También forma parte de los cauces de barrancos cercanos al mar, pero no directamente influenciadas por la brisa marina, alcanzando su óptimo desarrollo en el fondo y laderas de los mismos, donde hay suficiente humedad edáfica.

La palmera canaria se encuentra distribuida en el piso basal y el bosque termófilo. En su estado climático, éste piso de vegetación está caracterizado por la presencia de: *Juniperus phoenicea* (sabina), *Olea europea* spp.

*cerasiformis* (acebuche), *Bosea yervamora* (hediondo), *Maytenus canariensis* (peralillo), *Visnea mocanera* (mocán), *Dracaena draco* (drago) y la propia palmera canaria (*Phoenix canariensis*) entre otras. Igualmente se encuentra muchas veces asociada con tarajales, almácigos y otras especies de condiciones mesófilas. La palmera canaria muestra una gran variabilidad ecológica, pudiendo subir hasta los 1000 metros de altitud, por lo se ha descrito como la especie del género *Phoenix* más resistente al frío, aunque tiene su óptimo desarrollo entre los 50 y los 300 metros; casi siempre en lugares pedregosos (Quintero, 1985).

Dede el punto de vista fitosociológico, la palmera canaria se encuentra en la asociación *Phoenix canariensis* – *Plocama pendula* (balo o bufo), por lo que no resulta extraño encontrar ambas especies juntas en la naturaleza.

Por otro lado, las palmeras constituyen desde el punto de vista ecológico, un excelente hábitat para muchas especies de la avifauna Canaria. Así, sus tamaras forman parte de la dieta alimenticia de mirlos y cuervos, principalmente. Los caídos al suelo suelen ser roídos por ratas y ratones. Además, las propias palmeras suelen ser cazaderos, lugar de nidificación o dormitorio de rapaces como el cernícalo, el búho y más raramente la lechuza. También nidifican en ellas especies como el mirlo, tórtolas, gorriones y otros paseriformes. Más esporádicamente se observan nidos de abubilla, mosquiteros o herrerillos buscando insectos a lo largo de sus escamosos troncos (Serrada *et al.*, 1988).

Los palmerales de *Phoenix canariensis* han sido incluidos como hábitats naturales de interés comunitario para cuya conservación es necesario designar zonas especiales de conservación. La Directiva Hábitat de la Unión Europea de conservación (Directiva 92/43/CEE de 21 de Mayo de 1992) tiene como objetivo garantizar una mínima conservación in situ de la biodiversidad que la Unión Europea tiene la obligación de preservar en el contexto mundial.

## 1.4 Cultura de la palmera

Debido a su gran aprovechamiento la palmera fue cultivada en Canarias desde la antigüedad, siendo los usos que de ella se hacían, y todavía se siguen

haciendo, muchos y variados. La támara, aunque su carne es pobre y amarga, fue utilizada en épocas de escasez, y sigue usándose hoy en día como forraje para el ganado. Las hojas eran empleadas por los aborígenes como vestimenta, utilizando las púas de las mismas como agujas. También eran utilizadas en las ceremonias religiosas llegando hasta nosotros casi de la misma manera aunque perdiendo los elementos religiosos, en la fiesta de La Rama, siendo la más conocida y pura la del Valle de Agaete en Gran Canaria (Oliva-Tacoronte, 1985). En la actualidad se siguen usando los palmitos para la realización de cestas, sombreros, esteras, sogas, etc., además de servir como alimento para el ganado.

Los troncos fueron aprovechados para construir casas, como las primeras que se construyeron en la ciudad de Las Palmas de Gran Canaria (Torriani, 1599). En la actualidad, se emplean como colmena o para la elaboración de bancos y taburetes.

La inflorescencia al igual que la hoja de la palmera son usadas como escobas para barrer, incluso, la propia palmera en sí, se utiliza como linde para delimitar los terrenos.

## **1.5 Introducción a la técnica de la electroforesis isoenzimática.**

La mayoría de los polímeros biológicos, tales como proteínas y ácidos nucleicos, tienen grupos ionizables que normalmente les confieren carga negativa en disoluciones acuosas. En el caso de las proteínas, esta ionización depende directamente de pH de la solución donde se encuentran y de los grupos químicos capaz de ionizarse.

En una extracción proteica existe una gran diversidad de proteínas en cuanto a carga y masas por lo que les confiere una migración diferencial al ser sometidas a un campo eléctrico, constituyendo la base de las técnicas electroforéticas aplicadas a proteínas.

La electroforesis es muy versátil y constituye una de las tres técnicas más usadas en la separación de polímeros moleculares, junto con la cromatografía líquida de alta presión y la ultracentrifugación (Gordon *et al.* 1988).

A pesar de su popularidad y del gran número de artículos y manuales, donde se describe ampliamente la técnica (Brewer, 1970; Maurer, 1971;

Oelshlegel & Stahmann, 1973; Harris & Hopkinson, 1976; Carr & Johnson, 1980; Hames & Rickwood, 1982; Shields *et al.*, 1983; Soltis *et al.*, 1983; Weeden & Weedel, 1989; Kephart, 1990) ésta no se encuentra estandarizada para todos los organismos, debido fundamentalmente a la gran cantidad de variables que afectan la preparación, separación y resolución electroforética, siendo común que cada autor emplee una metodología diferente, incluso a igualdad de organismos y tejido analizado (Kephart, 1990).

## 1.6 Aplicación de las técnicas electroforéticas en la genética de poblaciones.

El descubrimiento de las isoenzimas como una consecuencia de los genes en los organismos, hizo considerar la técnica de electroforesis isoenzimática como una metodología muy eficaz en la detección de mutaciones. Esta aplicación dio una nueva dimensión al estudio de la acción de los genes que anteriormente se basaba en alteraciones de los caracteres morfológicos, muchas veces difíciles de interpretar o realizar.

Medir y caracterizar la diversidad genética a través de las variantes morfológicas presenta el principal inconveniente de que el fenotipo es el resultado de la acción conjunta del genotipo y el medio ambiente, por lo que en muchos casos no sabemos en que medida la variedad que observamos en la especie se debe a factores genéticos y no ambientales (Falk & Holsinger, 1991; Hillis *et al.*, 1996). De esta forma, organismos con idéntico genotipo en distintas condiciones ambientales pueden presentar diferente fenotipo, y viceversa, es decir, organismos con diferente genotipo, en las mismas condiciones ambientales pueden presentar el mismo fenotipo para un determinado carácter (Falk & Holsinger, 1991; Hillis *et al.*, 1996).

Por otro lado, determinar el genotipo de los organismos a través de la observación y el análisis de variantes morfológicas es un proceso que requiere cruces controlados bajo condiciones ambientales homogéneas estrictas, y

observar al mismo tiempo que caracterizar la descendencia resultante y determinar el mecanismo de herencia de los caracteres en estudio. Pero realizar cruces controlados y esperar a ver la descendencia en especies vegetales no es siempre factible. Así, por ejemplo en la palmera canaria los individuos no presentan su primera floración hasta los 4 años y no adquieren el tamaño adulto hasta muchos años después.

Además muchas de las variaciones fenotípicas observadas en poblaciones naturales no presentan una segregación Mendeliana simple (1:1 ó 1:3), porque esas diferencias fenotípicas son medioambientales en su origen, y por tanto no se espera que presenten una herencia Mendeliana, es decir, el efecto medioambiental sobre los diferentes caracteres puede ser suficientemente fuerte como para enmascarar la segregación genética. Por otro lado, el factor genético en algunos caracteres puede estar determinado por el efecto conjunto de dos o más genes, y la segregación de uno de los genes estar "enmascarada" por la segregación de otros genes. Como sucede con la mayoría de los caracteres morfológicos, los cuales están controlados por múltiples genes (poligénica) por lo que su estudio resulta muy complicado (Falk & Holsinger, 1991; Hillis *et al*, 1996).

Finalmente, la variación morfológica puede ser muy complicada de cuantificar en algunos caracteres y esta cuantificación puede ser muy subjetiva, depende del investigador, ya que en muchos casos la diversidad filogenética es cuantitativa más que cualitativa.

La aplicación genética de la electroforesis isoenzimática se basa en la colinearidad "un gen – una proteína", considerando que las isoenzimas son las consecuencias bioquímicas de la sustitución, delección o adición de aminoácidos que afectan la migración electroforética de la enzima. Así, el análisis de las estructuras proteicas mediante electroforesis es, indirectamente, el análisis de un gen (Gottlieb, 1977; Ayala, 1982). Es precisamente esta simple relación entre las bandas detectadas en un gel y la secuencia nucleotídica de los genes la que hace a la electroforesis isoenzimática una potente herramienta analítica en genética.

King & Ohta (1975), propusieron el término de electromorfo para designar las diferentes bandas, de procedencia genética, que aparecían en la



electroforesis, considerando que un electromorfo puede ser, en realidad, un grupo de isoalelos.

El desarrollo de la técnica en el análisis genético llevó a algunos autores (Harris & Hopkinson, 1976; Gottlieb, 1977), a clasificar las isoenzimas no secundarias (isoenzimas secundarias son aquellas bandas isoenzimáticas sin una naturaleza genética demostrada), en dos grupos, denominando aloenzimas aquellas formas diferentes de una enzima que estuviesen especificadas por diferentes alelos de un único gen, manteniendo el término de isoenzimas si sus polipéptidos están codificadas por más de un locus génico.

Posteriormente el término isoenzima ha sido modificado por la Unión Internacional de Nomenclatura Bioquímica (1984), y las isoenzimas secundarias no son consideradas como tales isoenzimas, ya que en parte pueden aparecer debido exclusivamente a la técnica. Otros autores (Weeden & Wendel, 1989; Werth, 1989) diferencian el locus y el producto isoenzimático aplicando el término loci isoenzimático en vez de isoenzima. Por otro lado, el término aloenzima sólo se aplica cuando las bandas tienen una naturaleza genética demostrada (Kephart, 1990).

Las ventajas de la técnica, así como su base físico-química han sido ampliamente descritas por varios autores, existiendo una amplia bibliografía dedicada a plantas superiores (Gottlieb, 1981; Ayala, 1982; Tanksley & Orton, 1983; Soltis & Soltis, 1989; Kephart, 1990; Murphy *et al.*, 1996; Weir, 1996; Griffiths, *et al.*, 1997), aplicándose con éxito, no sólo en la identificación interespecífica (Siedlewska & Prus-Glowacki, 1994; Hedren, 1997; Gallagher *et al.*, 1997), sino en la identificación de variedades de una misma especie en un gran número de vegetales (Rieseberg *et al.*, 1989; Francisco-Ortega *et al.*, 1992; Jenczewski *et al.*, 1999). Así, esta técnica también ha sido utilizada en *Phoenix dactylifera* para identificar cultivos y variedades dentro de la especie. De esta forma Torres & Tisserat ya en 1980, utilizando la electroforesis isoenzimática describieron los primeros marcadores moleculares para *P. dactylifera*, para ello utilizaron cinco sistemas enzimáticos (alcohol deshidrogenasa, esterasa, glutámico oxalacético transaminasa, fofoglucoisomerasa y fosfoglucomutasa) que codificaban siete loci con 14 alelos. Baaziz & Saaidi (1988), utilizan el bandeo producido por la actividad esterasa y peroxidasa para identificar cultivos de palmera datilera. En el mismo

sentido, Booij *et al.* (1995), caracterizan trece cultivos de *Phoenix dactylifera* en Arabia Saudí, Argelia y Marruecos mediante electroforesis isoenzimática, utilizando cinco sistemas enzimáticos (alcohol deshidrogenasa, 6-fosfogluconato deshidrogenasa, fosfoglucoisomerasa, glucosa 6-fosfato deshidrogenasa y esterasa). Estos autores encuentran genotipos isoenzimáticos que permiten diferenciar los distintos cultivos estudiados. Posteriormente, Bendiab *et al.* (1998) realizan un estudio similar también en cultivos de palmera datilera de Marruecos analizando tres sistemas enzimáticos (esterasa, glutámico oxalacético transaminasa y endopeptidasa). Mediante los fenotipos generados en el bandeo de la electroforesis llegan a identificar los distintos cultivos de palmera datilera. Bennaceur *et al.* (1991) en su trabajo identifican cultivos de *Phoenix dactylifera* en Argelia mediante los genotipos isoenzimáticos (siete enzimas-16 loci), además de determinar la diversidad genética de los mismos.

En *Phoenix canariensis* Sosa *et al.* (1998) mediante electroforesis isoenzimática identifican loci diagnósticos entre poblaciones de *P. dactylifera* y *P. canariensis* de Gran Canaria. Aunque nuestros ensayos posteriores demostraron que el número de poblaciones estudiadas (dos poblaciones de palmera canaria y una de datilera) era muy bajo, y estos loci perdían su carácter de marcadores moleculares cuando se ensayaban en un mayor número de poblaciones.

Buth (1984) revisa la aplicación de los datos de isoenzimas y aloenzimas para el problema sistemático en general, y Mabee & Humphries (1993) y Murphy (1993) proveen una reciente evaluación de los métodos y sugerencias para el análisis filogenético. En general, la filogenia basada en caracteres moleculares (isoenzimas) es más eficaz cuanto más cercanas sean las dos especies estudiadas

Entre las ventajas que tiene la aplicación de la electroforesis isoenzimática en plantas cabe destacar que la aplicación genética se basa en la correlación directa entre isoenzimas y genes "un gen - una proteína", (Gottlieb, 1977; Wendel & Weeden, 1989; Griffiths, *et al.*, 1997). Los genes que codifican las isoenzimas son codominantes lo que hace que no existan enmascaramientos

de genes debido a dominancia o recesividad (van der Bank et al., 2000). El análisis genético se efectúa en el mismo momento en que se realiza la electroforesis, sin necesidad de esperar la aparición de descendencias (van der Bank et al., 2000). Las enzimas que se estudian están escasamente influenciadas por el ambiente externo, pudiendo en muchos casos, compararse enzimas, y por tanto genes, de lugares completamente diferentes, lo cual hace de la técnica una herramienta muy útil en el estudio de relaciones evolutivas entre diferentes poblaciones y especies. Es posible identificar genes isoenzimáticos que sean exclusivos de cada especie o población (genes diagnóstico), lo cual permitiría identificar en un corto espacio de tiempo (lo que dura la electroforesis), y con una pequeña porción de tejido, la pertenencia de una planta a una especie (o población) u otra. Se requiere sólo una pequeña muestra de material biológico para realizar el estudio, pudiéndose comparar una gran cantidad de individuos en un sólo análisis. Es, por tanto, una técnica no destructiva aplicable a cualquier estadio de la planta. Es posible utilizar individuos en el estadio de plántulas y retener solamente los genotipos deseados, lo que supone un ahorro de tiempo, espacio y dinero en los proyectos de repoblación.

A estas ventajas hay que añadir que las tasas de evolución de los caracteres moleculares basados en isoenzimas son más constantes que los caracteres morfológicos (Soltis & Soltis, 1989; Weir, 1996; Hartl & Clark, 1997). Además estos caracteres son más objetivos, al contrario que sucede con muchos caracteres morfológicos.

También, y debido a la consolidación de la electroforesis isoenzimática se ha desarrollado una fuerte base estadística con una soporte matemático sólido, así como multitud de programas de análisis de datos genéticos para el estudio de la diversidad genética dentro de las especies y poblaciones. Por ello, es posible cuantificar la divergencia genética entre poblaciones y especies mediante la aplicación de estadísticos desarrollados para tal fin, siendo el más empleado la Distancia Genética de Nei (1972), que calcula el porcentaje de genes diferentes entre dos poblaciones o especies. Finalmente, permite calcular el nivel de variabilidad genética existente dentro de cada especie y conocer la

estructura genética de las poblaciones naturales, lo cual constituye un aspecto prioritario en los programas de conservación biológica (UNEP, 1992).

La importancia de la documentación sobre los niveles y distribución de la diversidad genética en especies para designar estrategias de conservación óptimas está ampliamente reconocida por muchos autores (Frankel, 1974; 1982; Brown, 1978; Hamrick, 1983; Soulé & Simberloff, 1986; Moran & Hopper, 1987; Sampson *et al.*, 1988; Eguiarte *et al.*, 1992; Eperson & Li, 1997; Greef & Triest, 1999; Francisco-Ortega *et al.*, 2000)

A pesar de las ventajas de la técnica, esta no se encuentra exenta de desventajas, entre las que podemos destacar:

- 1.- Debido a la redundancia en el código genético, muchos cambios nucleotídicos no hacen variar la secuencia de aminoácidos en las proteínas por lo que puede existir cambio nucleotídico sin alteración aminoácida en las proteínas, y por tanto indetectable mediante electroforesis.
- 2.- Sólo se pueden detectar aquellas sustituciones de aminoácidos que hagan variar la carga neta de las proteínas. Esto quiere decir que muchas de las bandas con igual movilidad en el gel no necesariamente indican una secuencia de aminoácidos idéntica. 16 de los 20 aminoácidos son electroforéticamente neutrales en el rango de pH empleados en los tampones de los geles. Se ha estimado que la proporción de mutaciones puntuales detectadas por electroforesis es aproximadamente del 25-30% (King & Wilson, 1975; Weir, 1996). Por la tanto, la variabilidad genética detectada por las técnicas electroforéticas convencionales constituye una estima por defecto (Ayala, 1982).
- 3.- Muchas veces la interpretación genética de las bandas es complicada si el número de genes que están actuando es elevado, siendo imprescindible la realización de cruces y análisis de la descendencia para poder entender bien la estructura genética del organismo. En ocasiones, la aparición de isoenzimas secundarias hace que el zimograma sea muy complejo

obligando a realizar gran cantidad de controles para distinguir las bandas de origen genético de aquellas que no lo son.

- 4.- Los datos electroforéticos no nos indican el número de sustituciones nucleotídicas que existen entre dos alelos o genes.
- 5.- Sólo se pueden detectar genes estructurales que codifican para enzimas solubles, lo que supone solamente un 30% de las proteínas son susceptibles de análisis en electroforesis (Weir, 1996).

Por último, la utilización de datos isoenzimáticos para establecer filogenias presenta una serie de problemas. Primero, no todos los cambios en el genoma se reflejan en la secuencia de aminoácidos de las proteínas, por lo que no podemos comparar tasas de evolución basadas en proteínas con aquellas establecidas mediante la variación directa de la secuencia de nucleótidos. Segunda, las isoenzimas son ineficientes para comparar organismos muy distantes en términos evolutivos (van der Bank *et al.*, 2000). Tercero, las isoenzimas presentan otras fuentes de variación fenotípica, ya que pueden sufrir transformaciones citoplasmáticas, originando bandas de diferente movilidad.

A pesar de estas desventajas, la electroforesis isoenzimática ha sido una de las técnicas más empleadas en el estudio genético de las poblaciones (Ayala & Powel, 1972; Crawford & Smith, 1982; Baaziz & Saaidi, 1988; Hamrick & Godt, 1990; Bennaceur *et al.*, 1991; Shapcott, 1994; Elisiário *et al.*, 1999; Franceschinelli & Kesseli, 1999; Takahashi *et al.*, 2000), considerándose una técnica muy adecuada para la determinación de la variabilidad genética de las poblaciones (Ayala, 1982; Francisco-Ortega *et al.*, 1992; Hogbin *et al.* 1997; Allphin *et al.*, 1998; Godt & Hamrick 1998), así como la estructuración genética en el tiempo (Levin, 1976; Linhart *et al.*, 1979; Caujapé-Castells & Pedrola-Monfort, 1997) y en el espacio (Schoen & Latta, 1991; Schnabel *et al.*, 1991; Shapcott, 1995a, 1995b; Caujapé-Castells *et al.* 1999). Además, la técnica isoenzimática ha sido utilizada para caracterizar e identificar especies cercanas, variedades ecológicas e híbridos naturales o artificiales (Rieseberg *et*

*al.*, 1989; Siedlewska *et al.*, 1994; Booij *et al.*, 1995; Beniab *et al.*, 1998; Elisario *et al.*, 1999). De hecho, una revisión de la literatura científica de mayor índice de referencias de impacto centrada en los dos últimos años (1999 y 2000) podemos encontrarnos hasta 300 artículos que han empleado la variación isoenzimática para caracterizar la variabilidad genética en poblaciones vegetales.

En el caso particular de la flora de Canarias constituye una herramienta ideal en el esclarecimiento de los mecanismos colonizadores y evolutivos de las especies desde su llegada a las islas. Siendo el archipiélago canario islas oceánicas, y comprobada la existencia de especiación mediante evolución radiativa y vicarianza, el estudio de la evolución de la flora en las mismas mediante electroforesis isoenzimática, las hace aún más atractiva. Un reflejo de esto son los múltiples estudios isoenzimáticos de diversidad genética existentes en diferentes especies de la flora Canaria: *Cistus* L. (Batista *et al.*, 1999), *Lobularia* Desv. (Borgen, 1996), *Lolium* L. (Charmet & Balfourier, 1994), *Argyranthemum* (Francisco-Ortega *et al.*, 1995, 1996, 1997), *Chamaecytisus* Link (Francisco-Ortega *et al.*, 1992), *Cheirolophus* (Garnatje *et al.*, 1998), *Babcockia Boulos* (Kim *et al.*, 1999), *Lactucosonchus* (Sch. Bip.) Svent. (Kim *et al.*, 1999), *Prenanthes* L. (Kim *et al.*, 1999), *Sonchus* (Kim *et al.*, 1999), *Sventenia* Font Quer (Kim *et al.*, 1999), *Taekholmia* (Kim *et al.*, 1999), *Brrassica* L. (Lázaro & Aguinagalde, 1998), *Avena* L. (Morikawa & Leggea, 1990), *Lolium* (Oliveira *et al.*, 1995), *Androcymbium* (Pedrola-Monfort & Caujapé-Casrells, 1994, 1996), *Dactylis* L. (Sahuquillo & Lumaret, 1995).

Así mismo, se han realizado diversos trabajos sobre diversidad genética en *Phoenix* mediante la técnica de la electroforesis isoenzimática; Bennaceur *et al.* (1991) analizan la variabilidad genética de diferentes cultivos de *P. dactylifrea* en Argelia mediante electroforesis isoenzimática utilizando siete sistemas enzimáticos (16 loci). Estos autores encuentran una muy alta diversidad genética en las poblaciones analizadas ( $A = 2.28$ ;  $P = 100$ ), la cual estaba contenida principalmente dentro de las poblaciones ( $H_T = 0.393$ ;  $H_S = 0.367$ ). Además, se utilizan los genotipos isoenzimáticos para identificar los diferentes cultivos analizados.

En *Phoenix canariensis* Sosa *et al.*, (1998) realizan un estudio de la diversidad genética en las poblaciones de palmera canaria. Aunque el número

de individuos analizados no es muy alto si detectan una elevada diversidad genética ( $A = 1.75$ ;  $P = 58.3$ ;  $He = 0.246$ ).

Fuera del campo de la genética de poblaciones encontramos, también, gran número de trabajos sobre diferentes aspectos de la genética en *Phoenix dactylifera*. Así existen trabajos sobre la composición de proteínas (Sekhar & Demason, 1988), estudios filogenéticos de bancos de germoplasma con marcadores moleculares (Trifi *et al.*, 2000), publicaciones sobre aislamiento y análisis del ADN genómico y mitocondrial (Al *et al.*, 1994; Benslimane *et al.*, 1994), estudio del polen mediante isoenzimas (Al, 1992), búsqueda de marcadores moleculares de detección y resistencia a enfermedades (Harrison *et al.*, 1992; Bendiab *et al.*, 1993), así como análisis genéticos de la germinación de semillas (Samarawira, 1988).

## 1.7 Metodología de la electroforesis isoenzimática

### 1.7.1 Tamaño muestral y número de loci

Muchos autores (Lewontin, 1972; Brown, 1978; Weir, 1996; Baverstock & Moritz, 1996) consideran que para poder obtener una estima razonable de la variabilidad genética en poblaciones naturales por electroforesis isoenzimática, es esencial tener en cuenta las siguientes condiciones:

Es necesario, tanto un adecuado tamaño de muestra, (entre 50 y 100 individuos por lugar de recogida) como la aleatoriedad del muestreo, eligiendo el mayor número de localidades posibles, con una amplia variedad de ambientes. Así, Chakraborty (1992) estima que una muestra de 50 individuos es necesaria para detectar alelos con una frecuencia menor a 0.05 ( $p > 0.05$ ) en un loci hipervariable con una probabilidad del 95%.

Debe analizarse un gran número de loci. Este aspecto es incluso más importante que el análisis de un gran número de individuos, llegándose a demostrar que la estimación de la distancia genética se ve mucho más

afectada por el número de loci analizados que por el número de individuos muestreados (Gorman & Renzi, 1979; Nei, 1978). Cheney (1985) estima que se han de analizar un mínimo de 15 a 20 loci, aunque en muchos trabajos el número de loci se reduce a 10 (Weir, 1996). El conjunto de loci analizados ha de ser diverso, y no debe elegirse condicionado por variabilidades ya conocidas, es decir, los loci estudiados deben elegirse totalmente al azar.

Aunque estas son las condiciones ideales para abordar un estudio de genética de poblaciones, el incumplimiento de alguna de ellas no invalida el estudio realizado ya que va a depender de la naturaleza del organismo estudiado y del objetivo propuesto.

### 1.7.2 Elección del tejido

El primer paso en el estudio isoenzimático es la extracción de las proteínas desde el interior celular. Para ello es necesario tener en cuenta qué tipo de material biológico elegir en el proceso de análisis. Este debe ser lo más fresco posible con el fin de evitar al máximo mecanismos de degradación celular, y consecuentemente enzimática. En general, cualquier parte de la planta puede ser elegida como objeto de análisis, aunque por razones de disponibilidad y accesibilidad se suelen elegir hojas (generalmente jóvenes, más fáciles de homogeneizar y con un metabolismo celular muy activo), semillas, polen, embriones, porciones terminales de raíces e incluso cotiledones. En general, se observa que los tejidos jóvenes, con crecimiento vegetativo, son más válidos para el estudio molecular que los tejidos ya maduros (Werth *et al.*, 1985). En las referencias existentes sobre electroforesis isoenzimática en *Phoenix* el tejido más utilizado para la extracción de las proteínas son las hojas jóvenes (Torres & Tisserat, 1980; Bennaceur *et al.*, 1991; Booij *et al.*, 1995; Sosa *et al.*, 1998; Bendiab *et al.*, 1998;)

### 1.7.3 Extracción enzimática.

Una vez elegido el tejido, éste debe conservarse fresco hasta que sus enzimas sean extraídas. Por ello, la muestra debe mantenerse en frío durante



el momento de su recolección y almacenarlo lo antes posible en congelación. Existen varios métodos de realizar la extracción de las proteínas enzimáticas del contenido celular: 1) simple maceración de los tejidos con unas tijeras seguido de congelación, 2) homogenización manual con una mano y mortero de porcelana, 3) homogenización automática con un homogenizador eléctrico con punta de teflón o cuchilla. El uso de nitrógeno líquido suele facilitar la ruptura del tejido, sobretodo en aquellas especies con hojas muy secas y coriáceas, al mismo tiempo que conserva adecuadamente la actividad e integridad enzimática, ya que este se encuentra a una temperatura de  $-196^{\circ}\text{C}$ . A continuación se añade un tampón de extracción el cual servirá para disolver las proteínas extraídas, y al mismo tiempo para estabilizar y conservar las enzimas en estado óptimo. La naturaleza de este tampón depende del tipo de tejido y de la especie analizada. Cada taxon y tejido posee su propia especificidad de extracción, ya que durante la ruptura de las células se liberan también otros componentes celulares (taninos, fenoles, fenoloxidasas, etc.) que pueden inhibir y degradar las enzimas, al mismo tiempo que pueden generar artefactos durante el desarrollo de la técnica.

Una vez que las enzimas se disuelven en el tampón de extracción, hemos obtenido un extracto crudo de la muestra y por tanto, de cada uno de los individuos objeto de estudio. Estos extractos se embeben en papeles de filtro a partir de los cuales se procede a su separación electroforética. Para ello, y con el fin de evitar la degradación enzimática, se almacenan en ultracongelación ( $-80^{\circ}\text{C}$ ) hasta su análisis.

A la hora de llevar a cabo la extracción de proteínas a partir de tejidos vivos, tenemos que tener en cuenta que estamos destruyendo la organización celular, por lo que las isoenzimas se van a encontrar en condiciones de pH, concentración iónica, presencia de agentes reductores, ausencia de cofactores, etc., que provocan la pérdida de la actividad enzimática. El empleo de diferentes tipos de tampones y pHs puede variar el número de bandas y la resolución de las mismas (Young, 1970; Gottlieb, 1981; Kephart, 1990), siendo necesario determinar, en muchas ocasiones y de forma empírica, los tampones de extracción más adecuados para cada especie (Kephart, 1990)

La mayoría de los componentes añadidos a los tampones de extracción tienen la función de estabilizar las enzimas, reduciendo la interacción entre los compuestos secundarios, liberados como consecuencia de la ruptura de la compartimentalización celular, y las proteínas o sus productos de reacción (Carr & Johnson, 1980).

Entre los compuestos más empleados en la extracción enzimática en plantas superiores destacan:

- Los polímeros sintéticos PVP (Polivinilpirrolidona) y PVPP (Polivinilpolipirrolidona) que se unen por puentes de hidrógeno a los fenoles formando un complejo insoluble limitando la acción de los polifenoles y taninos (Loomis, 1974).
- Agentes antioxidantes (DDT, ácido ascórbico, metabisulfito sódico, cisteína y mercaptoetanol) que inhiben la acción de la fenoloxidasas, la cual convierte fenoles en quinonas que interactúan con los grupos aminos de las proteínas inhibiéndolas (King, 1971; Kephart, 1990).
- Agentes quelantes (EDTA) que se unen a iones metálicos que pueden ser inhibidores potenciales de muchas enzimas.
- Detergentes que aumentan la liberación de proteínas unidas a membrana (Tween-80, Tritón-X-100) (Soltis *et al.*, 1983):
- El suero de albúmina bovina (BSA) que actúa como competidor de los agentes inhibidores de las enzimas, uniéndose a fenoles de bajo peso molecular (Kephart, 1990).
- Otros cofactores que ayudan a conservar o aumentar la actividad enzimática tales como NaCl, MgCl<sub>2</sub>, MnCl<sub>2</sub>, NAD y NADP (Malinowsky, 1974; Coesel & Menken, 1986).

En los trabajos sobre electroforesis isoenzimática existentes en *Phoenix* el tampón de extracción, en general, está compuesto por PVP, 2-mercaptoetanol o ácido ascórbico como agentes antioxidantes, suero de albúmina bovino o cisteína como competidores de los inhibidores isoenzimáticos, detergente Tween-80 o Tritón-x-100 (Torres & Tisserat, 1980; Bennaceur *et al.*, 1991; Bendiab *et al.*, 1993; Booij *et al.*, 1995; Sosa *et al.*, 1998; Bendiab *et al.*, 1998). Además, de

arena de playa y nitrógeno líquido para facilitar la rotura de tejidos debido a la dureza y fibrosidad que presentan las hojas de palmera.

#### 1.7.4 Separación electroforética

Para la separación de las enzimas se emplea un gel (fabricado con almidón hidrolizado que actuará como maya) y un sistema de tampones que servirá como conductor de la corriente y como separador final de las enzimas. No existe un sistema de tampones universal para todas las enzimas de todas las especies, por el contrario, se han descrito una gran cantidad de sistemas de separación electroforética con diferentes componentes y pHs. Generalmente la elección del sistema de separación electroforética es un proceso empírico en el que se ensayan diversas enzimas con varios sistemas de tampones a varios pHs, escogiendo aquel sistema que tenga un óptimo de separación y resolución para cada enzima. Así, Torres & Tisserat (1980) utilizan geles de almidón Tris-Citrato pH 7.9, 0.019 M para la alcohol deshidrogenasa, fosfoglucoisomerasa y la glutámico oxalacético transaminasa, mientras que para la esterasa y la fosfoglucomutasa utilizan el mismo tampón de gel pero a pH 8.0 y 0.016 M. Contrariamente, Bennaceur *et al.*, (1991) utilizan geles de poliacrilamida Tris-Borato pH 8.3 para la endopeptidasa, y la glutámico oxalacético transaminasa, y Tris-Borato pH 8.6 para la diaforasa. También utiliza geles de almidón Tris-Histidina pH 8.0 para la fosfoglucomutasa y LiOH-Borato pH 8.3 para la alcohol deshidrogenasa y la leucina aminopeptidasa. Para las enzimas alcohol deshidrogenasa, 6-fosfogluconico deshidrogenasa, fosfoglucoisomerasa, glucosa 6-fosfato deshidrogenasa y esterasa Booij *et al.* (1995) utilizan geles de poliacrilamida (8-25%) en tampón Tris-Acetato pH 6.4.

#### 1.7.5 Interpretación genética de los patrones de bandas.

La interpretación de las bandas obtenidas (zimograma) se realiza en base a los siguientes factores conocidos:

- a) Los individuos adultos, y por tanto, las hojas recolectadas de las especies vegetales son por lo general diploides, lo que implica que sólo se expresarán

dos alelos de cada gen o locus enzimático. De esta forma, es relativamente fácil identificar aquellos genes homocigóticos y diferenciarlos de los heterocigóticos por el número de bandas obtenidas. En este sentido, un gen homocigótico dispondrá de una sola banda, mientras que uno heterocigótico dispondrá de más de una. Si los individuos son poliploides la interpretación de las bandas es más complicada, por lo que la ploidía de la especie analizada condiciona la interpretación del zimograma (Kephart, 1990; Murhpy *et al.*, 1996).

- b) Se conoce la estructura cuaternaria de la mayoría de las enzimas analizables por electroforesis (Kephart, 1990; Murhpy *et al.*, 1996). Así por ejemplo fosfoglucoisomerasa o málico deshidrogenasa, son enzimas con estructura dimérica en la mayoría de las especies vegetales analizadas, mientras que PGM o EST suelen tener estructuras monoméricas. De esta manera, los genes heterocigóticos que codifican para las enzimas diméricas presentarán tres bandas, frente a los genes heterocigóticos de las enzimas monoméricas que sólo presentarán dos bandas.
- c) Algunos sistemas enzimáticos se encuentran compartimentalizados, esto es, existen loci exclusivamente citosólicos y loci cloroplásticos (ejemplo, PGI). Generalmente la compartimentalización hace que los productos génicos sean considerablemente diferentes, y por tanto se separarán en el gel de una manera más clara (Kephart, 1990).

Partiendo de estas premisas, se pueden interpretar adecuadamente los zimogramas obtenidos en la mayoría de las enzimas ensayadas, y por tanto diferenciar el número de genes y alelos analizados. De esta manera, Torres & Tisserat (1980) identifican dos loci para la glutámico oxalacético transaminasa y la esterasa en *Pheonix dactylifera*. Igualmente Booij *et al.* (1995) también detectan dos loci para estos sistemas enzimáticos. En *P. canariensis*, Sosa *et al.* (1998) identifican dos loci para las enzimas: esterasa, fosfatasa ácida, fosfoglucoisomerasa y superóxido dismutasa, tres loci para la fosfoglucomutasa, y un solo locus en la enzima málica y la glucosa 6-fosfato deshidrogenasa.

## 1.8 Análisis de datos

### 1.8.1 Medidas de la variabilidad genética

Se han propuesto diversos estadísticos para cuantificar la variabilidad genética de un organismo o población y resumir la información a términos más precisos. Cada estadístico aprecia diferentes aspectos de la variabilidad genética siendo los más empleados los siguientes:

#### 1.8.1.1 Proporción de loci polimórficos

La proporción de loci polimórficos (P) constituye una de las formas más simples de cuantificar la variabilidad genética. Se calcula dividiendo el número de loci polimórficos entre el número de loci totales. Para evitar el error de muestreo es necesario adoptar un criterio de polimorfismo (Ayala, 1982). Los criterios más usados son dos: Cuando la frecuencia del alelo más común es igual o menor que 0.95 (criterio del 95%) o cuando es igual o menor que 0.99 (criterio del 99%).

La proporción de loci polimórficos tiene varios inconvenientes: La utilización de cualquiera de los criterios es meramente subjetiva y ello repercutirá en la medida. Además, no tiene en cuenta las frecuencias alélicas, de tal forma que un locus ligeramente polimórfico cuenta tanto como otro locus muy polimórfico. A pesar de estos inconvenientes, esta medida nos da un importante aspecto de la variación génica dentro de las poblaciones (Nei, 1987).

### 1.8.1.2 Heterocigosidad observada

La heterocigosidad observada es la frecuencia media de individuos heterocigóticos por locus. Se obtiene dividiendo el número de individuos heterocigóticos para cada locus por el número total de individuos analizados y calculando posteriormente las frecuencias para todos los loci.

La heterocigosidad observada es una buena medida del grado de variación genética porque estima la probabilidad, en organismos con cruzamiento al azar, que dos alelos escogidos en una población sean diferentes. Sin embargo no refleja bien la cantidad de variación genética en las poblaciones de organismos que se reproducen asexualmente o por autofecundación (Ayala, 1982).

Esta dificultad se puede evitar calculando la heterocigosis esperada, a partir de las frecuencias alélicas, como si los individuos en la población se cruzaran unos con otros al azar.

### 1.8.1.3 Heterocigosidad esperada

Una medida más apropiada de la variación genética lo constituye la heterocigosidad esperada o diversidad génica (Nei, 1987). Esta medida no depende de la arbitrariedad de la definición de polimorfismo y puede ser definida sin ambigüedad en términos de frecuencias alélicas. Nei (1973) denominó este valor como índice de diversidad génica, pudiéndose emplear para la valoración de todo tipo de organismos, sean estos haploides, diploides o poliploides. Asimismo, puede emplearse para cualquier tipo de sistema reproductivo, asexual o sexual, lo que permite comparar los niveles de variabilidad genética de todas las fases del ciclo biológico de los seres vivos.

#### 1.8.1.4 Número medio de alelos por locus

El número de alelos totales detectados dividido por el número total de loci analizados (número medio de alelos por locus) constituye otra de las medidas empleadas en cuantificar la variabilidad genética de las poblaciones.

Las reducciones de variabilidad que se producen en las poblaciones como consecuencia del “efecto fundador” o “cuello de botella” afectan fundamentalmente a los alelos que están en baja frecuencia en la población, (Nei *et al.*, 1975; Sytsma & Schaal, 1985) que, pese a su importancia, tienen poca influencia en la medida de la heterocigosis (Zapata, 1987). El número medio de alelos por locus es un estadístico de gran utilidad para medir estas reducciones.

#### 1.8.1.5 Número medio de alelos por locus polimórfico

El número medio de alelos por locus polimórfico (NMAP) es una medida más del grado de variación que presentan las poblaciones. Nos determina la variabilidad dentro del polimorfismo detectado.

#### 1.8.2 Distancia genética

La evolución consiste en cambios en las frecuencias génicas así como cambios en las asociaciones existentes entre alelos de distintos loci génicos (Dobzhansky *et al.*, 1983).

Uno de los mayores logros de la electroforesis isoenzimática es la posibilidad de detectar los cambios en las frecuencias génicas y establecer relaciones filogenéticas entre diferentes organismos. En este sentido, la transformación de las frecuencias alélicas y genotípicas detectadas en un sólo parámetro, que evalúa el grado de similitud (o divergencia) entre cada par de poblaciones analizadas hace de la técnica una medida “casi universal” para cualquier organismo, permitiendo la comparación directa de los resultados entre especies.

El concepto de “distancia genética” fue usado por primera vez por Sanghvi (1953) en un estudio de clasificación de las poblaciones en términos de caracteres cuantitativos. Posteriormente, Cavalli-Sforza & Edwards (1964, 1967) emplearon una distancia genética basada en una transformación de frecuencias génicas para construir un árbol filogenético con razas humanas. A partir de este año muchos genéticos se interesaron en el problema, apareciendo diversos estadísticos al respecto (Balakrishnan & Sanghvi, 1968; Lledrick, 1971; Nei, 1972; Rogers, 1972; Prevosti, 1974; Thorpe, 1979).

Según Fontdevila (1987), estos estadísticos deben cumplir varias condiciones entre las que destacan: Utilizar una muestra aleatoria de genes, ser independientes de las causas que han producido las divergencias, ser independientes del número de alelos por locus y del número de taxones analizados, reflejar lo más fielmente posible el número de cambios genéticos producidos (sustituciones nucleotídicas) y poder caracterizar su distribución estadística (Prevosti, 1974). De todos ellos, el único que cumple estas condiciones y es por tanto el más empleado, es el de Nei (1972). Nei (1972) define la identidad genética ( $I$ ) entre dos poblaciones como la probabilidad de que dos alelos, uno de cada población, sean idénticos. El valor de la Identidad de Nei varía de cero (cuando las poblaciones son completamente diferentes) a uno (cuando son genéticamente idénticas). La distancia genética según Nei, se calcula a partir de la identidad genética empleando la fórmula:

$$D = - \ln I$$

Por tanto, la distancia genética puede tomar valores de cero a infinito.

La distancia de Nei tiene el inconveniente de no ser métrica, y por tanto no satisface la desigualdad del triángulo, lo que tiene incidencia en la elaboración de dendrogramas en los que no haga falta suponer que las tasas evolutivas sean homogéneas, como lo presupone Nei.

La aplicación de la distancia o identidad genética con fines taxonómicos ha sido puesta de manifiesto por gran número de autores (Ayala *et al.*, 1974; Avise, 1975; 1980; Gottlieb, 1977; 1981; Thorpe, 1979; 1982; Crawford, 1983).



Ayala *et al.*, 1974 determinaron las identidades genéticas entre diferentes grupos taxonómicos de *Drosophila* encontrando que poblaciones coespecíficas tenían valores de  $I$  de 0.97. Posteriormente, Thorpe (1982), elaboró la distribución de probabilidades de  $I$  para comparaciones entre géneros confamiliares, entre especies congénéricas y entre poblaciones conespecíficas permitiendo establecer amplios intervalos de confianza para valores de  $I$  dentro de cada taxón. Entre poblaciones de la misma especie, el 98% de las observaciones tenían valores de  $I$  mayores a 0.85. A su vez, Gottlieb (1977; 1981a) y Crawford (1983) comparando el valor de  $I$  en más de 30 especies de plantas superiores, estimaron que las identidades genéticas entre dos poblaciones de la misma especie variaba entre 0.87 y 1.00, con una media de 0.95. Estos valores elevados de identidad entre diferentes poblaciones de una misma especie se han encontrado en otros organismos (Avice, 1975; 1980). Por otro lado, estos valores de identidades disminuyen considerablemente cuando se analizan especies congénéricas (Gottlieb, 1977; 1981a; Crawford, 1983; Thorpe, 1979; Avice, 1975; Ayala *et al.*, 1972), detectándose un valor medio de 0.67 para plantas superiores (Gottlieb, 1977; Crawford, 1983). En *Phoenix* no encontramos trabajos que a partir de datos isoenzimáticos calculen distancias genéticas entre poblaciones, sí hay estimaciones de distancia genética a partir de datos obtenidos mediante RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) (Sedra *et al.*, 1998). Pero en especies Canarias si existen diversos trabajos que estiman la distancia e identidad genética. Así, Francisco-Ortega *et al.* (1992) calculan la distancia genética (Nei, 1987) entre las poblaciones de *Chamaecytisus proliferus* de las diferentes islas, obteniendo valores desde 0.008 hasta 0.135.

### 1.8.3 Estructuración genética de las poblaciones

La estructura genética de un grupo de poblaciones es una consecuencia de los patrones de cruzamiento dentro de las poblaciones y de la magnitud del intercambio génico entre las poblaciones (Eanes & Kohen, 1978). Altas tasas de flujo génico entre las poblaciones y una tendencia de cruzamientos al azar disminuirán la cantidad de estructuración genética, mientras que una obstrucción, de cualquier índole, en el movimiento de genes generará una

diferenciación genética y una estructuración diferenciada (Wright, 1943; Levin & Kerster, 1974; Berg & Hamrick, 1995). Por otro lado, una heterogeneidad ambiental también puede forzar el desarrollo de pequeñas estructuras genéticas (Bradshaw, 1972).

Las especies autofecundantes como muchas plantas vasculares, presentan un mayor grado de diferenciación interpoblacional que las especies con cruzamiento al azar (Brown, 1979; Hamrick *et al.*, 1979; Hamrick & Godt, 1990), mientras que muchas especies, anuales o perennes presentan diferenciación genética en pequeñas distancias espaciales (Levin, 1977, 1978; Schaal, 1974; Linhard, 1974; Hamrick & Godt, 1990).

Aunque no encontramos en *Phoenix* trabajos sobre la estructuración de las poblaciones, si existen citas sobre especies de la misma familia. Así, Eguiarte *et al.* (1993) determinan el tamaño del área de "neighborhood" en poblaciones de *Astrocaryum mexicanum*, mediante métodos directos e indirectos, obteniendo unas dimensiones de 63.3 y 782 m<sup>2</sup>, respectivamente.

### 1.8.3.1 Índices de fijación de Wright

La estructura genética de una población subdividida en subpoblaciones puede analizarse por medio de los estadísticos de Wright (1951; 1978). Este autor propuso medir las desviaciones de las frecuencias genotípicas en una población subdividida en términos de tres parámetros,  $F_{ST}$ ,  $F_{IT}$ , y  $F_{IS}$ . En la terminología de Wright,  $F_{IT}$  se define como la correlación entre los gametos combinantes dentro de los individuos con relación a la población total. Si la población total se encuentra en panmixia (cada individuo tiene la misma probabilidad de cruzarse con cualquier otro de la población), entonces  $F_{IT}$  es cero.  $F_{IS}$  es el componente "no al azar" de  $F_{IT}$  y describe la correlación entre los individuos que se cruzan respecto a sus subdivisiones, pudiéndose interpretar como una medida de la desviación del cruzamiento al azar dentro de las subdivisiones.  $F_{IS}$  puede variar de 1 a -1. Un valor de  $F_{IS}$  positivo o negativo indica, respectivamente, un defecto o un exceso de heterocigóticos en la población con respecto a las proporciones esperadas en el equilibrio de Hardy-Weinberg. Por tanto, indica la desviación neta de las proporciones de Hardy-

Weinberg debido al efecto de la unión de todas las fuerzas que están actuando sobre el patrón de variación genética de las subpoblaciones, incluyendo selección, cruzamiento no al azar y mutación (Worman & Niswander, 1970). Además,  $F_{ST}$  ha sido interpretado como una medida de diferenciación genética o de flujo genético entre las poblaciones (Nei, 1973) por lo que se ha denominado coeficiente de diferenciación genética. Para un locus con dos alelos  $F_{ST}$  es la varianza en la frecuencia alélica entre las poblaciones normalizada por la frecuencia alélica media. Así, el valor de  $F_{ST}$  varía de 0 a 1. Un valor de cero indica que las frecuencias alélicas son iguales en las poblaciones analizadas, mientras que un valor de 1 señala que las frecuencias alélicas están fijadas y son diferentes en las poblaciones analizadas. Así, valores de  $F_{ST}$  entre 0.00 y 0.05 se consideran bajos,  $F_{ST}$  comprendidos entre 0.05 y 0.15 indican una diferenciación genética moderada, un rango entre 0.15 y 0.25 se denota como una diferenciación genética alta, mientras que valores mayores de 0.25 señalan que la diferenciación genética existente entre las poblaciones analizadas es muy alta (Wright, 1943).

Estos tres parámetros son conocidos como *Índices de fijación* o *F-estadísticos* y están relacionados mediante la fórmula:

$$1 - F_{IT} = (1 - F_{IS})(1 - F_{ST})$$

La idea inicial de Wright se basaba en el análisis de un locus con sólo un par de alelos neutrales y otras simplificaciones, como un número infinito de subpoblaciones. Los cálculos de los índices de Wright sólo son aplicables a loci polimórficos y existe gran controversia respecto a la forma de realizar sus cálculos (Weir & Cockerham, 1984; Soltis & Soltis, 1988).

La diferenciación genética de las poblaciones ( $F_{ST}$ ) se ve limitada por la tasa de migración ( $Nm$ ). De forma que cuanto más flujo genético existe entre dos poblaciones menor es la diferenciación existente entre estas (Hark & Clark, 1997). La relación existente entre estos dos parámetros se ve reflejada en la fórmula:

$$Nm = \frac{1 - F_{ST}}{4 \times F_{ST}}$$

Un flujo genético superior a 1 se considera suficiente para evitar la diferenciación entre las poblaciones (Wright, 1931).

Bennaceur *et al.* (1991) encuentran en *Phoenix dactylifera* una alta diferenciación genética ( $0.31 < F_{ST} < 0.47$ ) entre los cultivos de una misma región, pero una baja diferenciación ( $F_{ST} = 0.06$ ) cuando consideran todas las poblaciones independientemente de la región. En especies canarias la diferenciación genética entre las poblaciones varía considerablemente, como era de esperar, entre las especies estudiadas (Francisco-Ortega *et al.*, 2000). Estos valores van desde cero, para especies como *Androcymbium hierrense* A. Santos (Pedrola-Monfort & Caujapé-Casrells, 1994, 1996), *Androcymbium psamophilum* Svent. (Pedrola-Monfort & Caujapé-Casrells, 1994, 1996) y *Sonchus acaulis* Dum.-Cours (Kim *et al.*, 1999), hasta valores de  $F_{ST}$  superiores a 0.5 como los descritos para *Babcockia platylepis* (Kim *et al.*, 1999), *Sonchus brachylobus* Webb & Berthel. (Kim *et al.*, 1999), *Sonchus canariensis* (Sch. Bip) Boulos (Kim *et al.*, 1999), *Sonchus congestus* Willd. (Kim *et al.*, 1999), *Sonchus hierrensis* (Pit) Boulos (Kim *et al.*, 1999) y *Taeckholmia pinnata* (L.f) Boulos (Kim *et al.*, 1999).

### 1.8.3.2 Análisis de autocorrelación espacial

Algunos procesos de la genética de poblaciones como son el flujo genético, debido a una baja dispersión de semillas o polen, la deriva génica o la selección, pueden producir patrones genéticos espaciales detectables. La distribución en estructuras genéticas dentro de las poblaciones, en la que los individuos se encuentran más genéticamente relacionados que los de otras estructuras vecinas, es común en poblaciones de plantas (Crawley, 1997). Una distribución de este tipo potencia una selección heterogénea del medio y un flujo genético restringido entre unidades. El análisis de autocorrelación espacial nos permite identificar estos modelos de distribución espacial de la variabilidad genética dentro de las poblaciones (Epperson, 1993). Para ello se calcula la distancia genética existente entre cada par de individuos y se compara con su separación física. Así, por ejemplo aquellos individuos que compartan uno o ambos padres tendrán una mayor relación genética entre sí que con otros

individuos de la misma población que procedan de padres diferentes. Si además la dispersión de una especie es baja, los individuos emparentados genéticamente se distribuirán muy próximos en el espacio y por lo tanto se detectará una mayor correlación entre los individuos más próximos (incluidos en las clases de distancia más pequeñas) (Sokal, 1979).

### 1.8.3.3 Desequilibrio gamético

Si la asociación de gametos es al azar estaríamos en condiciones de equilibrio gamético, mientras que si la asociación de gametos no es al azar, debido a que estos se encuentran ligados, entonces se produce el desequilibrio gamético (Hark & Clark, 1997).

Son varios los factores que provocan el desequilibrio gamético dentro de una población. Este se puede producir porque la población fundadora presentara un pequeño desequilibrio y éste aún no se haya corregido. Otra causa de desequilibrio gamético es la mezcla de poblaciones que presentan frecuencias gaméticas diferentes. Una tercera posibilidad, es que la selección natural esté actuando favoreciendo algunos genotipos sobre otros, evitando la tendencia natural hacia el equilibrio gamético (Hartl & Clark, 1997).

## 1.9 Amplificación al azar de ADN polimórfico (RAPD)

Esta técnica se basa exclusivamente en el uso de la reacción PCR (Polymerase Chain Reaction). Los mismos tienen como fin la amplificación al azar de fragmentos de ADN que se encuentran entre dos regiones flanqueantes. Los cebadores a utilizar son en general cortos (de 9 a 10 pb) por lo que la temperatura de hibridación de los mismos es baja (aprox. 36°C). Dado el pequeño tamaño de los cebadores existe una gran posibilidad de que se encuentren varias regiones del genoma que sean complementarias a estos cebadores, de forma que es suficiente con un solo cebador para realizar la reacción PCR (Williams *et al.*, 1990).

La técnica de los RAPD permite la amplificación de ácidos nucleicos elegidos al azar, y los productos que se obtienen son dependientes de las

condiciones en que se ha llevado a cabo la reacción: perfil de temperaturas, y secuencia y longitud del cebador utilizado.

El gran valor de esta técnica estriba en la obtención de un número de bandas de diferentes pesos moleculares que son específicas para cada cebador y ADN empleado, obteniéndose una huella genómica (o "fingerprint") característica. El número de cebadores utilizados en la elaboración del patrón dependerá fundamentalmente del tipo de estudio que se vaya a realizar (Williams *et al.*, 1990).

Las principales ventajas de los RAPD son que una vez se tienen optimizadas las condiciones de la reacción PCR son bastantes económicos y rápidos y no se necesitan grandes cantidades de material vegetal. Además, no se necesita tener un conocimiento previo sobre la secuencia del ADN a amplificar, lo cual es muy interesante para el estudio de especies en las que no se hay investigaciones sobre su genoma (Williams *et al.*, 1990).

El mayor problema asociado a esta técnica es la gran variabilidad intrínseca que presenta. El patrón de bandas obtenido en unas mismas condiciones no siempre es constante, sobre todo desde el punto de vista cuantitativo (Yu & Pauls, 1992; Schierwater & Ender, 1993). Además, se estima que aproximadamente el 80% de los patrones de bandas siguen un tipo de herencia dominante, de forma que no es posible en muchos casos el distinguir homocigóticos de heterocigóticos. Otra desventaja estriba en que dado el pequeño tamaño de los cebadores y la baja temperatura de su hibridación muchas de las bandas no son reproducibles entre experimentos. Finalmente, los RAPD tienen el problema de la homología que puede existir entre bandas, de tal forma que aunque presenten la misma movilidad en un gel pueden representar fragmentos distintos del genoma, de aquí que se recomiende analizar una gran cantidad de cebadores.

A pesar de estas desventajas, los RAPD se erigen cada vez más como una de las herramientas más útiles en el conocimiento de la variabilidad y estructuración genética de las poblaciones naturales, revelando incluso patrones y resultados similares a los obtenidos mediante las técnicas isoenzimáticas (Jenczewski *et al.*, 1999). Así, por ejemplo, de un total de 117 artículos publicados en la revista *Molecular Ecology* del año 1999, aproximadamente el 25% correspondían a análisis genéticos mediante RAPD,

lo que demuestra claramente el auge y la popularidad de esta técnica en los últimos años. Los RAPD han sido muy utilizados entre otras cosas para la identificación de híbridos (Harada *et al.*, 1993; Mösges & Friedt, 1994; Pooler & Scorza, 1995; Ozaki *et al.*, 1995; Smith *et al.*, 1996; Elisario *et al.*, 1999; M. M. Kuehn *et al.*, 1999; Jenczewski *et al.*, 1999).

En *Phoenix* los RAPD han sido utilizados principalmente para diferenciar variedades o cultivos de palmera datilera. Así, Corniquel & Mercier (1994) utilizan RAPD y RFLP (Restriction Fragment Length e Polymorphism) para identificar cultivos de *P. dactylifera*, encontrando diferencias en los productos de amplificación en tres cebadores para los distintos cultivos. Anzizar *et al.* (1998) realizan búsqueda de marcadores moleculares para especies de palmeras mediante RAPD e ISTR (Inverse sequence-tagged repeat). Estos autores no incluyen la palmera canaria en su análisis, siendo además el número de individuos analizados para cada especie (uno) muy bajo para poder concluir que los fragmentos observados son verdaderos marcadores moleculares entre especies. Por otro lado, Sedra *et al.*, (1998) utilizan RAPD para diferenciar y determinar la diversidad genética de cultivos de palmera datilera en Marruecos, detectando un bajo polimorfismo.

## **II. OBJETIVOS**





## OBJETIVOS

1. Determinar la cantidad, el grado de diferenciación y el nivel de estructuración genética existente en poblaciones naturales de *Phoenix canariensis* del archipiélago Canario.
2. Analizar la relación filogenética existente entre las dos especies de *Phoenix* más comunes del archipiélago Canario.
3. Buscar un marcador molecular que permita identificar y diferenciar con rapidez, de forma objetiva y sin ambigüedades ambas especies de *Phoenix* así como sus posibles híbridos.



### **III. MATERIAL Y METODOS**



### 3.1 Muestreo

Se llevaron a cabo cuatro campañas de recogida de muestras a lo largo del archipiélago Canario. Dichas campañas se realizaron entre febrero de 1998 y julio de 1999, recogándose un total de 657 muestras de palmera canaria y datilera (Figura 3, Tabla 1). Las expediciones de recogida de material biológico se organizaron en el tiempo de la siguiente manera:

**1ª CAMPAÑA:** Isla de Gran Canaria. (12 - 16 de febrero de 1998).

**2ª CAMPAÑA:** Isla de Tenerife (11 - 12 de abril de 1998).

**3ª CAMPAÑA:** Islas de Fuerteventura y Lanzarote (7 - 10 de noviembre de 1998).

**4ª CAMPAÑA:** Islas de La Gomera y La Palma (11 - 14 de julio de 1999).

La selección de los palmerales muestreados se realizó atendiendo a: 1) la NATURALEZA del palmeral, es decir, si la población era de palmera canaria o palmera datilera. 2) la PUREZA del palmeral, es decir con un menor factor antrópico. Esto supone en muchos casos un alto grado de dificultad, debido a las grandes implicaciones económicas, culturales, paisajísticas e históricas que ha tenido la palmera canaria en el archipiélago, desde mucho tiempo antes a la conquista normando-castellana (Santana *et al.*, 1997). Por lo que muchas veces es imposible determinar el grado de antropización de los palmerales actuales. 3) posible INTERES HISTÓRICOS del análisis del palmeral. 4) claro REFERENTE morfológico de *P. canariensis* o *P. dactylifera*.

Para la localización de las poblaciones de palmera se consideraron trabajos previos de otros investigadores. El trabajo realizado por Olivier *et al.* (1986) del Conservatoire Botanique de Porquerolles, Francia, sobre la investigación de la palmera canaria en el archipiélago se utilizó como base para la localización de los palmerales. Así como, la cartografía de los palmerales de la isla de Gran Canaria del Cabildo de Gran Canaria (Santana, 1992).

### 3.1.1 Diseño de recogida de muestras

El muestreo de los individuos de las poblaciones se iniciaba con la elaboración de un croquis previo del palmeral donde se indicaban los límites de la población así como la existencia de agrupamientos y/o subpoblaciones dentro de la misma. Todos los individuos se recogieron al azar. De esta manera, se tomaban muestras en diferentes puntos de la población así como de los posibles agrupamientos y/o subpoblaciones existentes, procurando que todo el palmeral estuviera representado, al menos por un individuo, en las muestras recogidas.

Para la recolección de las hojas se utilizaron unas tijeras de podar acopladas a una pértiga de aproximadamente 4 metros, lo que nos permitió tomar muestras de individuos de hasta cinco metros de altura. Igualmente, cuando la orografía del terreno lo permitía, aprovechando los saltos de nivel y barrancos, se cortaron hojas de individuos de hasta diez metros.

De cada individuo se recogieron tres ó cuatro folíolos de la misma hoja, procurando siempre que éstas fuesen hojas jóvenes, ya que estas presentan mayor actividad enzimática y generalmente son más resistentes a infecciones y plagas. Posteriormente se introducían en bolsas etiquetadas, asignándoseles un código y una numeración. Para cada espécimen muestreado se elaboró una ficha de campo en la que se recogían los datos del individuo, código y numeración del individuo, pie, altura, además de la caracterización taxonómica realizada a pie de planta basándonos en los caracteres morfológicos descritos para *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera*. A continuación, se señalaba la posición relativa del individuo dentro de la población en el croquis que se había dibujado, se fotografiaba y se marcaba en el tronco el código correspondiente para su posterior identificación.





Tabla 1 Poblaciones de *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera* muestreadas. N: número de individuos de la población, n: número de individuos muestreados, ♂: número de pies masculinos muestreados, ♀: número de pies femeninos muestreados ♂/♀: relación entre pies masculinos / pies femeninos muestreados, 1: Santana (1999), 2: Olivier et al. (1986), 3: Quintero (1985).

ISLA	POBLACIÓN	CÓDIGO POBLACIÓN	N	n	♂	♀	♂/♀
GRAN CANARIA	AcusaVerde	AC	80 <sup>1</sup>	25	11	6	1,83
	Bco. Angostura	BA	100 <sup>1</sup>	21	5	11	0,45
	Tafira	TA	1.000 <sup>1</sup>	46	15	24	0,62
	Fataga	TI	2.000 <sup>1</sup>	41	21	15	1,4
	Hospital Materno	HM	-	10	5	5	1
	La Sorrueda	LS	10.500 <sup>1</sup>	45	10	10	1
	Maspalomas	SB	1.000 <sup>1</sup>	35	14	15	0,93
	Pasito Blanco	PB	-	27	10	17	0,59
FUERTEVENTURA	Gran Tarajal	GT	-	42	14	27	0,52
	Río Palma	RP	-	38	13	14	1,61
LANZAROTE	Haría	HA	10.000 <sup>2</sup>	42	18	17	1,06
	Maguez	MA	-	34	16	11	1,45
TENERIFE	A. Culata	ACN	-	10	3	5	0,6
	Rambla Castro	RC	-	24	9	11	0,82
LA GOMERA	Las Hayas	HY	3.274 <sup>3</sup>	40	21	11	1,91
	Tamargada	TAM	3.155 <sup>3</sup>	41	17	21	0,81
	Vegaipala	VP	1.520 <sup>3</sup>	41	21	13	1,61
LA PALMA	Mirca	MI	50 <sup>2</sup>	27	8	12	0,67
	El Zumacal	ZU	30 <sup>2</sup>	22	3	4	0,75
FUERA DE CANARIAS	Elche	EL	-	40	-	-	-
	Creta	Pht	-	6	-	-	-

### 3.1.2 Descripción de las poblaciones

Las dos especies de *Phoenix* estudiadas fueron recolectadas en diferentes poblaciones pertenecientes a distintas localidades e islas. Recogiéndose muestras de las siete islas mayores del archipiélago Canario con palmerales significativos. Además de las poblaciones muestreadas en las islas Canarias se analizó una población (Hort. del Gat) del palmeral de Elche, utilizada como referente de *P. dactylifera*. Por otro lado también se estudió una muestra de individuos de *Phoenix theophrasti*, especie de *Phoenix* endémica de la isla de Creta, que se utilizó como *outgroup* en el análisis de distancia genética.

Las características de todas las poblaciones analizadas se detallan en las fichas que se muestran a continuación.

Ficha de datos de la población de Acusa Verde (Gran Canaria). a: Santana, *et al.* (1997). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		ACUSA	CÓDIGO	AC	ISLA	GRAN CANARIA
LOCALIDAD		ARTENARA				
DESCRIPCIÓN: Palmeral situado en la vertiente occidental de Gran Canaria, entre 460-540 m de altitud. La población se encuentra concentrado en el inicio de un barranco, estando relativamente aislado de la urbe más cercana.						
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN						80 <sup>a</sup>
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS						25
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA		
PIES ♂	44%	0-1 m	12%	<i>P. canariensis</i>	100%	
PIES ♀	24%	1-5 m	40%	<i>P. dactylifera</i>	0%	
♂/♀	1.83	> 5m	48%	<i>Phoenix</i> sp	0%	
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: Esta población se encuentra reflejada en la reconstrucción del paisaje histórico de Gran Canaria en el siglo XV (Santana, 1992). No existen referencias de que este palmeral haya sido plantado o cultivado en tiempos pasados. En el siglo XVIII el palmeral aparece asociado a cultivos. Por lo que es muy posible que desde entonces haya disminuido considerablemente el tamaño se sus efectivos.						

Ficha de datos de la población de La Sorrueda (Gran Canaria). a: Santana *et al.* (1997). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		LA SORRUEDA	CÓDIGO	LS	ISLA	GRAN CANARIA
LOCALIDAD	<b>SANTA LUCIA</b>					
DESCRIPCIÓN: Palmeral localizado en la periferia de la presa de La Sorrueda,, a una altitud aproximada de 350-500 metros. Apareciendo en ciertos puntos asociado a cultivos, con la consiguiente presencia de especies nitrofilas como son los verodes ( <i>Senecio kleinia</i> L.) y las pitas ( <i>Agave</i> sp.), lo que nos da una idea del grado de antropización de la zona. Por otro lado, la excesiva poda que mostraban los ejemplares dificultó mucho la caracterización morfológica de los individuos muestreados.						
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN						<b>10.500<sup>a</sup></b>
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS						<b>45</b>
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA		
PIES ♂	<b>22.2%</b>	0-1 m	<b>10%</b>	<i>P. canariensis</i>	<b>60.4%</b>	
PIES ♀	<b>22.2%</b>	1-5 m	<b>10%</b>	<i>P. dactylifera</i>	<b>0%</b>	
♂/♀	<b>1</b>	> 5m	<b>80%</b>	<i>Phoenix</i> sp	<b>39.5%</b>	
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: Al igual que en el caso de la población de Acusa Verde éste palmeral se refleja en la representación histórica del siglo XV de Gran Canaria, por lo que podemos presuponer un origen natural. Sin embargo, en el siglo XVI la población aparece asociada a cultivos (Santana, 1992), lo que podría suponer una reducción del número de individuos respecto al palmeral original, y quizás la introducción de individuos de <i>P. dactylifera</i> en la población. Por otro lado, en el siglo XVI se hace referencia a la gran cantidad de palmeras existentes en Tirajana (Santana & Toledo, 1997). Según estos autores, Tirajana es uno de los puntos del archipiélago Canario, junto con Río Palmas, en Fuerteventura, Chipude y Valle Santiago en la Gomera, y Arguineguín en Gran Canaria, las localidades donde los fenicios introdujeron la palmera datilera en el archipiélago.						

Ficha de datos de la población de Barranco de La Angostura (Gran Canaria). a: Santana *et al.* (1997). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN	B. ANGOSTURA	CÓDIGO	BA	ISLA	GRAN CANARIA
LOCALIDAD	<b>LAS PALMAS DE GRAN CANARIA</b>				
DESCRIPCIÓN: Palmeral localizado en la vertiente nororiental de Gran Canaria, a una altitud de 370-450 m, situado en la vaguada del propio Barranco de La Angostura. La población está asociada a cultivos, siendo el factor antrópico mayor debido a la proximidad de grandes urbes (Tafira Alta, Santa Brígida). Esto se ve reflejado por la presencia de especies nitrófilas como pueden ser las pitas y tuneras. Esta población se ha descrito como un palmeral constituido por individuos 100% de palmera canaria. (Santana <i>et al.</i> , 1997)					
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN					100 <sup>a</sup>
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS					
21					
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA	
PIES ♂	23.8%	0-1 m	45%	<i>P. canariensis</i>	45%
PIES ♀	52.4%	1-5 m	45%	<i>P. dactylifera</i>	10%
♂/♀	0.45	> 5m	10%	<i>Phoenix</i> sp	45%
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: Esta población se encuentra reflejado en el paisaje histórico de Gran Canaria d el Siglo XV. Ya en el Siglo XVI se encontraba ligada a cultivos (Santana, 1992), por lo que es de esperar que la población actual sea mucho menor que la población original.					

Ficha de datos de la población del Campus de Tafira (Gran Canaria). a Santana *et al.* (1997). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedio o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		CAMPUS DE TAFIRA		CÓDIGO	TA	ISLA	GRAN CANARIA
LOCALIDAD		<b>LAS PALMAS DE GRAN CANARIA</b>					
DESCRIPCIÓN: Palmeral también localizado en la vertiente nororiental de la isla, a una altitud de 275-330m. La población se encuentra asociada en gran medida a cultivos, como lo delata también la presencia de especies como la pita (especies nitrófila). Presentando según Santana <i>et al.</i> (1997) una composición de 70% de <i>Phoenix canariensis</i> y 30% de <i>P. dactylifera</i> .							
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN							<b>1000<sup>a</sup></b>
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS							<b>46</b>
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA			
PIES ♂	<b>32.6%</b>	0-1 m	<b>10%</b>	<i>P. canariensis</i>		<b>72.2%</b>	
PIES ♀	<b>52.2%</b>	1-5 m	<b>25%</b>	<i>P. dactylifera</i>		<b>5.5%</b>	
♂/♀	<b>0.62</b>	> 5m	<b>65%</b>	<i>Phoenix</i> sp		<b>22.2%</b>	
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: En ésta población Kunkel & Kunkel (1974) citaron la existencia de dos tipos de híbridos producidos entre la palmera canaria y la palmera datilera que denominaron como <i>Phoenix x canalifera</i> y <i>Phoenix x dactyriensis</i> , según la dominancia de los parentales. Por ésta razón este palmeral resulta de gran interés a la hora de determinar genéticamente la existencia de híbridos entre las dos especies del género <i>Phoenix</i> presentes en las Islas Canarias, además de ser único para testar un posible marcador molecular que nos permita diferenciar entre la especie endémica y la ampliamente distribuida. El trabajo de Santana (1992) también indica la posible existencia de esta población ya en el Siglo XV perteneciendo al histórico palmeral del barranco de Guinguada, el cual es citado por muchos autores como "el bosque del Río Guinguada". Por lo que la naturaleza de su origen parece indiscutible, aunque el grado en el que se ha antropizado debido a la introducción de cultivos y de posibles especies foráneas ( <i>P. dactylifera</i> ) está sin determinar.							

Ficha de datos de la población de Fataga (Gran Canaria). a: Santana *et al.* (1997). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		FATAGA		CÓDIGO	FA	ISLA	GRAN CANARIA
LOCALIDAD	<b>SANTA LUCÍA</b>						
DESCRIPCIÓN: Palmeral localizado en la vertiente suroriental de Gran Canaria, situado a lo largo del propio Barranco de Fataga, entre 480 – 650 metros de altitud. Las palmeras en muchos casos aparecen junto con especies nitrófilas como pueden ser la caña o la tunera, indicando el alto grado de antropización de la zona. Morfológicamente se ha descrito la presencia de <i>Phoenix dactylifera</i> hasta en un 60%, posiblemente por introducción por los propios agricultores (Santana <i>et al.</i> , 1997).							
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN							<b>2000<sup>a</sup></b>
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS							<b>42</b>
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA			
PIES ♂	<b>50%</b>	0-1 m	<b>5%</b>	<i>P. canariensis</i>		<b>46.2%</b>	
PIES ♀	<b>35.7%</b>	1-5 m	<b>20%</b>	<i>P. dactylifera</i>		<b>33.3%</b>	
♂/♀	<b>1.4</b>	> 5m	<b>75%</b>	<i>Phoenix</i> sp		<b>20.5%</b>	
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: : El palmeral de Fataga aparece, igual que el resto de palmerales muestreados en Gran Canaria, en el Paisaje histórico de Gran Canaria (Santana, 1992), como población natural en el siglo XV pasando a estar ligada a cultivos en el siguiente siglo, por lo que también se desconoce sus dimensiones originales.							

Ficha de datos de la población de Maspalomas (Gran Canaria). a: Santana *et al.* (1997). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		MASPALOMAS	CÓDIGO	MAS	ISLA	GRAN CANARIA
LOCALIDAD		<b>SAN BARTOLOMÉ DE TIRAJANA</b>				
DESCRIPCIÓN: Palmeral localizado en el sur de la isla, dentro de la Reserva Natural Especial de las Dunas de Maspalomas, situada al nivel del mar. En esta población se han llevado a cabo diferentes campañas de reintroducción de palmeras, tanto canaria como datilera. Por este motivo no es de extrañar encontrar palmeras de las dos especies, así como todo un rango morfológicamente intermedio de individuos. Lo cual es de gran interés para nuestro estudio ya que en ella podemos encontrar individuos de las dos especies así como sus posibles híbridos.						
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN						1000 <sup>a</sup>
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS						34
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACIÓN TAXONOMIA		
PIES ♂	41.2%	0-1 m	0%	<i>P. canariensis</i>	14.7%	
PIES ♀	44.1%	1-5 m	5%	<i>P. dactylifera</i>	64.7%	
♂/♀	0.93	> 5m	95%	<i>Phoenix</i> sp	20.6%	
<p>ANTECEDENTES HISTÓRICOS: : La naturaleza del palmeral de Maspalomas ha sido objeto de estudio por diversos autores. Así, Montelongo (1992) señala que el palmeral actual es fruto de la acción del hombre, y se encuentra muy distante de la vegetación natural al igual que el resto de oasis. Por otro lado, en la descripción del paisaje histórico de Gran Canaria que realiza Santana (1992), no se señala la existencia de ese palmeral en el siglo XV, encontrando una referencia que nos induce aún más a pensar que dicha población se debe a la actividad antrópica.</p> <p><i>“...ha verificado la llanura que domina esta costa pantanosa, sin cuyo beneficio Maspalomas sería todavía un desierto...”</i></p> <p>Haciendo alusión al riego de la hacienda de Juan Grande (Santana, 1992). Aunque en lo que coinciden la mayoría de autores es en la gran “mezcla” de especímenes presentes en esta población, ya que podemos encontrar tanto <i>P. canariensis</i>, <i>P. dactylifera</i> como individuos morfológicamente intermedios que muchos autores han considerados como híbridos (Montelongo, 1992; Naranjo-Rodríguez, 1999).</p>						



Ficha de datos de la población del Hospital Materno (Gran Canaria).  
*Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		HOSPITAL MATERNO		CÓDIGO	HM	ISLA	GRAN CANARIA
LOCALIDAD	LAS PALMAS DE GRAN CANARIA						
DESCRIPCIÓN: Ajardinado localizado en los alrededores de las instalaciones del Hospital Materno, en la ciudad de Las Palmas de Gran Canaria. Esta localización ha sido recogida como una referencia de <i>Phoenix dactylifera</i> , ya que sus individuos presentan la morfología típica descrita para esta especie.							
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN							-
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS							10
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA			
PIES ♂	50%	0-1 m	0%	<i>P. canariensis</i>		0%	
PIES ♀	50%	1-5 m	100%	<i>P. dactylifera</i>		100%	
♂/♀	1	> 5m	0%	<i>Phoenix</i> sp		0%	
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: : Los individuos de <i>P. dactylifera</i> que actualmente observamos en las cercanías del Hospital Materno proceden de la antigua Granja que poseía el Cabildo Insular de Gran Canaria en esa zona. La procedencia de estas palmeras es desconocida a pesar de que estas estaban presentes desde los años 50 (Jaime O'Shanahan, comunicación personal).							

Ficha de datos de la población de Pasito Blanco (Gran Canaria). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		<b>PASITO BLANCO</b>		CÓDIGO	PB	ISLA	<b>GRAN CANARIA</b>
LOCALIDAD	<b>SAN BARTOLOMÉ DE TIRAJANA</b>						
DESCRIPCIÓN: Ajardinado localizado en el complejo turístico de Pasito Blanco, en el sur de Gran Canaria. Localización recogida como referencia de palmera datilera, por su marcado carácter.							
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN							-
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS							<b>27</b>
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA			
PIES ♂	<b>37%</b>	0-1 m	<b>3.7%</b>	<i>P. canariensis</i>	<b>0%</b>		
PIES ♀	<b>62.9%</b>	1-5 m	<b>88.9%</b>	<i>P. dactylifera</i>	<b>96.3%</b>		
♂/♀	<b>0.59</b>	> 5m	<b>7.4%</b>	<i>Phoenix</i> sp	<b>3.7%</b>		
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: : Los ejemplares de <i>P. dactylifera</i> que encontramos en Pasito Blanco se trajeron desde Alicante.							

Ficha de datos de la población de Rambla de Castro (Tenerife). a: Olivier et al. (1986). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		RAMBLA DE CASTRO		CÓDIGO	RC	ISLA	TENERIFE
LOCALIDAD		LOS REALEJOS					
DESCRIPCIÓN: Población situada en el norte de la isla de Tenerife dentro del Paisaje Protegido de La Rambla de Castro, en la desembocadura de un barranco a pocos metros sobre el nivel del mar. Siendo considerado como uno de los mejores palmerales de la isla (CEPLAM, 2000). Presentando los individuos de la población la morfología típica de <i>P. canariensis</i> . Junto con las palmeras aparecen especies como el ricinus, el incienso o la caña, todas especies nitrófilas características de paisajes degradados.							
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN						150-200 <sup>a</sup>	
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS						24	
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA			
PIES ♂	37.5%	0-1 m	12%	<i>P. canariensis</i>		66.7%	
PIES ♀	45.8%	1-5 m	54%	<i>P. dactylifera</i>		0%	
♂/♀	0.82	> 5m	33%	<i>Phoenix</i> sp		33.3%	
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: Christ (1885) en su viaje a Canarias en primavera de 1866 describe la presencia de este palmeral con las siguientes palabras: <p style="text-align: center;"><i>“De un acantilado más profundo mana una hermosa fuente a la que deben su incomparable abundancia las palmeras de este oasis rocoso.”</i></p>							

Ficha de datos de la población de Acantilado de La Culata (Tenerife). a: Olivier *et al.* (1986). *Phoenix sp*: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		ACANTILADO DE LA CULATA		CÓDIGO	ANC	ISLA	TENERIFE
LOCALIDAD	ICOD DE LOS VINOS						
DESCRIPCIÓN: Población situada en el norte de la isla, encontrándose dentro del Paisaje Protegido de Los Acantilados de La Culata a 300 metros sobre el nivel del mar. La zona alberga restos de bosques termófilos de gran interés científico. Aunque también aparecen taxones nitrófilos como el hediondo ( <i>Bosea yervamora</i> L.) y la tunera.							
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN							50-80 <sup>a</sup>
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS							10
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA			
PIES ♂	30%	0-1 m	0%	<i>P. canariensis</i>		100%	
PIES ♀	50%	1-5 m	30%	<i>P. dactylifera</i>		0%	
♂/♀	0.6	> 5m	70%	<i>Phoenix sp</i>		0%	
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: : Al igual que en la población de Rambla de Castro, este palmeral supone un relicto del bosque termófilo que describieron los colonizadores en esta zona de la isla de Tenerife.							

Ficha de datos de la población de Vega de Río Palma (Fuerteventura).

*Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN	<b>VEGA DE RIO PALMA</b>		CÓDIGO	RP	ISLA	<b>FUERTEVENTURA</b>
LOCALIDAD	<b>BETANCURIA</b>					
DESCRIPCIÓN: Palmeral histórico situado en el municipio de Betancuria en la vertiente occidental de Fuerteventura. La población de encuentra localizada en la vaguada del barranco entre 200 y 400 metros de altitud						
Morfológicamente podemos diferenciar en esta población la existencia de individuos de <i>P. canariensis</i> , <i>P. dactylifera</i> , así como individuos con caracteres intermedios entre ambas especies. Asociadas a las especies de <i>Phoenix</i> aparecen plantas de incienso, caña, especies nitrófilas características de ambientes antropizados.						
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN						-
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS						<b>38</b>
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA		
PIES ♂	<b>34.2%</b>	0-1 m	<b>8%</b>	<i>P. canariensis</i>	<b>71%</b>	
PIES ♀	<b>36.8%</b>	1-5 m	<b>74%</b>	<i>P. dactylifera</i>	<b>23.7%</b>	
♂/♀	<b>1.61</b>	> 5m	<b>18%</b>	<i>Phoenix</i> sp	<b>5.3%</b>	
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: Según Santana & Toledo (1997) Río Palma se correspondería con uno de los puntos donde los fenicios, en el primer milenio antes de Cristo, introdujeron la palmera datilera en el archipiélago Canario.						
Las crónicas posteriores a esta introducción comentan que Río de Palmas era un frondoso bosque de palmeras por donde discurrían numerosas fuentes. (González-Henriquez <i>et al.</i> , 1986).						
De la misma manera, cuando los normandos vinieron a la conquista quedaron maravillados de la exuberante vegetación del lugar que llamaron Río o Vado de Las Palmas, y que en Le Canarien (1980:42) (versión de Jean de Bethercourt) describen así:						
"Y al pasar al otro lado se halla un valle hermoso y unido y muy agradable, en que habrá unas 800 palmeras que dan sombra al valle, con arroyos de agua que corren por medio, y están por grupos de 100 y 120 juntas, tan altas como mástiles de más de 20 brazas de altura, tan verdes, tan enramadas y tan cargadas de dátiles, que da gusto mirarlas" (Oliva-Tacoronte, 1985).						

Ficha de datos de la población de Gran Tarajal (Fuerteventura). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		GRAN TARAJAL		CÓDIGO	GT	ISLA	FUERTEVENTURA
LOCALIDAD		TUINEJE					
DESCRIPCIÓN: Palmeral localizado en la vertiente oriental de la isla. La población se encuentra ubicada en una planicie a unos 100 metros de altitud. La población está compuesta casi en su totalidad (90.5%) de palmera datilera asociada a cultivos. Presentando una disposición en parcelas cuadriculares semejante a la que exhibían los cultivos de los pueblos del Norte de África. En la periferia de las parcelas se plantaban las palmeras datileras tan apreciadas por estos pueblos mercantes, mientras que en la parte interior se sembraban otros tipos de cultivos. Los cuadros se encuentran separados por acequias que transportaban el agua para su riego (Kyburz, 1995), lo que sugiere que dicha población ha sido posiblemente cultivada.							
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN							-
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS							42
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA			
PIES ♂	33.3%	0-1 m	2.4%	<i>P. canariensis</i>		0%	
PIES ♀	64.3%	1-5 m	83%	<i>P. dactylifera</i>		90.5%	
♂/♀	0.52	> 5m	14.6%	<i>Phoenix</i> sp		9.6%	
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: Gran Tarajal se encuentra dentro de las rutas alternativas que describe Santana (1992) como posible punto de Introducción de palmera datilera en Canarias por parte de los fenicios. Introducción de palmera datilera en Canarias por parte de los fenicios.							

Ficha de datos de la población de Haría (Lanzarote). a: Olivier *et al.* (1986).  
*Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		HARIA	CÓDIGO	HA	ISLA	LANZAROTE
LOCALIDAD	<b>HARIA</b>					
DESCRIPCIÓN: Palmeral histórico localizado en la vertiente noroccidental de la isla, a una altitud de aproximadamente 300-400 metros. La población se encuentra en el Valle de Haría rodeando al pueblo del mismo nombre. Conociéndose esta zona como el valle de las 10.000 palmeras, debido al gran número de ejemplares presentes en el mismo.						
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN						<b>10.000<sup>a</sup></b>
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS						<b>42</b>
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA		
PIES ♂	<b>45.8%</b>	0-1 m	<b>5%</b>	<i>P. canariensis</i>		<b>35.7%</b>
PIES ♀	<b>40.5%</b>	1-5 m	<b>45%</b>	<i>P. dactylifera</i>		<b>4.76%</b>
♂/♀	<b>1.06</b>	> 5m	<b>50%</b>	<i>Phoenix</i> sp		<b>59.54%</b>
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: La presencia de este palmeral no parece ser de origen natural, sino más bien cultivado a la llegada del hombre, ya que como hemos visto anteriormente no aparece una cita del palmeral hasta el siglo XVIII, a pesar de que existen referencias sobre la vegetación de la isla de Lanzarote ya desde 1402 (Reyes-Betancourt, 1999)						

Ficha de datos de la población de Maguez (Lanzarote). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		MAGUEZ	CÓDIGO	MAG	ISLA	LANZAROTE
LOCALIDAD	HARIA					
DESCRIPCIÓN: Palmeral localizado a pocos kilómetros del palmeral de Haría, a las afueras del pueblo de Maguez, situado a una altitud de 300-400 metros sobre el nivel del mar. La población de palmeras aparece junto a cultivos abandonados, además se encuentra asociada con tuneras revelando la antropización de la zona. Como en el caso de Haría, la naturaleza de este palmeral es más que dudosa.						
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN						-
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS						34
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA		
PIES ♂	47%	0-1 m	6%	<i>P. canariensis</i>	29.4%	
PIES ♀	32.3%	1-5 m	68%	<i>P. dactylifera</i>	0%	
♂/♀	1.45	> 5m	26%	<i>Phoenix</i> sp	70.6%	
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: La primera cita histórica del palmeral de Máguez la encontramos en 1839, donde Sabino Berthelot describe: <i>"A un lado están los valles de Haría y Máguez con sus casas blancas rodeadas de palmeras, aloes e higueras como los aduares árabes..."</i> (Reyes-Betancort, 1999).						



Ficha de datos de la población de Tamargada (La Gomera). a :Quintero (1985). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		TAMARGADA	CÓDIGO	TAM	ISLA	LA GOMERA
LOCALIDAD	<b>VALLEHERMOSO</b>					
DESCRIPCIÓN: Población situada en la vertiente norte de la isla de La Gomera, en el barranco de Larzales, entre 300-400 metros de altitud El palmeral se encuentra cubriendo ambas laderas como el fondo del propio barranco, con un número de 3155 individuos de <i>Phoenix canariensis</i> (Quintero, 1985). En la zona también se observan algunas piteras que posiblemente utilizadas como lindes de los terrenos y cultivos que se observaban en el fondo del mismo barranco, los que nos indica la existencia de cierto grado de antropización. Por otro lado hay que destacar que muchas palmeras presentaban signos de haber sido utilizadas para la extracción de guarapo (placas metálicas, orificios en el tronco, estrangulaciones en el tronco, etc.)						
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN						<b>3155<sup>a</sup></b>
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS						<b>41</b>
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA		
PIES ♂	<b>41.5%</b>	0-1 m	<b>5%</b>	<i>P. canariensis</i>	<b>76.9%</b>	
PIES ♀	<b>51.2%</b>	1-5 m	<b>56%</b>	<i>P. dactylifera</i>	<b>0%</b>	
♂/♀	<b>0.81</b>	> 5m	<b>39%</b>	<i>Phoenix</i> sp	<b>23.1%</b>	
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: Por los datos históricos que posemos de la isla de La Gomera, así como por las manifestaciones realizadas por los lugareños, podemos decir que posiblemente este palmeral presenta un origen natural.						

Ficha de datos de la población de Las Hayas (La Gomera). a: Quintero (1985). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		LAS HAYAS		CÓDIGO	HY	ISLA	LA GOMERA
LOCALIDAD		VALLE GRAN REY					
DESCRIPCIÓN: Población situada en la vertiente occidental de la isla, localizado en las laderas del barranco del Agua, a una altitud aproximada de 800 - 900 metros. Palmeral constituido por 3274 ejemplares. Estando compuesto el palmeral completamente por palmera canaria (Quintero, 1985). La población se encuentra asociada a cultivos							
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN							3274 <sup>a</sup>
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS							40
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA			
PIES ♂	52.5%	0-1 m	8%	<i>P. canariensis</i>		94.5%	
PIES ♀	27.5%	1-5 m	75%	<i>P. dactylifera</i>		0%	
♂/♀	1.91	> 5m	17%	<i>Phoenix</i> sp		5.4%	
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: Por los datos históricos que posemos de la isla de La Gomera, al igual que en el caso de la población anterior podemos asumir que este palmeral tiene un origen natural, estando en la actualidad más o menos antropizado.							

Ficha de datos de la población de Vegaipala (La Gomera). a: Quintero (1985). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin

NOMBRE POBLACIÓN		VEGAIPALA		CÓDIGO	VP	ISLA	<b>LA GOMERA</b>
LOCALIDAD	<b>SAN SEBASTIAN DE LA GOMERA</b>						
DESCRIPCIÓN: Población localizada en la vertiente sureste de la isla. El palmeral se ubica en el inicio del barranco de Juan Vera, cubriendo ambas laderas así como el fondo del mismo barranco a una altitud aproximada de 900 metros. Población constituida por 1520 individuos (Quintero, 1985). La de piteras dentro del palmeral, nos indica el grado de antropización del mismo.							
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN							<b>1520<sup>a</sup></b>
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS							<b>41</b>
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA			
PIES ♂	<b>51.2%</b>	0-1 m	<b>25%</b>	<i>P. canariensis</i>		<b>95.9%</b>	
PIES ♀	<b>31.7%</b>	1-5 m	<b>75%</b>	<i>P. dactylifera</i>		<b>0%</b>	
♂/♀	<b>1.61</b>	> 5m	<b>5%</b>	<i>Phoenix</i> sp		<b>4.1%</b>	
ANTECEDENTES HISTÓRICOS:							

Ficha de datos de la población de Mirca (La Palma). a: Olivier *et al.* (1986). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin

NOMBRE POBLACIÓN		MIRCA	CÓDIGO	MIR	ISLA	LA PALMA
LOCALIDAD	<b>SANTA CRUZ DE LA PALMA</b>					
DESCRIPCIÓN: Población localizada en la cara este de la isla de La Palma, a pocos kilómetros de la capital de la palmera, a una altitud aproximada de 300 metros sobre el nivel del mar. Pequeño palmeral de unos 50 ejemplares diseminados en los pocos espacios libres del barranco.						
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN						50 <sup>a</sup>
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS						27
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA		
PIES ♂	29.6%	0-1 m	27%	<i>P. canariensis</i>	70.4%	
PIES ♀	44.4%	1-5 m	54%		<i>P. dactylifera</i>	0%
♂/♀	0.67	> 5m	19%	<i>Phoenix</i> sp	29.6%	
ANTECEDENTES HISTÓRICOS:						

Ficha de datos de la población de Zumacal (La Palma). a: Olivier *et al.* (1986). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin

NOMBRE POBLACIÓN	ZUMACAL	CÓDIGO	ZU	ISLA	LA PALMA
LOCALIDAD	<b>BREÑA BAJA</b>				
DESCRIPCIÓN: Población localizada en la vertiente este de la isla a 200 metros sobre el nivel del mar. El palmeral se encuentra en muy mal estado de conservación debido a que ha sufrido incendios recientes, además se observa gran cantidad de vertidos de escombros en la zona, así como la poda completa de algunos individuos.					
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN					<b>30<sup>a</sup></b>
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS					<b>22</b>
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA	
PIES ♂	<b>13.6%</b>	0-1 m	<b>10%</b>	<i>P. canariensis</i>	<b>90.9%</b>
PIES ♀	<b>18.2%</b>	1-5 m	<b>70%</b>	<i>P. dactylifera</i>	<b>0%</b>
♂/♀	<b>0.75</b>	> 5m	<b>20%</b>	<i>Phoenix</i> sp	<b>9.1%</b>
ANTECEDENTES HISTÓRICOS:					

Ficha de datos de la población de Elche (Alicante). *Phoenix* sp: individuos morfológicamente intermedios o sin caracterizar.

NOMBRE POBLACIÓN		ELCHE	CÓDIGO	EL	PROVINCIA	ALICANTE
LOCALIDAD		ELCHE				
DESCRIPCIÓN: Población (Hort. Del Gat.) de palmera datilera perteneciente al palmeral de Elche, cedida por el Instituto para la Conservación de la Palmera Datilera de Elche. Se utilizó como referente de <i>P. dactylifera</i> .						
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN						-
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS						40
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA		
PIES ♂	%	0-1 m	%	<i>P. canariensis</i>	0%	
PIES ♀	%	1-5 m	%	<i>P. dactylifera</i>	100%	
♂/♀		> 5m	%	<i>Phoenix</i> sp	0%	
<p>ANTECEDENTES HISTÓRICOS: En Elche los fenicios encontraron las condiciones ideales para cultivar dátiles. Aquí se plantaron y cultivaron palmeras datileras para su aprovisionamiento, siendo en la actualidad una ciudad famosa entre otras cosas por sus importantes palmerales de palmera datilera. Precisamente, muchas de los ejemplares de <i>P. dactylifera</i> que se han plantado en Canarias en los últimos 15 a 20 años proceden de esta localidad de la península ibérica (Morici, 1998). De ahí que el estudio genético y comparativo de esta población con palmerales de canarias tanto de <i>P. canariensis</i> como <i>P. dactylifera</i> resulte de gran interés.</p>						

Ficha de datos de la población de *Phoenix theophrasti* (Creta).

NOMBRE POBLACIÓN		<i>Phoenix theophrasti</i>		CÓDIGO	Pht
ORIGEN		JARDIN BOTANICO DE BLANES (BARCELONA)			
DESCRIPCIÓN: Muestra de ejemplares de <i>P. theophrasti</i> provenientes del Jardín Botánico de Blanes, utilizadas como "outgroup" en el análisis filogenético.					
Nº INDIVIDUOS POBLACIÓN					-
Nº INDIVIDUOS MUESTREADOS					6
SEXO		TALLAS		CARACTERIZACION TAXONOMIA	
PIES ♂	%	0-1 m	%	<i>P. canariensis</i>	0%
PIES ♀	%	1-5 m	%	<i>P. dactylifera</i>	0%
♂/♀		> 5m	%	<i>P. theophrasti</i>	100%
ANTECEDENTES HISTÓRICOS: especie del género <i>Phoenix</i> del Mediterráneo, cuya morfología recuerda mucho a <i>P. dactylifera</i> .					

### 3.2 Tratamiento de las muestras

Los foliolos recolectados eran guardados en bolsas etiquetadas con el código de la población y el número del individuo correspondiente. Estas bolsas se mantenían en frío, en el interior de una pequeña nevera de campo con ayuda de paquetes hielo seco, hasta la llegada al laboratorio.

#### 3.2.1 Almacenamiento de las muestras

Posteriormente se eliminaba la suciedad mediante un lavado con agua destilada, para evitar que pudiera interferir en el proceso de extracción de las proteínas. A continuación los foliolos eran secados con papel de filtro y guardados de nuevo en la bolsa etiquetada correspondiente para su almacenamiento a  $-80^{\circ}\text{C}$ , hasta su tratamiento posterior.

Para las muestras procedentes de otras islas se ensayó en el laboratorio el tiempo máximo de resistencia de la actividad enzimática de las muestras mantenidas en frío antes de ser guardadas en el congelador, para así estimar la duración de las campañas.

#### 3.2.2 Extracción de proteínas

Se tomó aproximadamente 0.5 g de material congelado ( $-80^{\circ}\text{C}$ ) de cada individuo para la extracción de proteínas.

Con ayuda de un mortero y un brazo de porcelana se procedía a la pulverización de las muestras, facilitando esta tarea la utilización de nitrógeno líquido. Se vertía un volumen de nitrógeno líquido (aprox. 50 ml) encima de la muestra y con ayuda del brazo se procedía a la rotura del tejido y de la estructura celular, este proceso se repetía tres o cuatro veces hasta observar que la porción de foliolo estaba totalmente reducida a polvo. A continuación se añadía el tampón de extracción en una relación 1:3 g./ml., el cual era repartido por toda la muestra con el brazo de porcelana antes que el mismo se congelara. Sobre una cama de hielo y en oscuridad se dejaba descongelar las muestras lentamente. Una vez líquido el extracto era embebido en papel Whatman N° 3 (1 × 0.5 cm).



### 3.2.3 Tampones de extracción

Se ensayaron tres tipos de tampones de extracción diferentes que presentaban la siguiente composición:

- a) TRIS-HCl 0.1 M pH 7.5  
EDTA 1 mM  
Ácido Ascórbico 0.1 M  
PVPP 3%  
2- Mercaptoetanol 0.1 %
  
- b) TRIS-HCl 0.1 M pH 7.4  
EDTA 2 mM  
Ácido Ascórbico 0.014 M  
Tween-80 1%  
KCl 0.013 M  
PVPP 3% (Polyvinil-Polypyrrolidone)  
2- Mercaptoetanol 0.1 M
  
- c) TRIS-HCl 0.1 M pH 7.5  
EDTA 1 mM  
Suero de Albúmina Bovina 3 %  
PVP 12%  
2- Mercaptoetanol 0.1 M

(Sosa *et al.*, 1998)

(Torres & Tisserat, 1980)

### 3.2.4 Almacenamiento de los extractos

Las tiras de papel Whatman conteniendo el extracto de cada individuo eran almacenadas en placas de petri, que eran etiquetadas para su conservación en congeladores de -80°C hasta, su aplicación en la electroforesis. de almidón.

### 3.3 Sistemas enzimáticos estudiados.

Se estudiaron un total de 22 sistemas enzimáticos (Tabla 2), que se ensayaron en diferentes sistemas de tampones de electroforesis, buscando las enzimas que se resolvieran mejor en los distintos tampones de electroforesis.

### 3.4 Sistemas de tampones de electroforesis

Los tampones empleados en la preparación de los geles de almidón, así como los empleados en las cubetas de electrodos, para analizar los sistemas enzimáticos estudiados, fueron los siguientes:

#### 3.4.1 TRIS-BORATO-CITRATO 8.6 (Poulik, 1957)

Tampón de electrodo: Ácido Bórico 0.304 M  
NaOH 0.1 M pH 8.6

Tampón de gel: TRIS 0.015 M  
Ácido Cítrico anhidro 0.003 M, pH 7.8

#### 3.4.2 MORFOLIN-CITRATO 6.1 (Clayton & Tretiak, 1972)

Tampón de electrodo: Ácido Cítrico monohidratado 0.04 M  
pH 6.1 (ajustar con N-3-Aminopropil)

Tampón de gel: Disolver 1 parte de tampón de electrodo en 19 partes de agua.

#### 3.4.3 HISTIDINA 7.0 (Gottlieb, 1981- modificado)

Tampón de electrodo: Tris 0.13 M  
Ácido Cítrico anhidro 0.047 M

Tampón de gel: DL- Histidina 0.005 M  
pH 7.0 (ajustar con NaOH)

Tabla 2. Sistemas enzimáticos ensayados. Entre paréntesis se indica la clasificación de la *International Union of Biochemistry*, I.U.B. 1979

ENZIMA	ABREVIACIÓN	CLASIFICACIÓN I.U.B.
1. Aconitasa	ACO	(EC 4.2.1.3)
2. Alcohol deshidrogenasa	ADH	(EC 1.1.1.1)
3. Diaforasa	DIA	(EC 1.6.4.3)
4. Enzima málica	ME	(EC 1.1.1.40)
5. Esterasa	EST	(EC 3.1.1.1)
6. Formico deshidrogenasa	FDH	(EC 1.2.1.2)
7. Fosfatasa ácida	ACP	(EC 3.1.3.2)
8. Fosfatasa alcalina	ALP	(EC 3.1.3.1)
9. Fosfoglucoisomerasa	PGI	(EC 5.3.1.9)
10. Fosfoglucomutasa	PGM	(EC 5.4.2.2)
11. 6-Fosfoglucónico deshidrogenasa	6PGDH	(EC 1.1.1.44)
12. Glicerol-3-fosfato deshidrogenasa	G3PDH	(EC 1.1.1.8)
13. Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa	G6PDH	(EC 1.1.1.49)
14. Glutamato deshidrogenasa	GDH	(EC 1.4.1.2)
15. Glutamato Oxalacetato transaminasa	GOT	(EC 2.6.1.1)
16. Iditol deshidrogenasa	IDDH	(EC 1.1.1.14)
17. Isocítrico deshidrogenasa	IDH	(EC 1.1.1.42)
18. Lactato deshidrogenasa	LDH	(EC 1.1.1.27)
19. Málico deshidrogenasa	MDH	(EC 1.1.1.37)
20. Peroxidasa	PRX	(EC 1.11.1.7)
21. Shiquímico deshidrogenasa	SKDH	(EC 1.1.1.25)
22. SuperOxido-dismutasa	SOD	(EC 1.15.1.1)

**3.4.4 HISTIDINA-CITRATO 5.7 (Soltis *et al.*, 1983)**

Tampón de electrodo: Tris 0.13 M  
Ácido Cítrico anhidro 0.047 M

Tampón de gel: L-Histidina 0.009 M  
pH 5.7 (ajustar con ácido cítrico 0.3 M)

**3.4.5 TRIS-CITRATO 7.2 (Soltis *et al.*, 1983)**

Tampón de electrodo: Tris 0.223 M  
Ácido Cítrico anhidro 0.069 M, pH 7.2

Tampón de gel: Tomar 8.75 ml del tampón de electrodo y llevar a 250 ml con agua

**3.4.6 TRIS-CITRATO 7.5 (Soltis *et al.*, 1983)**

Tampón de electrodo: Tris 0.223 M  
Ácido Cítrico Anhidro 0.086 M, pH 7.5

Tampón de gel: Tomar 8.75 ml del tampón de electrodo y llevar a 250 ml con agua

**3.4.7 TRIS-CITRATO 7.9 (Torres & Tisserat, 1980)**

Tampón de electrodo: Borato de Sodio 0.4M, pH 8.7

Tampón de gel: Tris-Citrato 0.019M pH 7.9

**3.4.8 TRIS-CITRATO 8.0 (Soltis *et al.*, 1983)**

Tampón de electrodo: Tris 0.135 M  
Ácido Cítrico anhidro 0.032 M, pH 8.0

Tampón de gel: Tomar 16.75 ml del tampón de electrodo y llevar a 250 ml con agua

**3.4.9 TRIS-CITRATO 8.2 (Meizel & Markert, 1967)**

Tampón de electrodo: Ácido Bórico 0.3 M  
pH 8.2 (ajustar con NaOH)

Tampón de gel: Tris 0.015 M  
pH 8.2 (ajustar con ácido cítrico 0.3 M)

### 3.4.10 TRIS-CITRATO 8.5 (Soltis *et al.*, 1983)

Tampón de electrodo: Tris 0.135 M

Ácido cítrico anhidro 0.017 M, pH 8.5

Tampón de gel: Tomar 16.75 ml del tampón de electrodo y llevar a 250 ml con agua

## 3.5 Electroforesis

### 2.5.1 Elaboración de los geles

Se utilizaron geles de almidón al 12% para un volumen total de 250 ml. A la hora de elaborar los geles primeramente se preparaban los tampones de gel y electrodo del sistema que iba a ser ensayado en el cual se va a llevar a cabo la electroforesis. Del volumen total del tampón de gel preparado para el gel (250 ml) se separa 1/3 (86 ml), el resto se calentó en un matraz aforado de 500 ml de capacidad. Mientras se pesa la cantidad necesaria de almidón para tener una concentración final del 12% (30 g), colocándose en un quitasato de 1 litro. Cuando el tampón que hemos puesto ha calentar empieza a hervir se disuelve el almidón con el 1/3 restantes del tampón del gel, agitando fuertemente hasta que el almidón este bien disuelto para evitar la aparición de grumos posteriormente en el gel. A continuación se vierte el tampón que está hirviendo en el quitasato, donde se encuentra el almidón ya disuelto, agitando vigorosamente para evitar la formación de grumos. Una vez se ha traspasado todo el volumen del matraz aforado al quitasato, este se coloca en una placa calentadora hasta volver a llevarlo a ebullición sin dejar de agitar, para evitar así que el gel se queme. En este momento el gel presenta un aspecto blanquecino y espeso, pero a medida que se va calentando este se va volviendo más traslucido y liquido. Cuando el tampón de gel alcanza la ebullición se eliminan las burbujas de aire del gel, para evitar que interferieran en la electroforesis. Esto se consigue realizando el vacío en el quitasato con la ayuda de una bomba de vacío. En este paso también se procura agitar vigorosamente para así ayudar a eliminar las burbujas de aire y además homogeneizar las solución. Una vez que observamos que las burbujas grandes e irregulares son sustituidas por burbujas pequeñas y regulares dejamos de calentar y lo vertemos rápidamente y con extremo cuidado sobre

el molde del gel ( $23,2 \times 2,5 \times 0,6$  cm.). Si a pesar de todo aparecieran burbujas de aire en el interior del gel estas son eliminadas rápidamente con la ayuda de una pequeña espátula. El gel se deja enfriar a temperatura ambiente aproximadamente durante 30 minutos. En el caso de que el gel fuese a ser utilizado el día siguiente este es cubierto con un cristal para evitar que la superficie del mismo en contacto con el aire se seque.

### 3.5.2 Carga de las muestras en el gel

Antes de que se va a llevar a cabo la electroforesis se coloca el gel en la nevera ( $4-8^{\circ}\text{C}$ ) aproximadamente durante 15 minutos para que el gel este frío a la hora de cargar las muestras y así ayudar a no romper la cadena de frío que evita la desnaturalización de proteínas. Transcurrido estos 15 minutos se saca el gel del frigorífico y se realizan los preparativos para cargar las muestras en el mismo. Con la ayuda de un bisturí y de forma cuidadosa se separan los extremos del gel de las paredes del molde, evitando de esta manera que la contracción del gel, debido al enfriamiento del mismo, produzca grietas, además con ello se intenta que las condiciones de corrido en el borde y en el centro del gel sean las mismas. A continuación se realiza un corte a 4 cm del extremo del gel, en contacto con el cátodo, de lado a lado del mismo. Este corte será el lugar donde se colocarán las muestras a correr en la electroforesis. Las muestras se colocan una a una con la ayuda de una pequeña pinza y siguiendo rigurosamente el orden que hemos estipulado y redactado en nuestra libreta de laboratorio, ya que esa será la única referencia que tengamos a la hora de “leer” el gel

### 3.5.3 Condiciones de la electroforesis

Una vez cargadas las muestras en el gel, entre 25 y 30, este se coloca entre las dos cubetas de electrodo, en las cuales se ha depositado el tampón de electrodo previamente.

Una fuente de alimentación Pharmacia Biotech EPS 600 conectada a las cubetas de electrodo suministra la corriente eléctrica, que gracias a unas esponjas que hacen la función de puente salino entre el gel y el tampón de electrodo, pasa de la una cubeta a la otra atravesando el gel, permitiendo que

las proteínas contenidas en los extractos de las muestras se vean sometidos a una corriente eléctrica, haciendo que estas pasen del papel whatman en el que están embebidas al gel. Normalmente este proceso tarda aproximadamente entre 10-15 minutos dependiendo del sistema de tampones gel/electrodo utilizado en la electroforesis. En este proceso generalmente se suelen aplicar voltajes elevados, 250V, 70 mA, para asegurarnos que las proteínas han pasado al gel, pero el voltaje aplicado depende como ya hemos mencionado del sistema de tampones empleado.

Para evitar que se produzca la desnaturalización de las proteínas debido al calor generado por la corriente eléctrica que atraviesa el gel todo el proceso se lleva a cabo a una temperatura de 4°C. Esto se consigue realizando la electroforesis en el interior de una cámara frigorífica que mantenga dicha temperatura.

Una vez transcurridos los 10-15 minutos a ese voltaje elevado, se detiene la electroforesis para retirar los papeles que contenían las muestras. Los papeles Whatman son retirados en este paso para evitar que en el rebelado aparezcan las bandas con cola ("*smir*") debido a la entrada impurezas en el gel. Este paso se realiza rápidamente con la ayuda de unas pinzas de laboratorio para así prevenir la rotura la cadena de frío. El corte que se había realizado en el gel para insertar las muestras se sella uniendo ambas partes del gel con la ayuda de las manos y calzando el mismo con una varilla de vidrio de del mismo ancho del gel y 0.5 cm de diámetro, la cual se coloca en la base del mismo.

Hasta ahora hemos conseguido que las proteínas contenidas en las muestras extraídas pasen del papel en el que se habían embebido en el proceso de extracción a el gel de almidón. A continuación viene el proceso de separación de estas en el gel por su relación carga/masa. Para ello se vuelve a someter al gel a un voltaje, esta vez menor (200V 60 mA), que permita a las proteínas migrar a lo largo del gel y separarse. Este proceso dura aproximadamente entre 3 y 5 horas dependiendo del sistema de tampones empleado. El calor generado en el gel por la resistencia al paso de la corriente eléctrica se contrarresta colocando una pieza de hielo seco sobre el mismo para facilitar su enfriamiento y evitar la pérdida de actividad enzimática debido al calor. Se coloca una hoja de acetato entre el gel y el hielo seco para impedir que el primero se seque y también para que la gotas de agua debido a la

humedad entren en contacto con el gel alterando el voltaje y/o la propia concentración iónica del mismo.

### 3.5.4 Preparación del gel para la tinción

Una vez transcurrido el tiempo de la electroforesis se saca el gel de la cámara frigorífica. Con ayuda de un bisturí se desecha la fracción de gel del extremo catódico anterior a la línea de carga de las muestras, a la cual no han migrado enzimas de interés para el estudio. A continuación el gel se traspa desde su molde a la cubeta de corte, donde es cortado en lonchas horizontales de 3 mm de grosor con la ayuda de un cuerda de acero de 0.5 mm de diámetro. Se realiza una marca en el extremo superior izquierdo del gel que nos sirve como referencia a la hora de poder identificar la disposición de los individuos. De esta forma se obtienen entre 5 y 7 lonchas aunque ni la primera ni la última suelen utilizarse. La primera se elimina debido a que las proteínas puede haberse oxidado al estar esta parte del gel en contacto con el aire, y además por que normalmente suele presentar rugosidades y ser más gruesa que el resto de las capas. Por el otro lado, la última capa también es excluida debido a que al estar en contacto con el molde puede haber corrido de forma anormal. El resto de capas (entre 3 y 5) son utilizadas para la tinción de las diferentes enzimas.



### 3.6 Tinción de los sistemas enzimáticos estudiados

#### 3.6.1 ACONITASA. (ACO . EC 4.2.1.3)

*Reacción:* Cis-Aconítico + H<sub>2</sub>O → Cítrico

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
Ácido Cis-Aconítico.....	75 mg
MgCl <sub>2</sub> 10 %.....	4 ml
NADP <sup>+</sup> 10 mg/ml.....	2 ml
Isocítrico deshidrogenasa.....	7 U
MTT 10 mg/ml.....	1 ml
PMS 5 mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción:* primera

*Condiciones de Revelado:* 37°C y oscuridad

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se ensayó con el NADP<sup>+</sup>, PMS y MTT sin disolver.
- Se varió la concentración de Ácido Cis-Aconítico de 50 a 100 mg.
- Se ensayó con 10 mg de NADP<sup>+</sup>.
- Se ensayó con 2 ml de MgCl<sub>2</sub>.

### 3.6.2 ALCOHOL DESHIDROGENASA (ADH. EC 1.1.1.1).

*Reacción:* Alcohol + NAD<sup>+</sup> → Aldehído o cetona + NADH

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
Etanol absoluto.....	1 ml
MgCl <sub>2</sub> 10%.....	2 ml
NAD <sup>+</sup> 20 mg/ml.....	2 ml
MTT 10 mg/ml.....	1 ml
PMS 5 mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción:* independiente

*Condiciones de Revelado:* Temperatura ambiente y oscuridad, además debe estar tapada para evitar la evaporación del alcohol y separada del resto de las tinciones.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se aumentó la concentración de etanol absoluto hasta 5 ml.
- Se varió la concentración de NAD<sup>+</sup> de 5 a 40 mg.
- Se añadió el PMS y MTT sin disolver.
- Se ensayó con 10 mg de PMS.
- Se disminuyó la concentración de MTT a 5 mg.
- Se aumentó la concentración de MTT y PMS a 1,5 ml.

### 3.6.3 DIAFORASA (DIA. EC 1.6.4.3).

*Reacción:* Lipoamida<sup>1</sup> + NADH → Dihidrolipoamida + NAD<sup>+</sup>

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
DCPIP.....	5 mg
β-NADH.....	10 mg
MTT 10mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción:* segunda.

*Condiciones de Revelado:* 37°C y oscuridad.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se sustituyó el MTT por 10 mg de NBT.
- Se probaron concentraciones de 2 a 5 mg de DCPIP.
- Se aumentó la concentración de β-NADH a 20 mg.

### 3.6.4 ENZIMA MÁLICA (ME. EC 1.1.1.40)

*Reacción:* L-Málico + NADP<sup>+</sup> → Pirúvico + CO<sub>2</sub> + NADPH

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	25 ml
Ácido Málico 1M pH 8.0.....	25 ml
MgCl <sub>2</sub> 10%.....	2 ml
NADP <sup>+</sup> 10 mg/ml.....	1 ml
MTT 10 mg/ml.....	1 ml
PMS 5 mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción:* tercera

*Condiciones de Revelado:* 37°C y oscuridad.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se añadió el NADP<sup>+</sup>, MgCl<sub>2</sub>, MTT, y PMS sin disolver.
- Se aumentó la concentración de NADP<sup>+</sup> de 5 a 10 mg.
- Se aumentó la concentración de MgCl<sub>2</sub> a 50 mg.
- Se añadió el Ácido Málico sin disolver.
- Se aumentó la concentración de PMS a 10 mg.
- Se sustituyó el MTT por 10 mg de NBT.

<sup>1</sup> Se denomina lipoamida al cofactor de la diaforasa cuando se encuentra unido covalentemente a la enzima formando un enlace amida.

### 3.6.5 ESTERASA (EST. EC 3.1.1.1)

*Reacción:* Ester carboxílico + H<sub>2</sub>O → Alcohol + Ácido carboxílico

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 7.1.....	45 ml
Fast Blue RR Salt.....	0.05 g
α-β-Naftilfosfato*.....	5 ml

\* disuelto al 1% en acetona : agua (1 : 1)

*Capa de tinción:* tercera.

*Condiciones de Revelado:* 37°C y oscuridad. Se incuba separada del resto y tapada.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se añadió 0.5 g de PVP.
- Se añadió 0.5 g de NaCl.
- Se ensayó en la 2<sup>a</sup> y 3<sup>a</sup> capa de tinción.

### 3.6.6 FORMICO DESHIDROGENASA (FDH. EC 1.2.1.2)

*Reacción:* Ácido Fórmico + NAD → CO<sub>2</sub> + NADH

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
Ácido Fórmico.....	60 mg
NAD <sup>+</sup> .....	5 mg
MTT.....	10 mg
PMS.....	5 mg

*Capa de tinción:* primera

*Condiciones de Revelado:* Temperatura ambiente y oscuridad

### 3.6.7 FOSFATASA ÁCIDA (ACP. EC 3.1.3.2)

*Reacción:* Ortofosfórico-monoéster + H<sub>2</sub>O → Ortofosfato +

Alcohol

*Reactivos:*

Tris-Acetato 0.1M pH 5.0.....	45 ml
MgCl <sub>2</sub> .....	0.05 g
MnCl <sub>2</sub> .....	0.05 g
NaCl.....	0.5 g
Fast Blue RR Salt.....	0.05 g
α-Naftil-Fosfato*.....	5 ml

\* disuelto al 1% en acetona : agua (1 : 1)

*Capa de tinción:* primera

*Condiciones de Revelado:* 37°C y oscuridad

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se varió la concentración de Fast Blue RR Salt de 50 a 100 mg.
- Se aumentó la concentración de α-Naftil-Fosfato de 2 a 5 ml.

### 3.6.8 FOSFATASA ALCALINA (ALP. EC 3.1.3.1)

*Reacción:* Ortofosfórico-monoéster + H<sub>2</sub>O → Ortofosfato +

Alcohol

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
MgCl <sub>2</sub> 10%.....	2 ml
MnCl <sub>2</sub> .....	50 mg
NaCl <sub>2</sub> .....	500 mg
Fast Blue RR Salt.....	75 mg
α-Naftil-Fosfato*.....	5 ml

\* disuelto al 1% en acetona : agua (1 : 1)

*Capa de tinción:* segunda

*Condiciones de Revelado:* Temperatura ambiente y oscuridad.

### 3.6.9 FOSFOGLUCOISOMERASA (PGI. EC 5.3.1.9)



Fosfogluconico + NADPH

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
Fructosa-6-P.....	50 mg
NADP <sup>+</sup> 10 mg/ml.....	1 ml
Glucosa-6-fosfato-deshidrogenasa.....	60 U
MTT 10 mg/ml.....	1 ml
PMS 5 mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción:* primera

*Condiciones de Revelado:* 37°C y oscuridad.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se añadió de 0.2 a 50 mg de MgCl<sub>2</sub>.
- Se ensayo con el MTT y PMS sin disolver.
- Se sustituyo el NADP<sup>+</sup> por NAD<sup>+</sup>.
- Se aumento la concentración de PMS a 10 mg.
- Se ensayó con 20 U de la enzima

### 3.6.10 FOSFOGLUCOMUTASA (PGM. EC 5.4.2.2)

*Reacción:*

$\alpha$ -D-Glucosa-1,6-bifosfato +  $\alpha$ -D-Glucosa-1-P  $\rightarrow$   $\alpha$ -D-Glucosa-6-P +  $\alpha$ -D-Glucosa-1,6-bifosfato.

Glucosa-6-P + NADP<sup>+</sup>  $\rightarrow$  6-Fosfogluconico + NADPH

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
Glucosa-1-P.....	50 mg
MgCl <sub>2</sub> 10%.....	2 ml
NADP <sup>+</sup> 10 mg/ml.....	1 ml
Glucosa-6-fosfato-deshidrogenasa.....	60 U
MTT 10 mg/ml.....	1 ml
PMS 10 mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción: segunda*

*Condiciones de Revelado: 37°C y oscuridad.*

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se ensayó con el MTT y PMS sin disolver.
- Se aumentó la concentración de MgCl<sub>2</sub> a 50 mg.
- Se sustituyó el NADP<sup>+</sup> por NAD<sup>+</sup>.
- Se ensayó con 20 U de la enzima .

**3.6.9 6-FOSFOGLUCÓNICO DESHIDROGENASA (6PGD. EC 1.1.1.44)**

*Reacción:* Ácido 6-fosfogluónico + NADP<sup>+</sup> → D- Ribulosa-5-P + CO<sub>2</sub> +

NADPH

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
Ácido 6-fosfogluónico.....	30 mg
MgCl <sub>2</sub> 10%.....	4 ml
NADP <sup>+</sup> 10 mg/ml .....	2 ml
MTT 10 mg/ml.....	1 ml
PMS 5 mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción:* primera

*Condiciones de Revelado:* 37°C y oscuridad.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se ensayaron concentraciones de 5 y 10 mg de NADP<sup>+</sup>.
- Se incrementó la concentración de Ácido 6-fosfogluónico a 50 mg.
- Se añadió el NADP<sup>+</sup>, PMS y MTT pesado.
- Se aumentó la concentración de PMS a 10 mg.

**3.6.12 GLICEROL-3-FOSFATO DESHIDROGENASA (G3PDH. EC 1.1.1.8)**

*Reacción:* DL-Glicerol-3-fosfato + NAD<sup>+</sup> → Dihidroacetona-fosfato + NADH

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
DL-Glicerolfosfato.....	100 mg
MgCl <sub>2</sub> 10%.....	2 ml
NAD <sup>+</sup> 20 mg/ml.....	1 ml
MTT 10 mg/ml.....	1 ml
PMS 5 mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción:* tercera

*Condiciones de Revelado:* 37°C y oscuridad

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se ensayó en la 2<sup>a</sup> y 4<sup>a</sup> capa de tinción.



**3.6.12 GLUCOSA-6-FOSFATO DESHIDROGENASA (G6PDH. EC 1.1.1.49)**

*Reacción:* D-Glucosa-6-fosfato + NADP<sup>+</sup> → 6-Fosfogluconato + NADPH

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
D-Glucosa-6-fosfato.....	200 mg
MgCl <sub>2</sub> 10%.....	2 ml
NADP <sup>+</sup> 10mg/ml.....	1 ml
MTT 10mg/ml.....	1 ml
PMS 10mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción:* primera

*Condiciones de Revelado:* 37°C y oscuridad.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se añadió el NADP<sup>+</sup>, MgCl<sub>2</sub>, PMS y MTT sin disolver.
- Se disminuyó la concentración de NADP<sup>+</sup> a 5 mg.
- Se disminuyó la concentración de D-Glucosa-6-fosfato a 50 mg.
- Se aumentó la concentración de MgCl<sub>2</sub> a 50 mg.

**3.6.14 GLUTAMATO DESHIDROGENASA (GDH. EC 1.4.1.2).**

*Reacción:* L-Glutámico + H<sub>2</sub>O + NAD<sup>+</sup> → 2-Oxoglutárico + NH<sub>3</sub> + NADH

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
Ácido L-Glutámico.....	200 mg
MgCl <sub>2</sub> 10%.....	2 ml
NAD <sup>+</sup> 20 mg/ml.....	2 ml
MTT 10 mg/ml.....	1 ml
PMS 5 mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción:* tercera

*Condiciones de Revelado:* 37°C en oscuridad.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se ensayó con 20 mg de NAD<sup>+</sup>.
- Se añadió el NAD<sup>+</sup>, PMS y MTT sin disolver.

**3.6.15 GLUTAMATO OXALACETATO TRANSAMINASA (GOT. EC 2.6.1.1).**

*Reacción:* L-Aspártico + 2-Cetoglutarico → Oxalacético + L-Glutámico

*Reactivos:*

Tris-HCl 1M pH 8.0.....	50 ml
Ácido aspártico .....	100 mg
Ácido 2-Cetoglutarico.....	50 mg
Fast Blue RR Salt.....	150mg
Piridoxal-5-Fosfato.....	5 mg

*Capa de tinción:* independiente

*Condiciones de Revelado:* 37°C y oscuridad.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se varió la concentración del Piridoxal-5-Fosfato de 5 a 20 mg.
- Se disminuyó la concentración de Fast Blue RR Salt a 75 mg.

**3.6.16 IDITOL DESHIDROGENASA (IDDH. EC 1.1.1.14)**

*Reacción:* D-Iditol + NAD → D-Sorbitol + NADH

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
D-Iditol.....	180 mg
NAD <sup>+</sup> 20 mg/ml.....	1 ml
MTT 10 mg/ml.....	1 ml
PMS 5 mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción:* cuarta

*Condiciones de Revelado:* 37°C y oscuridad.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se aumentó la concentración de NAD<sup>+</sup> a 2 ml.
- Se incrementó la cantidad de D-Sorbitol hasta 200 mg.
- Se ensayó en la 2ª y 3ª capa de tinción.

**3.6.17 ISOCÍTRICO DESHIDROGENASA (IDH. EC 1.1.1.42)**

*Reacción:*  $\text{Ácido Isocítrico} + \text{NADP}^+ \rightarrow 2\text{-Oxoglutarico} + \text{CO}_2 + \text{NADPH}$

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
Ácido Isocítrico.....	50 mg
MgCl <sub>2</sub> 10%.....	2 ml
NADP <sup>+</sup> 10 mg/ml.....	1 ml
MTT 10 mg/ml.....	1 ml
PMS 5 mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción:* tercera.

*Condiciones de Revelado:* 37°C y oscuridad.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se ensayó con el NADP<sup>+</sup>, MTT y PMS sin disolver.
- Se aumentó la concentración de Ácido Isocítrico hasta 80 mg.

**3.6.18 LACTATO DESHIDROGENASA (LDH. EC 1.1.1.27)**

*Reacción:*  $\text{L-Láctico} + \text{NAD}^+ \rightarrow \text{Pirúvico} + \text{NADH}$

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
Ácido Láctico.....	150 mg
NAD.....	5 mg
MTT.....	10 mg
PMS.....	5 mg

*Capa de tinción:* tercera

*Condiciones de Revelado:* Temperatura ambiente y oscuridad.

### 3.6.19 MÁLICO DESHIDROGENASA (MDH. EC 1.1.1.37)

*Reacción:* L-Málico + NAD<sup>+</sup> → Oxalacético + NADH

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	35 ml
Acido Málico 1M pH 8.0.....	15 ml
NAD <sup>+</sup> 20 mg/ml.....	1 ml
MTT 10 mg/ml.....	1 ml
PMS 5 mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción:* tercera.

*Condiciones de Revelado:* 37°C y oscuridad.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se ha ensayado añadir el NAD<sup>+</sup>, MTT y PMS sin disolver.
- Se ha añadido 2g de D-L-Málico sin disolver.
- Se disminuyó la concentración de NAD<sup>+</sup> a 5 mg.
- Se añadió 50 mg de MgCl<sub>2</sub>.

### 3.6.20 PEROXIDASA (PRX. EC 1.11.1.7)

*Reacción:* Donante + H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> → Donante oxidado + 2H<sub>2</sub>O

*Reactivos:*

#### SOLUCIÓN A

3-Amino-9-Etil-Carbazol.....	25 mg
CaCl <sub>2</sub> .....	20 mg
Dimetil formamida.....	2.5 ml

#### SOLUCIÓN B

Acetato 0.05 M pH 5.....	47.5 ml
H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> 3%.....	0.1 ml

*Capa de tinción:* tercera

*Condiciones de Revelado:* Mezclar solución A y B, incubar a temperatura ambiente, no necesita oscuridad.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se aumentó la concentración de 3-Amino-9-Etil-Carbazol a 50 mg.
- Se ensayó aumentado el CaCl<sub>2</sub> a 30 mg.
- Se incrementó la concentración de Dimetil formamida a 5 ml.
- Se varió el pH a 5.4 en la solución de acetato.
- Se aumentó la concentración de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> a 2 ml.
- Se ensayó en la 2<sup>a</sup> capa de tinción.

**3.6.21 SHIQUIMICO DESHIDROGENASA (SKDH. EC 1.1.1.25)**

*Reacción:* Shiquímico + NADP<sup>+</sup> → 3-Dihidroshikímico+  
NADPH

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 8.0.....	50 ml
Ácido Shiquímico.....	50 mg
NADP <sup>+</sup> 10 mg/ml.....	2 ml
Glucosa-6-fosfato-deshidrogenasa.....	60 U
MTT 10 mg/ml.....	1 ml
PMS 5 mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción:* segunda o tercera.

*Condiciones de Revelado:* Ajustar el pH a 9.1 con NaOH,  
incubar a 37°C y oscuridad.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se varió la concentración del Tris-HCl a 0.2 M.

**3.6.22 SUPEROXIDO DISMUTASA (SOD. EC 1.15.1.1)**

*Reacción:* 2 O<sub>2</sub><sup>-</sup> + 2 H<sup>+</sup> → O<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>

*Reactivos:*

Tris-HCl 0.1M pH 7.4.....	50 ml
Riboflavina.....	3 mg
EDTA-Na <sub>2</sub> .....	40 mg
MTT 10 mg/ml.....	1 ml

*Capa de tinción:* segunda

*Condiciones de Revelado:* Incubar a 37°C en oscuridad durante 30 minutos, a continuación exponer el gel a la luz.

*Otras condiciones ensayadas:*

- Se aumentó la concentración de EDTA-Na<sub>2</sub> a 80 mg.
- Se aumentó la concentración de Riboflavina a 6 mg.
- Se ensayó en la 3ª capa de tinción.

### 3.7 Interpretación genética de los zimogramas

Debido a la imposibilidad de realizar cruzamientos controlados entre individuos para determinar el tipo de descendencia de los diferentes loci, la interpretación de las bandas se hizo directamente desde el gel.

En la interpretación del patrón de bandeo se tuvo en cuenta la estructura cuaternaria de las proteínas detectadas, de tal forma que el gen homocigótico que codifica para una enzima monomérica oisis producirá una sola banda de actividad enzimática en el gel, mientras si este se encuentra en heterocigosis se observaran dos bandas. En el caso de una proteína tenga una estructura dimérica, el patrón de bandas producido en homocigosis sería también de una sola banda, mientras que en heterocigosis aparecerían tres bandas. Por último, en las enzimas con una estructura tetramérica se observaría una sola banda en homocigosis, y hasta un total de cinco en el caso de que el gen que codifica para dicha enzima se encuentre en heterocigosis.

Para cada locus, los alelos fueron asignados y ordenados siguiendo el orden alfabético y de acuerdo con su movilidad desde el origen del gel hacia el ánodo. Así, el alelo con mayor movilidad era identificado como "a", el alelo más próximo al anterior se le asignaba la letra "b", y así sucesivamente para todos los alelos detectados.

### 3.8 Análisis de datos

#### 3.8.1 Diversidad genética

##### 3.8.1.1 Medidas de la variabilidad genética.

Mediante distintos programas de análisis de datos genéticos se estimaron los parámetros de diversidad genética más utilizados en la bibliografía existente sobre genética de poblaciones. Así, se estimaron el número medio de alelos por locus ( $A$ ), la proporción de loci polimórfico ( $P$ ), el el número medio de alelos por locus polimórfico ( $A_p$ ), la heterocigosis observada ( $H_o$ ) y la heterocigosis esperada ( $H_e$ ).

## **Numero medio de alelos por locus.**

El número medio de alelos por locus (A) se estimó mediante el programa de análisis de datos BIOSYS-1 (Swofford & Selander, 1981).

## **Proporción de loci polimórficos**

La proporción de loci polimórfico fue calculada a partir de los datos genotípicos obtenidos de la interpretación de los diferentes zimogramas. Mediante el software de análisis de datos genéticos BIOSYS-1 (Swofford & Selander, 1981) se calculó P usando el criterio del 95% para determinar los loci polimórficos.

## **Numero medio de alelos por locus polimórfico**

Con ayuda de el software de análisis de datos genéticos GENSTAT-PC 3.31 (Lewis, 1993) se estimó el número medio de alelos por locus polimórfico, considerando locus polimórfico aquel donde la frecuencia del alelo más común es igual o menor al 99%.

## **Heterocigosidad observada**

Para determinar la heterocigosidad observada en las diferentes poblaciones la matriz genotípica fue introducida en un software de análisis de datos genéticos (BIOSYS-1) el cual calculó la heterocigosidad observada en cada población y en cada loci.

## **Heterocigosidad esperada**

Al igual que en la heterocigosidad observada este índice de variabilidad genética fue calculado mediante el software de análisis BIOSYS-1 (Swofford & Selander, 1981).



### 3.8.1.2 Diversidad genética por especie.

Para calcular los diferentes índices de diversidad genética para *P. canariensis* y *P. dactylifera* como especie, se agruparon todas las poblaciones según la caracterización que se dio a cada una (poblaciones de palmera canaria, poblaciones de palmera datilera y poblaciones mixtas.)

### 3.8.1.3 Diversidad genética por islas.

Para determinar la diversidad genética existente en cada isla y compararlas entre ellas, se agruparon las diferentes poblaciones de palmera canaria y poblaciones mixtas estudiadas según la isla de muestreo y con diferentes programas de análisis de datos genéticos (BIOSYS-1, GENSTAT, etc) se determinaron los distintos índices de diversidad genética ( $A$ ,  $P$ ,  $A_p$ ,  $H_e$  y  $H_o$ ).

### 3.8.1.4 Diversidad genética por locus.

Se estimó, mediante el programa de análisis de datos genéticos BYOSYS-1 (Swofford & Selander, 1981), la diversidad genética existente por locus en el conjunto de poblaciones analizadas para determinar cual era el loci más variable.

### 3.8.1.5 Índices de diversidad genética de Nei (1973)

A partir de los valores de frecuencias alélicas se estimaron los índices de diversidad genética de Nei (1973):  $H_s$ ,  $H_T$ ,  $D_{ST}$  y  $G_{ST}$ . Estos fueron calculados mediante el software de análisis de datos genéticos GENSTAT (Lewis, 1993).

## 3.8.2 Diferenciación genética de las poblaciones

### 3.8.2.1 Distancia genética entre poblaciones

A partir de la matriz genotípica se cálculo la distancia genética de Nei (1972) entre las poblaciones analizadas. Para ello se utilizó el programa de análisis de datos genéticos BIOSYS-1 (Swofford & Selander, 1981). Además, este software también nos permitió estimar los valores de distancia genética de Rogers (1972) y Nei (1978)

### 3.8.2.2 Dendrograma UPGMA

A partir de las distancias genéticas obtenidas se realizó un dendrograma UPGMA. Este tipo de árbol asume que la tasa de divergencia entre poblaciones es constante para todos los loci, y los cálculos se hace a partir de grupos. El dendrograma UPGMA de la matriz de distancia genética de Nei (1972) fue calculado con el programa BIOSYS-1 (Swofford & Selander, 1981).

### 3.8.2.3 Distancia genética entre islas

Para realizar una estimación de la distancia genética existente entre las islas se agruparon las diferentes poblaciones de palmera canaria según su isla de origen. Estos datos fueron tratados mediante el programa de análisis de datos genotípicos BIOSYS-1 (Swofford & Selander, 1981) para estimar la distancia genética (Nei, 1972) existente entre las diferentes islas del archipiélago.

### 3.8.2.4 Distancia genética entre especies

Se agruparon las diferentes poblaciones analizadas según la caracterización morfológica previa para estimar la distancia existente entre *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera*. Se utilizó, al igual que con la distancia genética entre poblaciones e islas, el software BIOSYS-1 (Swofford & Selander, 1981) para realizar los cálculos de la misma.

### 3.8.2.5 Análisis de componentes principales

Para llevar a cabo el análisis de componentes principales se introdujeron las frecuencias alélicas de las poblaciones analizadas, como variables, en el programa de tratamiento de datos estadísticos SPSS 6.1.3 (SPSS Inc. Chicago, IL) que reducía este número de variables a un número menor de componentes (combinaciones lineales de las variables originales) que posteriormente podían ser representados en una gráfica de 2D ó 3D.

### 3.8.2.6 Coeficiente de diferenciación genética ( $F_{ST}$ )

Para determinar el grado de diferenciación genética presente en las poblaciones se estimó el coeficiente de diferenciación genética ( $F_{ST}$ ). Este F-estadístico varía entre 0 y 1, siendo igual a cero cuando las frecuencias alélicas

son iguales en las poblaciones analizadas, mientras que un valor de 1 señala que las frecuencias alélicas están fijadas y son diferentes para las poblaciones analizadas. El cálculo de los valores de  $F_{ST}$  se realizó con el programa de análisis de datos genéticos GENEPOP (Raymond & Rousset, 1997).

### 3.8.2.7 Flujo genético entre las poblaciones

Para determinar el flujo genético existente entre las poblaciones de palmera canaria analizadas se recurrió al método indirecto de estimación basado en los F-estadísticos de Wright (1931). Esta aproximación al flujo genético se basa en la relación existente entre  $F_{ST}$  y  $Nm$ , mediante la fórmula:

$$Nm = \frac{1 - F_{ST}}{4 \times F_{ST}}$$

### 3.8.2.8 Coeficiente de diferenciación genética entre islas ( $F_{ST}$ )

Para determinar la diferenciación genética existente entre las islas se agruparon las poblaciones de *Phoenix canariensis* según la isla de origen, y se estimó el coeficiente de diferenciación genética entre ( $F_{ST}$ ) las islas, al igual que entre las poblaciones, mediante el programa de análisis de datos genéticos GENEPOP (Raymond & Rousset, 1997).

### 3.8.2.9 Loci diagnóstico

Para determinar la existencia de loci diagnóstico de las dos especies analizadas se examinaron las frecuencias alélicas de todas las poblaciones para los diferentes alelos en busca de un alelo que permitiera diferenciar entre individuos de una y otra especie.

### 3.8.3 Estructuras genéticas de las poblaciones

La rotura de la asociación al azar de los gametos de una población tiende a dividir la población genéticamente en subpoblaciones, reduce la frecuencia de los genotipos heterocigóticos y facilita la diferenciación local. La subdivisión

debido a la desviación de la panmixia es conocido como la estructuración de la población. Para determinar la existencia de estas estructuras dentro de las poblaciones se analizó si las poblaciones se encontraban en equilibrio de Hardy-Weinberg, se realizó un análisis de autocorrelación espacial, un muestreo jerarquizado en busca de unidades panmíticas mediante los F-estadísticos de Wright, y finalmente se determinó la existencia de desequilibrio gamético.

### 3.8.3.1 Equilibrio Hardy-Weinberg

Para determinar si las poblaciones analizadas se encontraban en equilibrio de Hardy-Weinberg los datos de los genotipos de los individuos analizados fueron corridos en el software de análisis de datos genéticos GENEPOP (Raymond & Rousset, 1997). El cual permitía realizar un Test de Probabilidad cuya hipótesis nula es la ( $H_0$ ) es la unión al azar de los gametos.

### 3.8.3.2 Análisis de autocorrelación espacial

La matriz de distancia genética se construyó a partir de los datos genotípicos obtenidos en las electroforesis isoenzimáticas, de esta manera, un individuo homocigótico para un alelo dado se representó con un valor de 1,0 para dicho alelo, individuos heterocigóticos conteniendo el alelo se representaban como 0.5, e individuos sin el alelo eran designados con un valor de 0.0 para ese alelo (Heywood, 1991). Se utilizó la  $I$  de Moran (Moran, 1948) como coeficiente de autocorrelación espacial. Este índice está basado en la covarianza de los valores yuxtapuestos en el mapa, y varía entre  $-1$  y  $1$ , con un valor esperado de  $E(I) = -1/(n-1)$  (Oden, 1984), donde  $n$  es el tamaño de la muestra. Cuando el valor de  $I$  es mayor de cero para una determinada variable, esto indica que presenta una autocorrelación espacial positiva, lo que significa que individuos que son semejantes genéticamente tienden a estar próximos en el espacio. Cuando el valor de  $I$  es menor de cero, se dice que la variable exhibe una autocorrelación espacial negativa, es decir, individuos similares genéticamente tienden a estar separados en el espacio. La línea de intersección con el eje  $x$  es la distancia que le corresponde al radio del área de una población panmítica (Sokal, 1979). Por debajo de esta distancia los individuos están menos relacionados que lo esperado en una asociación al

azar. Las matrices de distancia geográfica entre pares de individuos, la desviación del valor esperado de la  $I$  de Moran para cada una de las cinco clases de distancia y el grado de significación de los correlogramas fueron calculadas con el software de análisis genético SAAP ver 3.4 (Warternberg, 1983)

### 3.8.3.3 Determinación del Coeficiente de endogamia ( $F_{IS}$ )

El  $F_{IS}$  (Wright, 1943) se define como el coeficiente de endogamia. De forma que valores de  $F_{IS}$  iguales a cero ( $H_e = H_o$ ), indican que nos encontramos ante una unidad panmítica. Por ello este coeficiente fue utilizado para medir la estructura jerárquica de las poblaciones. Para examinar el nivel de estructuración dentro de las poblaciones de *P. canariensis*, estas fueron divididas en parcelas superpuestas de 20, 30, 40, 60 y hasta 100 metros de diámetro, dependiendo la densidad y dimensiones de la población estudiada.

Este análisis se llevo a cabo en tres poblaciones de *Phoenix canariensis* con un bajo factor antrópico, como son la población de Acusa, Rambla de Castro y Tamargada, pertenecientes a las islas de Gran Canaria, Tenerife y La Gomera, respectivamente.

Los valores de los  $F_{IS}$  fue calculado a partir de la matriz de datos genotípicos y con el programa de análisis de datos genéticos GENEPOP (Raymond & Rousset, 1997). El mismo programa proporciona el grado de significación de los valores de  $F_{IS}$  obtenidos por locus y por población.

### 3.8.3.4 Desequilibrio gamético

Para determinar la existencia de desequilibrio gamético se realizó un test de probabilidad de desequilibrio gamético para cada par de loci en cada población, a partir de los datos genotípicos mediante el programa de análisis de datos genéticos GENEPOP (Raymond & Rousset, 1997).

### 3.9 Amplificación al azar de ADN polimórfico (RAPD)

#### 3.9.1 Extracción de ADN

La extracción de ADN de las muestras se llevó a cabo mediante el ensayo de dos protocolos de extracción: el método de extracción descrito por Dellaporta *et al.* (1983) y modificado para *Phoenix dactylifera* por Corniquel & Mercier (1994), y el método de extracción de Doyle (1991) basado en el CTAB (Bromuro de hexadecil trimetilamonio). Siendo el primero con el que se obtuvieron mejores resultados tanto en la extracción de ADN como en la utilización de ese ADN para su posterior amplificación mediante PCR.

Aproximadamente 0.25 g de hojas ultracongeladas eran triturados, con la ayuda de nitrógeno líquido, en un mortero de porcelana previamente esterilizado con lejía y calor.

Una vez que la muestra era reducida a polvo se transfería a un microtubo (1.5 ml) al cual se añadían 700  $\mu$ l del Tampón-1 (0.1 M Tris-HCL pH 8,0; 50 mM EDTA; 0.5 M NaCl; 1% SDS; 2% PVP), agitándose fuertemente con ayuda de un vórtex. A continuación se añadían 300  $\mu$ l de SDS al 10% mezclándose energéticamente para incubarse posteriormente 10 minutos a 65°C en un baño termostático. Posteriormente se agregaban 300  $\mu$ l de Acetato potásico 5 M para, seguidamente someter a agitación con vórtex e incubar en una cama de hielo durante 20 minutos. Los extractos eran entonces centrifugados a 13000 r.p.m. durante 30 minutos. Con la ayuda de una micropipeta se recuperaba el sobrenadante (ADN), transfiriéndolo a un nuevo tubo que contenía isopropanol frío (-20°C), quedándose en el sedimento los restos de paredes y membranas celulares. Los microtubos con los ácidos nucleicos eran mezclados por inversión y almacenados a -20°C durante 30 minutos. Este paso se prolongó hasta un día, ya que se observaba una mejor extracción de ADN cuando las muestras eran almacenadas de esta manera durante toda la noche. A continuación el ADN es centrifugado a 13000 r.p.m. durante 15 minutos, tras lo cual el sobrenadante es vertido cuidadosamente fuera del tubo. El sedimento se deja secar invirtiendo los microtubos sobre papel secante durante aproximadamente 10 minutos. Posteriormente el ADN es resuspendido en un segundo tampón de extracción: Tampón-2 (50 mM Tris-HCL pH 8,0; 10 mM

EDTA) ayudándonos para ello de una micropipeta. Las muestras son entonces centrifugadas nuevamente a 13000 durante 10 minutos para eliminar los residuos insolubles. El sobrenadante resultante es transferido cuidadosamente, de forma que el líquido se deslice por las paredes interiores del tubo, a un nuevo microtubo. Además, se añaden 75  $\mu$ l de acetato sódico 3 M y 500  $\mu$ l de isopropanol frío (-20°C), mezclándose, a continuación, bien por inversión. Los tubos son entonces llevados a la centrífuga donde se someten a 13000 r.p.m. durante 30 minutos. Una vez concluida la centrifugación el sobrenadante es vertido en el fregadero con extremo cuidado, y el sedimento se lava con una o dos gotas de etanol al 80% durante 5 minutos. El etanol es eliminado invirtiendo los microtubos sobre papel secante y el sedimento se acaba de secar incubando los tubos en la estufa a 36°C. Finalmente el ADN es resuspendido con 100  $\mu$ l de TE ( 100 mM Tris; 1 mM EDTA). Esta será la solución madre o “stock” de ADN a partir de la cual se determinará la “dilución de trabajo”.

### 3.9.2 Almacenamiento de los extractos

El ADN extraído de los diferentes individuos se guardaba en microtubos perfectamente identificados (“soluciones madre”) y se almacenaban a -20°C hasta su posterior utilización. Una vez determinadas y preparadas las “diluciones de trabajo”, con las cuales se llevaría a cabo todas las amplificaciones necesarias, estas eran almacenadas a 4°C, para así evitar la degradación del ADN por congelación y descongelación de las mismas. Procurándose por ello realizar todos los análisis previstos en el menor tiempo posible para prevenir también la degradación de los ácidos nucleicos al estar mucho tiempo a temperaturas superiores a la de congelación.

### 3.9.3 Pruebas de concentración

Para determinar la concentración del ADN extraído de las muestras de palmera analizadas, se sometieron a electroforesis de agarosa las muestras de ADN extraído y un patrón de ADN (pre-purified calf thymus DNA - Pharmacia) de concentraciones conocidas (5, 2.5, 0.5 y 0.1  $\mu$ g/ $\mu$ l). La comparación de la

intensidad de las bandas, obtenidas en las muestras de palmera y en el patrón de concentración conocida, bajo la luz ultravioleta permitió estimar la concentración aproximada de ADN existente en los extractos obtenidos de los individuos analizados.

### 3.9.4 Separación en geles de agarosa

Se disolvió en un matraz con 70 ml tampón TBE (1×) 0.7 g de agarosa, sometiéndolo a calor y agitación. Cuando el gel comenzaba a hervir se retiraba de la placa calentadora y se enfriaba lentamente en baño María. Cuando la temperatura era menor de 60°C se vertía el gel sobre el molde de metacrilato de 20 cm × 7,5 cm y un grosor aproximado de 0.5 cm. A continuación y con ayuda de una espátula se eliminaban las posibles burbujas que pudieran aparecer y se colocaba el peine de 22 dientes, de un volumen aproximado de 75 µl cada uno. Una vez el gel se ha enfriado, éste se cubría en la cubeta de electrodo con tampón TBE (1×). En ese momento se extraía el peine del gel quedando resueltos perfectamente los pocillos donde se cargarían las muestras de ADN.

Para cargar las muestras de ADN en el gel se mezclaban 10µl de las mismas con 3 µl de tampón de carga, el cual contiene glicerol (30 %) y una pequeña cantidad de azul de bromofenol. El glicerol aumenta la densidad de la muestra, mientras que el azul de bromofenol actúa como marcador del transcurso de la electroforesis.

### 3.9.5 Pruebas de dilución

Para determinar las diluciones de trabajo de las distintas muestras estudiadas se realizaron pruebas de dilución. Estas consistían en realizar amplificaciones con diferentes diluciones de la “muestra madre” (1/10, 1/20, 1/50, 1/100, 1/200, 1/500, 1/800 y/o 1/100), según la concentración de la misma y determinar mediante electroforesis en agarosa la dilución que producía una mejor amplificación. Esta dilución era identificada como “dilución de trabajo” con la cual se llevarían a cabo las amplificaciones con los diferentes *primers*.



### 3.9.6 Amplificación del ADN

Las amplificaciones se llevaron a cabo en placas de 96 pocillos ( 8 filas × 12 columnas ) previamente esterilizadas. Con la ayuda de una micropipeta y cuidadosamente se cargaron las muestras de ADN en los pocillos (1  $\mu$ l de la “dilución de trabajo”). A continuación se preparaba la “sopa de amplificación” cuyos componentes por muestra fueron: 18.4  $\mu$ l H<sub>2</sub>O; 2.5  $\mu$ l TBE 10x; 1.5  $\mu$ l MgCl<sub>2</sub> 25Mm; 0.4  $\mu$ l de dNTPs (A, G, C, T); 1  $\mu$ l del primer que se va a utilizar; y por último 0.2  $\mu$ l de la Taq polimerasa (Bioline).

A continuación se mezclaron 24  $\mu$ l de la “sopa de amplificación” con el ADN en los pocillos. Finalmente, se añade una gota de aceite mineral por pocillo, para impedir que se evapore el contenido de los pocillos de la placa.

En todas las amplificaciones que se llevaron a cabo se incluyó un control negativo, que contenía todos los componentes de la “sopa de amplificación” excepto el ADN que era sustituido por 1  $\mu$ l de agua bidestilada, que nos permitía detectar posibles contaminaciones debidas a ADN externo.

Una vez preparadas las muestras estas eran sometidas a los ciclos de amplificación, cuyas condiciones fueron: 1) Desnaturalización a 90°C durante 30 segundos; 2) Hibridación a 36°C durante 30 segundos; 3) Elongación a 72°C durante 1 minuto. Este ciclo se repetía 45 veces en el termociclador (Mastercycler Gradient, Eppendorf). En el último ciclo, después de la fase de elongación el programa disminuía la temperatura hasta alcanzar los 4°C, permaneciendo constante en ésta hasta que la placa era retirada del termociclador (Figura 4).

Una vez concluidos los ciclos de amplificación de la PCR el producto resultante era sometido a electroforesis, en geles de agarosa al 1.8%. Para ello, se añadían 5  $\mu$ l de tampón de carga en cada pocillo de la placa de amplificación, para a continuación tomar de la mezcla resultante 15  $\mu$ l que eran cargados en los pocillos del gel.

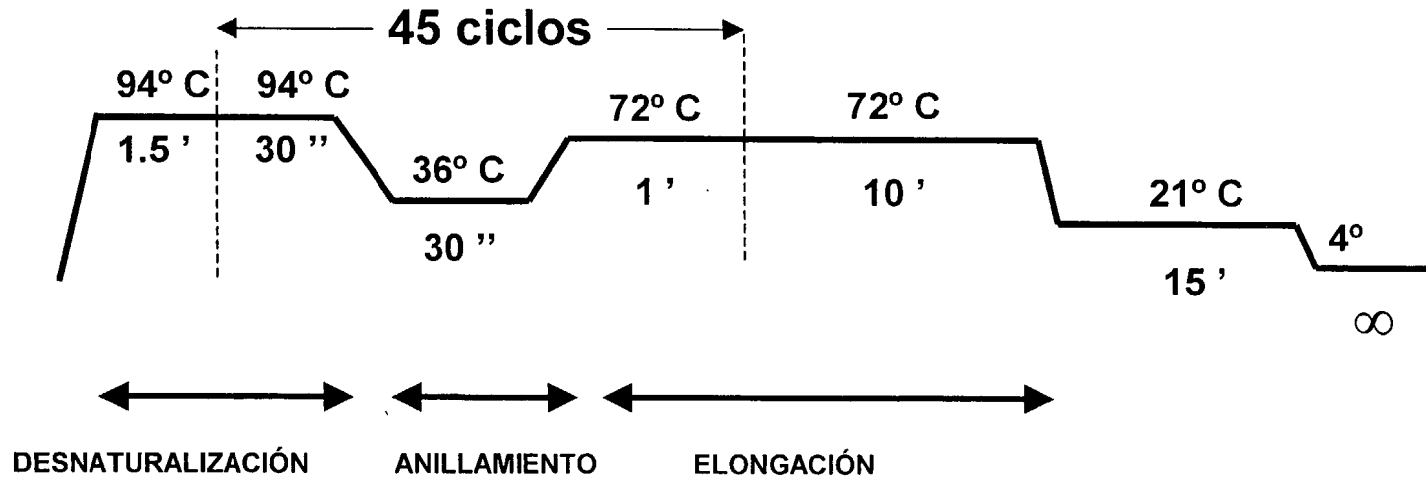


Figura 4. Esquema de los diferentes ciclos utilizados en la amplificación de ADN mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR).

En el primer pocillo de cada gel se carga un marcador de peso molecular (100 Base-Pair Ladder), que consiste en una escalera de fragmentos de 100 pares de bases. Posteriormente se conecta la cubeta de electroforesis a la fuente de alimentación (Pharmacia Biotech EPS 600) y se deja correr entre 3 – 3 ½ horas a 200 V 60 mA 10W. Pasado ese tiempo paramos la electroforesis y se procede a revelarlo con Bromuro de Etidio.

### 3.9.7 Tinción de geles

Una vez concluida la electroforesis los geles fueron sumergidos aproximadamente 30 minutos en una solución de Bromuro de Etidio (BrEt) a una concentración de 0.5 µg/ml. Posteriormente los geles eran expuestos a una lámpara de ultravioleta ( $\lambda = 302$  nm), visualizándose los fragmentos de ADN amplificados. Rápidamente, se tomaron fotografías de los geles, con una cámara digital (Kodac digital science DC 40) con filtro ultravioleta y empleando un tiempo de exposición de 4 segundos. Estas fotografías nos permitían el posterior análisis de los productos resultantes de la amplificación de la muestra de ADN, gracias al software de análisis e interpretación de geles de ADN Kodac *digital science*.

### 3.10 Búsqueda de marcadores moleculares (*screening*)

A la hora de buscar marcadores moleculares que nos permitieran diferenciar entre *Phoenix canariensis* y *Phoenix dactylifera* se realizó un rastreo con diferentes cebadores (OPERON Technologies, Inc.). Para determinar que productos de amplificación eran marcadores moleculares de una u otra especie, los diferentes primers se ensayaron previamente en poblaciones cuya caracterización taxonómica no ofreciera lugar a dudas, al ser esas poblaciones fieles representantes de la especie. Así, se seleccionaron las poblaciones de Acusa (Gran Canaria) y Elche como muestras de *P. canariensis* y *P. dactylifera* respectivamente.

En las placas de PCR se ensayaban 8 primers diferentes cada vez. Así, en cada fila se cargaban 5 ó 6 individuos de cada especie, así como un control

negativo. De esta manera se rastrearon un total de 53 primers pertenecientes a de cuatro KIT diferentes: OPL, OPM, OPN y OPK (Tabla 3).

Para considerar que un primer proporcionaba un marcador molecular que nos permitiera diferenciar genéticamente las dos especies de *Phoenix* presentes en las islas Canarias este debe cumplir dos condiciones: primera, que fuese exclusivo de una de las dos especies; segundo, que estuviese presente solo en una de ellas; y segunda, además este debería aparecer en todos los individuos de aquella especie de la que era exclusivo.

Tabla 3. Listado de cebadores ensayados en la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Se muestra la secuencia de nucleótidos de los mismos (5' → 3'). A: Adenina, C: Citosina, G: Guanina, T: Timina.

CEBADOR	SECUENCIA	CEBADOR	SECUENCIA
OPM-1	GTTGGTGGCT	OPN-16	AAGCGACCTG
OPM-2	GTTGGTGGCT	OPN-17	CATTGGGGAG
OPM-3	GGGGGATGAG	OPN-19	GTCCGTA CTG
OPM-4	GGCGGTTGTC	OPN-20	GGTGCTCCGT
OPM-5	GGGAACGTGT	OPL-2	GGTGAGGTCA
OPM-6	CTGGGCAACT	OPL-3	TGGGCGTCAA
OPM-7	CCGTGACTCA	OPL-4	CCAGCAGCTT
OPM-8	TCTGTTCCCC	OPL-5	GA CTGCACAC
OPM-11	GTCCACTGTG	OPL-8	ACGCAGGCAC
OPM-12	GGGACGTTGG	OPL-9	AGCAGGTGGA
OPM-13	GGTGGTCAAG	OPL-11	TGCGAGAGTC
OPM-14	AGGGTCGTTTC	OPL-12	ACGATGAGCC
OPM-15	GACCTACCAC	OPL-15	GGGCGGTA CT
OPM-17	TCAGTCCGGG	OPL-20	AAGAGAGGGG
OPM-19	CCTTCAGGCA	OPK-4	TGGTGGACCA
OPN-1	CTCACGTTGG	OPK-1	CATTTCGAGCC
OPN-3	GGTACTCCCC	OPK-2	GTCTCCGCAA
OPN-5	ACTGAACGCC	OPK-3	CCAGCTTAGG
OPN-6	GAGAGGCACA	OPK-5	TCTGTCTGAGG
OPN-7	CAGCCCAGAG	OPK-11	AATGCCCCAG
OPN-10	ACA ACTGGGG	OPK-13	GGTTGTACCC
OPN-11	TCGCCGCAA	OPK-14	CCCGCTACAC
OPN-12	CAGAGACACC	OPK-15	CTCCTGGCAA
OPN-14	TCGTGCGGGT	OPN-18	TCTGTCTGAGG
OPN-15	CAGCGACTGT	OPL-2	AGCGAGCAAG



## **IV. RESULTADOS**





## 4.1 Muestreo

Las poblaciones muestreadas atendiendo a los caracteres morfológicos descritos para las dos especies de *Phoenix* presentes en el archipiélago Canario (*P. canariensis* y *P. dactylifera*) fueron clasificadas como:

- 1) Poblaciones de *Phoenix canariensis*, aquellas poblaciones compuestas de individuos con morfología de palmera canaria. Aunque determinadas poblaciones también presentaban individuos que no pudieron ser asignados a ninguna de las dos especies por carecer de los caracteres morfológicos característicos de la especie, debido a una poda excesiva, a ser jóvenes, etc.
- 2) Poblaciones de *P. dactylifera* cultivadas, aquellas compuestas de individuos cuya morfología se correspondía a la descrita para palmera datilera. Ciertas poblaciones presentaban además individuos que no pudieron ser asignados a ninguna de las dos especies por carecer de caracteres morfológicos característicos de la especie, debido a una poda excesiva, a ser jóvenes, etc.
- 3) Poblaciones mixtas, aquellas poblaciones que mostraban individuos con morfología de palmera canaria, palmera datilera, y un amplio espectro de individuos morfológicamente intermedios entre ambas especies (Figura 5). Lo cual nos indica que éstos podrían corresponderse con individuos híbridos. De hecho, en estas poblaciones mixtas la variación morfológica encontrada fue tan elevada que en muchas ocasiones fue muy difícil asignar un individuo a una u otra especie. Lo que es característico de las poblaciones híbridas (Nagy, 1997).

La existencia de individuos con morfologías intermedias es una característica muy común en vegetales en general, y en el género *Phoenix* en particular (Barrow, 1998). Kunkel & Kunkel (1974) hablaba de *Phoenix canarifera* y *P. dactyriensis* según las características morfológicas dominantes en los individuos.

## 4.2 Tratamiento de las muestras

### 4.2.1 Almacenamiento de las muestras

Como se ha mencionado en el apartado anterior las muestras eran congeladas a  $-80^{\circ}\text{C}$ , hasta el momento de la extracción de proteínas y ADN. Se eligió la ultracongelación de las muestras a  $-80^{\circ}\text{C}$  ya que ensayos previos habían demostrado la existencia de una gran pérdida de actividad enzimática cuando las hojas eran almacenadas a  $-20^{\circ}\text{C}$ . De esta manera se comprobó mediante ensayo que la actividad enzimática era mantenida en estas condiciones ( $-80^{\circ}\text{C}$ ) hasta un periodo de tiempo de un año.

En el caso de las poblaciones situadas fuera de la isla de Gran Canaria, las muestras se almacenaban a  $4-8^{\circ}\text{C}$  en frigoríficos por un periodo máximo de 5 días, hasta su llegada a el laboratorio en el Departamento de Biología de La

Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, donde se almacenaban a  $-80^{\circ}\text{C}$ . Las campañas de recogida de material fuera de Gran Canaria eran siempre inferior a 5 días, para que las muestras no estuvieran más de ese tiempo sin ser congeladas a  $-80^{\circ}\text{C}$ . Debido a que anteriormente en el laboratorio se había comprobado mediante electroforesis isoenzimática que 120 horas era el límite de resistencia de las muestras de hoja de palmera a  $4^{\circ}\text{C}$  antes de ser congeladas a  $-80^{\circ}\text{C}$ . Después de este periodo de tiempo se observaba que las muestras comenzaban a perder actividad enzimática por la degradación de las proteínas, lo cual se reflejaba en la intensidad y calidad del bandeo resultante del análisis de electroforesis isoenzimática.

De forma empírica se comprobó que los folíolos de palmera podían estar hasta un año almacenados a  $-80^{\circ}\text{C}$  sin que eso supusiera pérdida de la actividad enzimática con respecto a material congelado recientemente, o incluso material fresco.

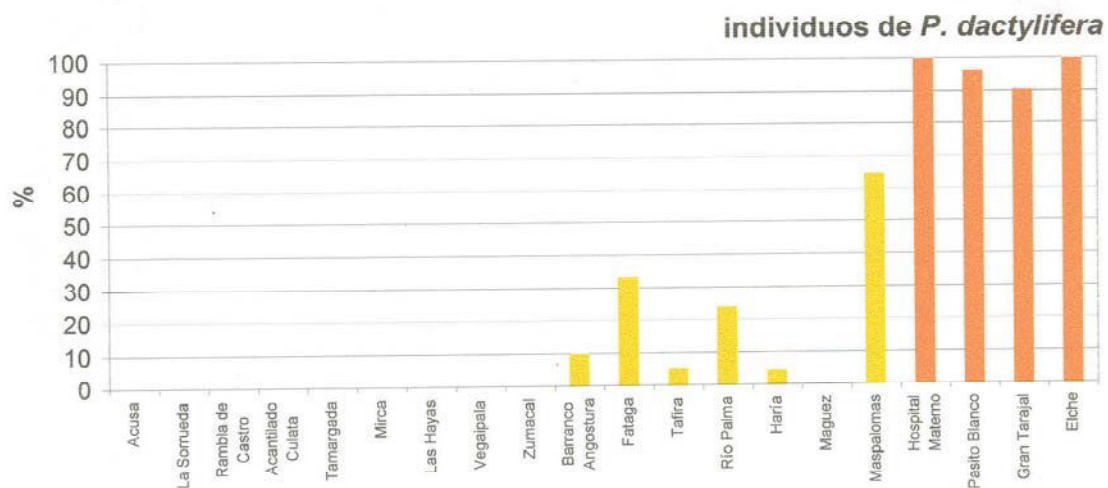
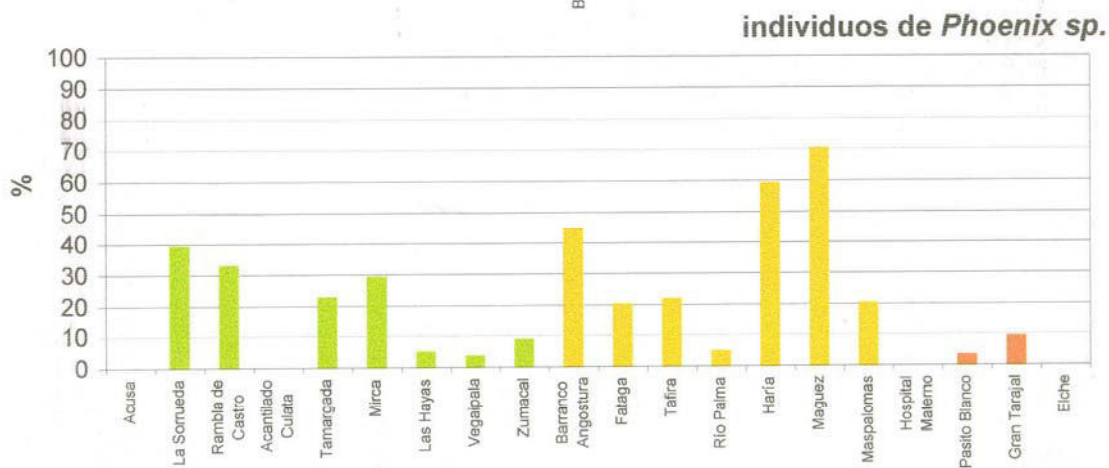
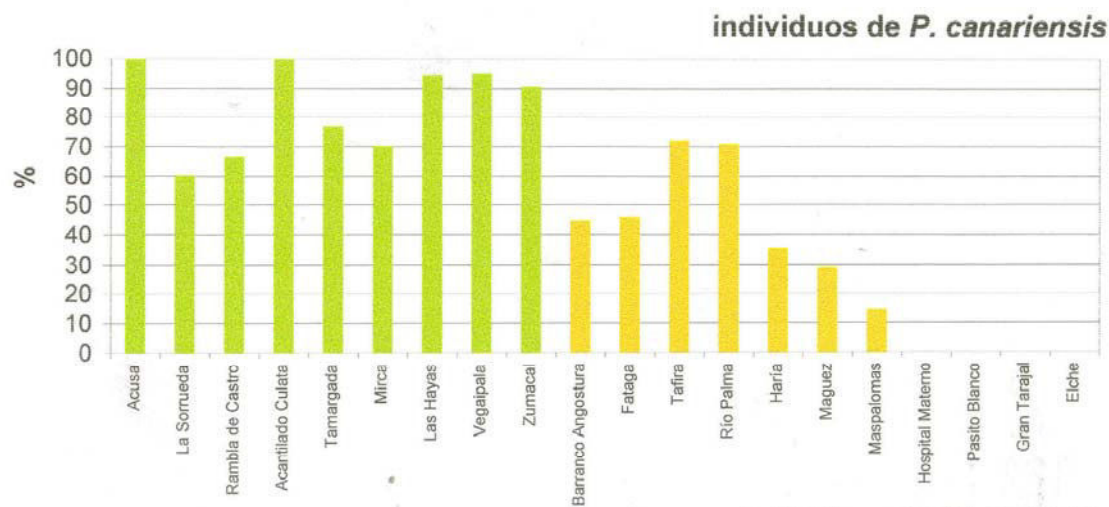


Figura 5. Porcentaje de individuos de a) *Phoenix canariensis*, b) individuos sin caracterizar e individuos morfológicamente intermedios, y c) *P. dactylifera* encontrados en los tres tipos de poblaciones definidas: poblaciones de palmera canaria (verde), poblaciones mixtas (naranja) y poblaciones de palmera datilera (rojo).



#### 4.2.2 Tampones de extracción

De los diferentes tampones de extracción ensayados con las muestras de *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera*, fue el descrito por Torres & Tisserat (1980) con el que mejores resultados se obtuvieron. Observándose, en general, una mejor resolución y actividad para los sistemas enzimáticos ensayados.

#### 4.3 Sistemas enzimáticos

De los diferentes sistemas enzimáticos ensayados en los distintos sistemas de tampones (tampón de gel / tampón de electrodo) se seleccionaron para el análisis genético aquellas enzimas que presentaban una buena actividad y resolución: ACO, ADH, DIA, G6PDH, GOT, IDH, MDH, ME, PGI, PGM, 6PGDH, SKDH (Tabla 4). De esta preselección, se excluirían del análisis DIA y GOT debido a la dificultad de interpretar fehacientemente sus zimogramas o por una baja resolución en el patrón de bandas obtenido.

Los sistemas enzimáticos que presentaban la misma calidad de resolución en un mismo sistema de tampones se ensayaron juntas con el fin de reducir costes y agilizar el procedimiento de análisis.

Así, el sistema Morfolín-Citrato 6.1 (Clayton & Tretiak, 1972) fue el que mejores resultados ofreció para un mayor número de enzimas analizadas (Tabla 5). Los sistemas enzimáticos ACO y PGI fueron resueltos en el tampón Tris-Citrato 7.9 (Torres *et al.*, 1978). Mientras que PGM se corrió y analizó en geles de Histidina-Citrato 5.7 (Stuber & Jonson, 1977). De esta forma con solamente cuatro geles se consiguió ensayar hasta un total de 10 sistemas enzimáticos diferentes.

Tabla 4. Resolución de enzimas en cada uno de los sistemas de tampones de electroforesis ensayados. B: Enzimas con muy buena resolución y actividad, R: Enzimas con resolución y actividad, M: Enzimas con muy baja resolución, -: No ensayado.

ENZIMAS	SISTEMAS DE TAMPONES									
	MORFOLIN -CITRATO 6.1	HISTIDINA- CITRATO 5.7	HISTIDINA 7.0	POULIK 8.6	TRIS- CITRATO 8.0	TRIS- CITRATO 8.2	TRIS- CITRATO 8.5	TRIS- CITRATO 7.2	TRIS- CITRATO 7.5	TRIS- CITRATO 7.9
ACO	R	-	R	M	M	M	M	M	M	R
ACP	M	M	M	M	M	R	M	M	M	M
ADH	R	R	R	M	M	M	M	R	M	M
ALP	M	-	-	-	-	-	-	-	-	-
DIA	B	-	M	M	-	R	-	-	-	-
EST	M	M	M	M	M	R	M	M	M	R
FDH	M	-	M	-	-	-	-	-	-	-
G3PDH	M	-	-	M	-	M	-	-	-	-
G6PDH	B	B	M	R	-	M	-	-	-	-
GDH	M	M	-	-	-	-	-	-	-	-
GOT	M	R	M	R	M	M	R	M	M	R
IDDH	M	R	-	R	-	-	-	M	M	-
IDH	B	R	M	M	-	M	-	-	-	-
LDH	M	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MDH	B	-	M	M	-	M	-	-	-	-
ME	B	M	M	M	M	M	R	B	M	M
6PGDH	R	R	M	M	-	R	-	-	-	-
PGI	R	M	R	B	-	B	-	-	-	B
PGM	M	B	R	R	-	M	-	-	-	-
PRX	M	M	M	M	M	M	M	M	M	M
SKDH	R	-	-	-	R	M	R	R	R	-
SOD	-	-	M	M	-	-	-	-	-	-

Tabla 5. Relación entre los sistemas enzimáticos y los sistemas de tampones seleccionados con las condiciones de voltaje empleadas en la electroforesis.

SISTEMA DE TAMPONES	MORFOLIN-CITRATO 6:1	HISTIDINA-CITRATO 5:7	TRIS-CITRATO 7:9
CONDICIONES DE VOLTAJE	1) 10 min 250V 60mA 17W 2) 5 h 200V 60mA 17W	1) 15 min 150V 60mA 17W 2) 3 h 200V 60mA 17W	1) 15 min 150V 60mA 17W 2) 4 h 200V 60mA 17W
ENZIMAS	ADH, G6PDH, IDH, MDH, ME, SKDH, 6PGDH	PGM	PGI, ACO

#### 4.4 Interpretación genética de los zimogramas.

En la mayoría de los zimogramas, para los diferentes sistemas enzimáticos estudiados, el número de bandas observadas tanto en los individuos homocigóticos como heterocigóticos se correspondía con lo esperado  $\square$ upli la estructura cuaternaria de la enzima correspondiente. Así, los individuos homocigóticos para aquellas enzimas monoméricas presentaban un patrón de una única banda, mientras que los individuos heterocigóticos para ese mismo sistema enzimático presentaban un patrón de dos bandas en el gel. En tanto que en enzimas con una estructura cuaternaria formada por dos cadenas polipeptídicas (dímero), el bandeo de los individuos heterocigóticos se correspondía con tres bandas, mientras que los individuos homocigóticos presentaban, al igual que en el caso de las proteínas monoméricas, una sola banda en el gel.

Sin embargo, y como se describe a continuación, el patrón de bandas encontrado en algunos individuos en los sistemas MDH, PGM, PGI y 6-PGDH requirió una interpretación adicional ya que las bandas aparecidas sugerían la presencia de alelos nulos o la existencia de duplicaciones génicas.



#### 4.4.1 Aconitasa (ACO).

La aconitasa pertenece al grupo de las enzimas hidrolisasas que interviene en el Ciclo de Krebs. En vegetales se ha descrito como una enzima monomérica codificada por 1-3 loci y localizada en el citoplasma y mitocondrias transformando el ácido cítrico en isocítrico (Kephart, 1990).

En algunas poblaciones estudiadas se llegan a detectar hasta 3 alelos diferentes en un único locus (Figura 6). Sin embargo en otras (Tamargada, Vegaipala, Las Hayas, Zumacal, Mirca, Gran Tarajal, Elche, Barranco de la Angostura, Acantilado de la Culata y los individuos de *P. theophrasti*) no se detectó actividad enzimática alguna. Esta pérdida de la actividad en la aconitasa es posiblemente debido a la sensibilidad de la enzima a los cambios ambientales ocurridos durante el transporte, almacenamiento o extracción. Al ser la aconitasa altamente sensible a los agentes oxidantes, superóxido, peróxido de hidrógeno, óxido nítrico, etc., que actúan sobre la misma inactivándola (Gardner, 1997; Skulachev, 1999).

Debido al escaso número de poblaciones en las que esta enzima pudo ser detectada, se eliminó de los análisis estadísticos en los que se compararon las poblaciones.

#### 4.4.2 Alcohol deshidrogenasa (ADH).

La alcohol deshidrogenasa es una óxido-reductasa que se describe como una dímero citoplasmático con 1 a 3 loci en vegetales (Kephart, 1990). En nuestro estudio hemos observado un solo locus con tres alelos diferentes (Figura 7).

Al igual que sucedió con aconitasa, en ciertas poblaciones (Mirca, Acantilado de la Culata, Tamargada y Las Hayas) no se pudo detectar actividad en forma de bandas en ésta enzima. Posiblemente la pérdida de dicha actividad catalítica fue debido a causas técnicas en algún momento del análisis.





Por ello, éste sistema enzimático tampoco fue considerado al comparar diferentes poblaciones.

#### 4.4.3 Enzima málica (ME).

La enzima málica al igual que la ADH pertenece al grupo de las óxido-reductasas que interviene en el Ciclo de Krebs al mismo tiempo que en diversas rutas del metabolismo de plantas  $C_4$  y CAM. Se ha descrito en vegetales como un tetrámero con un solo locus (Kephart, 1990). En los ensayos realizados en las dos especies del género *Phoenix* estudiadas la enzima málica parece también comportarse como un tetrámero con un solo locus, observándose hasta cinco alelos diferentes en las poblaciones estudiadas (Figura 8).

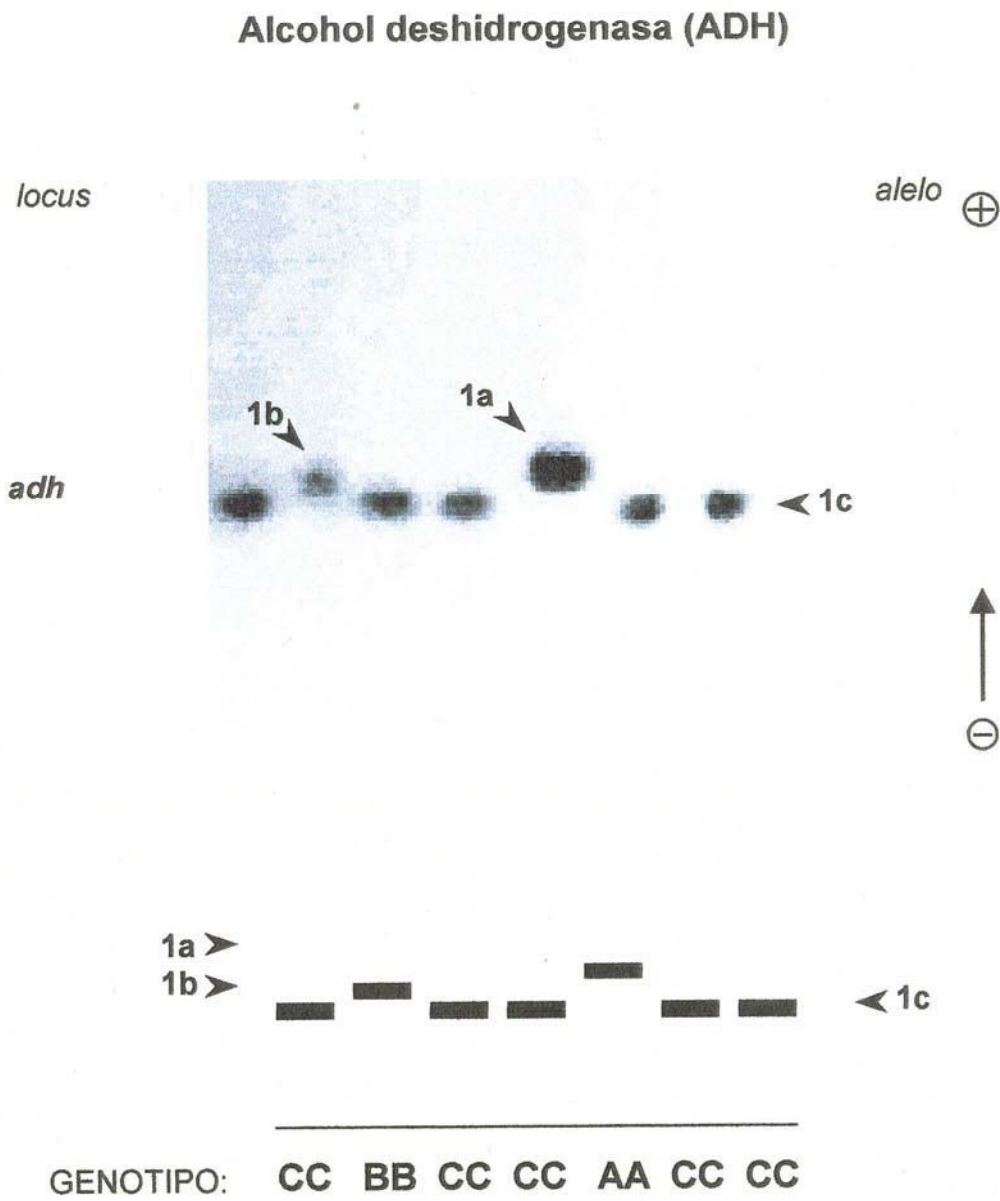
#### 4.4.4 Fosfoglucoisomerasa (PGI).

La PGI pertenece a la familia de las enzimas isomerasas. En vegetales superiores está descrita como un dímero con dos loci (Kephart, 1990). Esta enzima interviene en la síntesis de almidón y en la glicolisis transformando la glucosa-6-fosfato en fructosa-6-fosfato, estando localizada tanto citoplasma como en los plastidios.

En el zimograma de la PGI se identificaron dos regiones diferenciadas de actividad enzimática (Figura 9). Nosotros hemos interpretado que una de estas regiones se corresponde con un locus simple (*Pgi-1*), fijado en todos los individuos y poblaciones analizadas, mientras que la otra región de actividad enzimática se corresponde con una duplicación (*Pgi-2* y *Pgi-3*), siguiendo la interpretación de Gottlieb (1983) para *Clarkia*. Esto se observó en aquellos individuos que eran heterocigóticos para la segunda región de actividad enzimática, no coincidiendo el bandeo que presentaban los mismos con el esperado para una enzima dimérica en un individuo heterocigótico AB. Es decir, en vez de observar un patrón de bandas **AA: AB: BB** con una intensidad **1 : 2 : 1**, respectivamente, el zimograma obtenido presentaba una intensidad



Figura 7. Fotografía e interpretación del zimograma obtenido para la enzima alcohol deshidrogenasa.  $\oplus$ : ánodo,  $\ominus$ : cátodo.









de banda 9 : 6 : 1 (AA: AB: BB, respectivamente). Este zimograma se corresponde con lo esperado para individuos con genotipo AAAB, es decir con una duplicación en la cual uno de los locus se encuentra en homocigosis mientras que el otro está en heterocigosis (Figura 9). De esta forma se identificó un total de 3 alelos para el segundo locus (*Pgi-2*) y dos alelos para el tercer locus (*Pgi-3*).

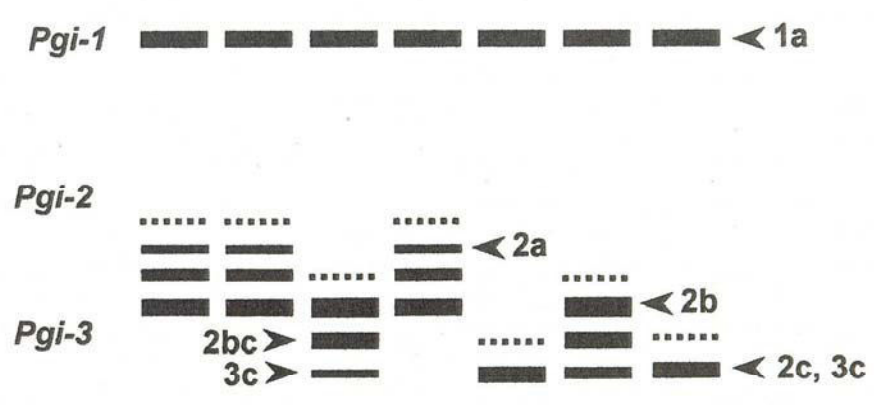
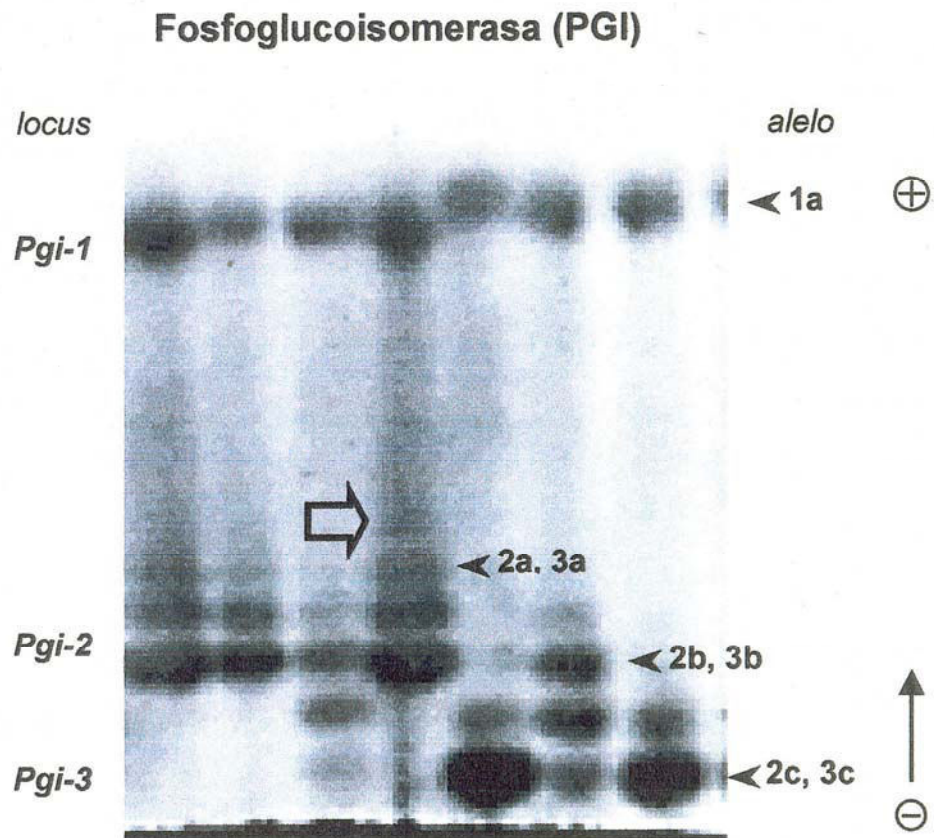
#### 4.4.5 Fosfoglucomutasa (PGM).

La fosfoglucomutasa pertenece a la familia de las mutasas. Es una enzima monomérica que se encuentra en vegetales en el citoplasma y en los plastidios convirtiendo almidones en azúcares (Kephart, 1990) y está codificada por dos loci.

En *Phoenix* también se detectaron dos loci, identificándose para el locus *Pgm-1* tres alelos, mientras que para el locus *Pgm-2* se detectaron hasta cuatro alelos distintos, dos de los cuales (*pgm2-d* y *pgm2-e*) eran exclusivos de poblaciones de *P. dactylifera*: Hospital Materno y Elche, respectivamente. Dada la inexistencia de actividad enzimática en el locus *Pgm-1* para un determinado número de individuos analizados, esta ausencia se interpretó como un alelo nulo, *pgm1-c* (Figura 10).



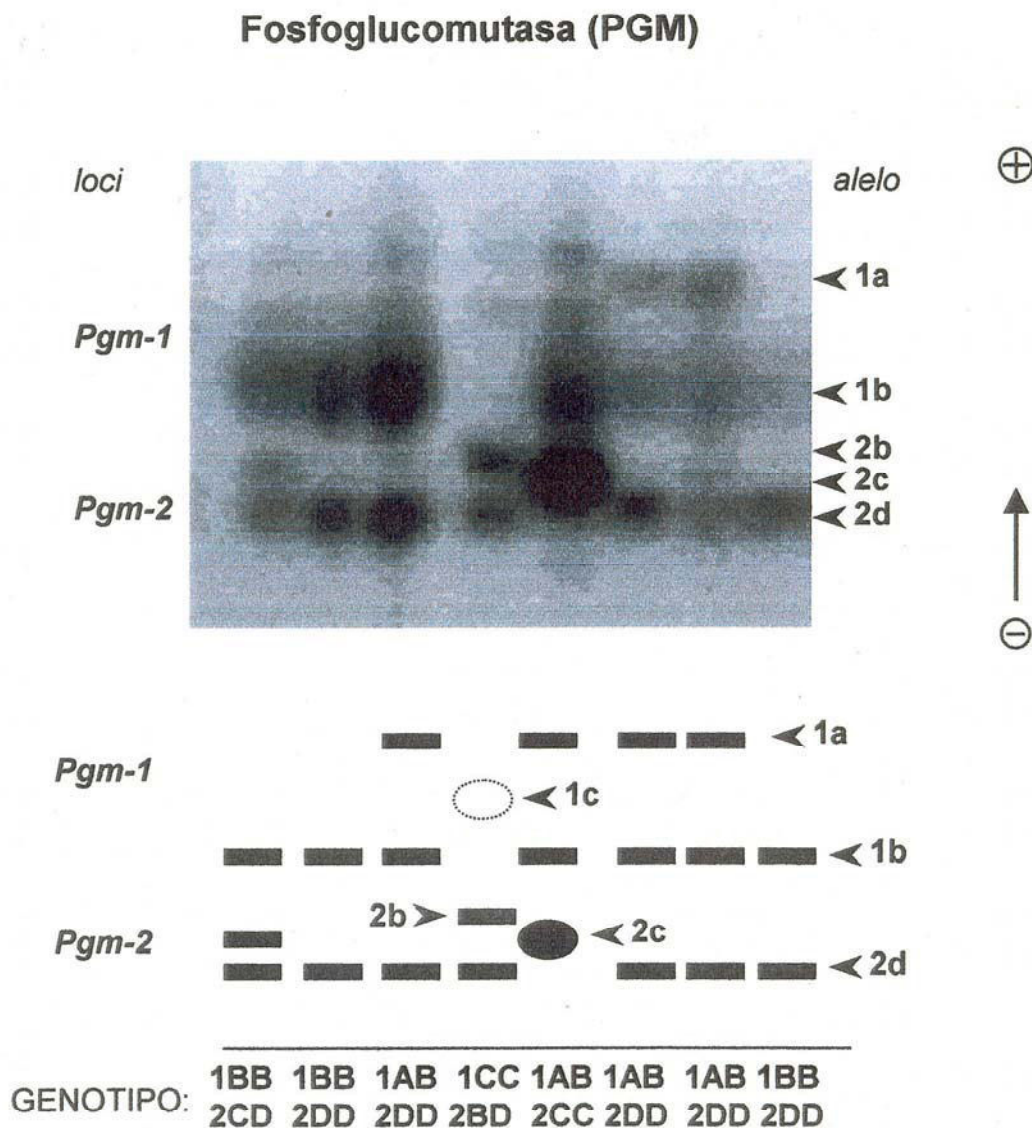
Figura 9. Fotografía e interpretación del zimograma obtenido para la enzima fosfoglucoisomerasas. ⇨ : artefacto de la electroforesis, ⊕ : ánodo, ⊖ : cátodo.



GENOTIPO:      1AA 1AA 1AA 1AA 1AA 1AA 1AA  
                   2AB 2AB 2BB 2BB 2CC 2BB 2CC  
                   3BB 3BB 3BC 3BC 3CC 3BC 3CC



Figura 10. Fotografía e interpretación del zimograma obtenido para la enzima fosfoglucomutasa.  $\oplus$  : ánodo,  $\ominus$ : cátodo. La banda discontinua del esquema representa el alelo nulo *pgm1-c*.





#### 4.4.6 6-Fosfogluconico deshidrogenasa (6PGDH).

Enzima dimérica que interviene en reacciones de óxido-reducción en la ruta de las pentosas fosfato. En vegetales se han descrito dos loci, detectándose la enzima en el citoplasma y en plastidios (Kephart, 1990).

En el análisis de las poblaciones estudiadas se identificaron igualmente dos loci, *6Pgdh-1* y *6Pgdh-2* (Figura 11). En el primero (*6Pgdh-1*) se detectaron dos alelos, los cuales estaban fijados en heterocigosis en todos los individuos analizados. Por otra parte, para el locus *6Pgdh-2* se detectaron hasta tres bandas diferentes (Figura 11). Debido a que el zimograma obtenido para este segundo locus no se podía interpretar con una herencia Mendeliana simple, se tuvieron en cuenta varias interpretaciones posibles: 1) considerar la existencia de al menos dos alelos nulos para poder explicar el patrón de bandas observado; 2) interpretar que el primer locus de este sistema enzimático presenta una estructura dimérica, mientras que el segundo locus se comporta como un monómero, como describieron Torres & Tisserat (1980) para la glutamato oxalacetato transaminasa (GOT) en *Phoenix dactylifera*; 3) considerar que junto con la 6-fosfogluconico deshidrogenasa se está tiñendo otro sistema enzimático que presenta una estructura monomérica, como sugiere Turner (1974). Nosotros nos hemos decantado por la segunda opción por considerarla más simple. Por lo que podemos decir que en la tinción de la 6PGDH tenemos un primer locus, *6Pgdh-1*, que se comporta como una enzima con estructura dimérica, mientras que el segundo locus, que hemos denominado *6Pgdh-2*, se comporta como una enzima monomérica. El análisis posterior de todos los individuos en ningún caso contradecía la hipótesis e interpretación establecida.

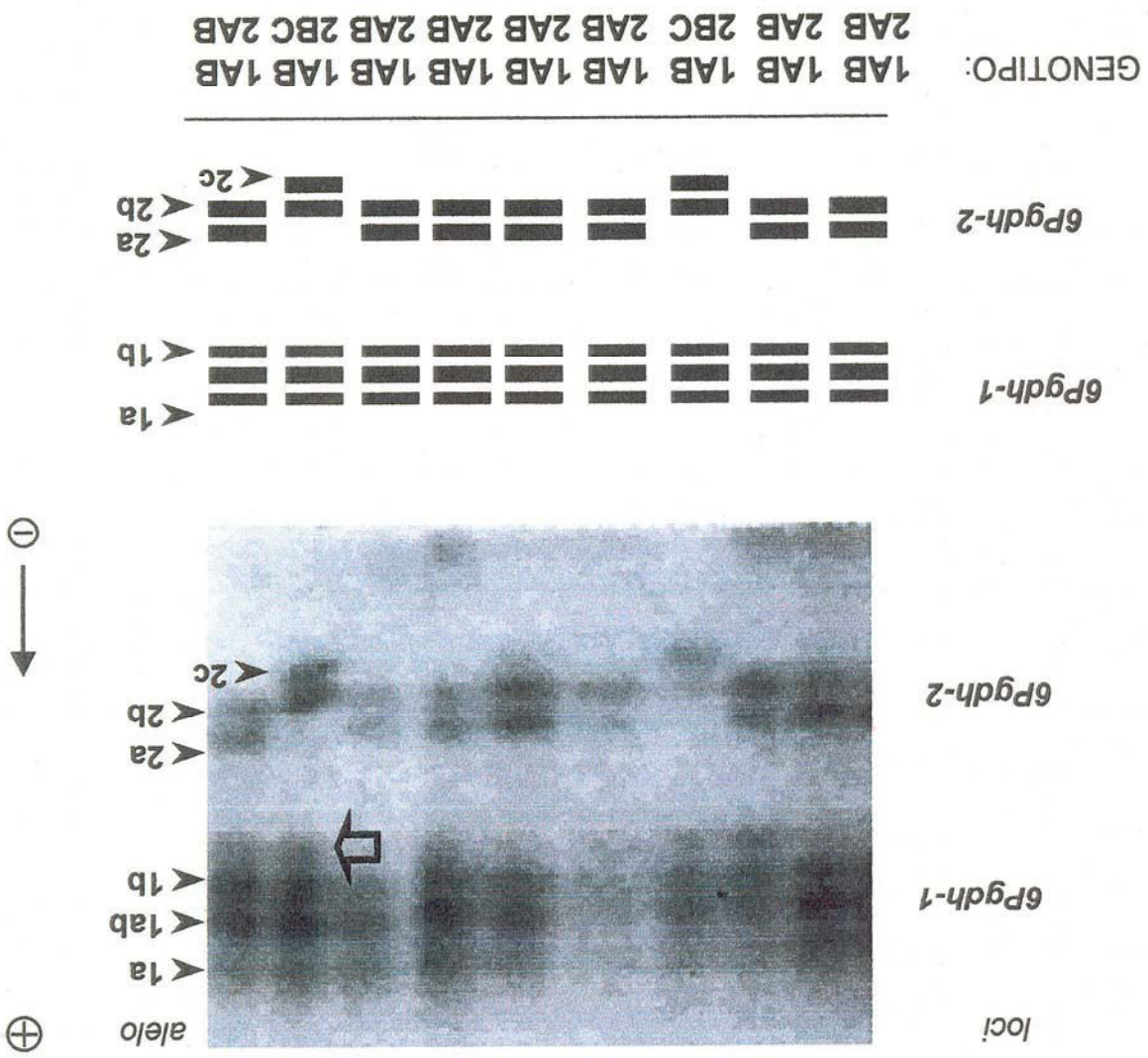




Figura 11. Fotografía e interpretación del zimograma obtenido para la enzima 6-

fosoglucónico deshidrogenasa.  $\blacktriangleleft$  : artefacto de la electroforesis,  $\oplus$  : ánodo,  $\ominus$  : cátodo.

**6-Fosoglucónico-deshidrogenasa (6PGDH)**





#### 4.4.7 Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa (G6PDH).

La G6PDH es una enzima perteneciente al grupo de las óxido-reductasas que interviene en el Ciclo de Calvin y en el Ciclo de las Pentosas Fosfato. Se han descrito varias estructuras cuaternarias para esta enzima según la especie (Murphy *et al.*, 1996), incluyendo una estructura dimérica para *P. dactylifera* (Booij *et al.*, 1995).

En todos los individuos analizados la enzima estaba codificada por un único locus invariable (Figura 12).

#### 4.4.8 Isocítrico deshidrogenasa (IDH).

La IDH (óxido-reductasa) una enzima dimérica localizada en el citoplasma y en los plastidios interviniendo en el Ciclo de Krebs (Kephart, 1990). En nuestro estudio observamos dos loci, los cuales aparecen localizados en una única región del zimograma. Un primer locus en el que se detectaron hasta 4 alelos diferentes (Figura 13) uno de los cuales (*idh1-d*) sólo se observa en las poblaciones de *Phoenix dactylifera* de Elche y Gran Tarajal. Mientras que en el segundo locus se observaron dos alelos (*idh-2a* y *idh-2b*).



Figura 12. Fotografía e interpretación del zimograma obtenido para la enzima glucosa-6-fosfato deshidrogenasa.  $\oplus$  : ánodo,  $\ominus$  : cátodo.

### Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa (G6PDH)

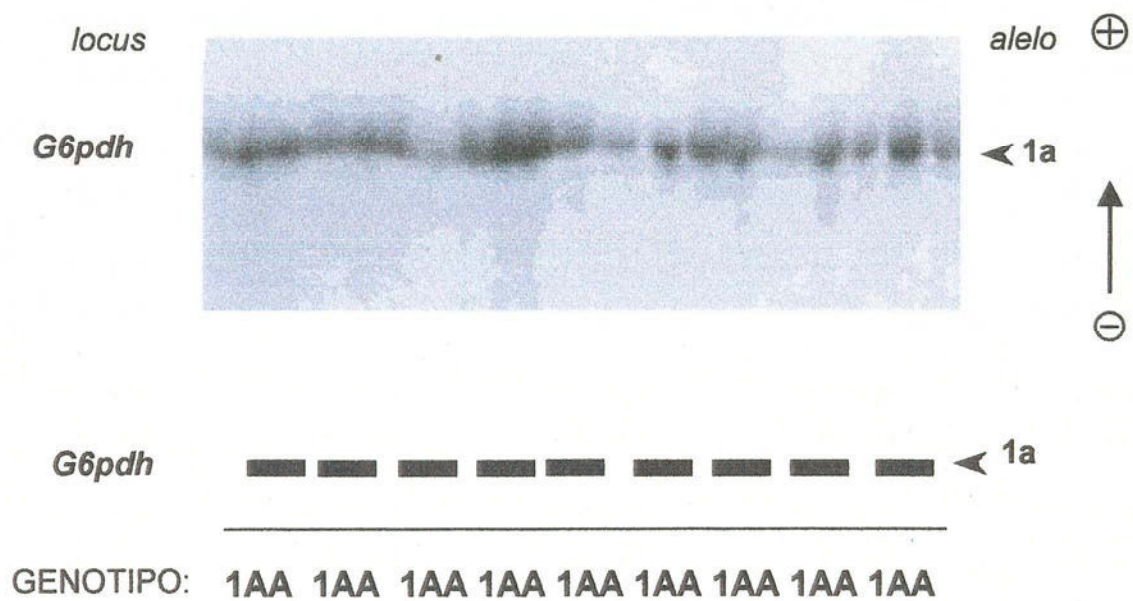
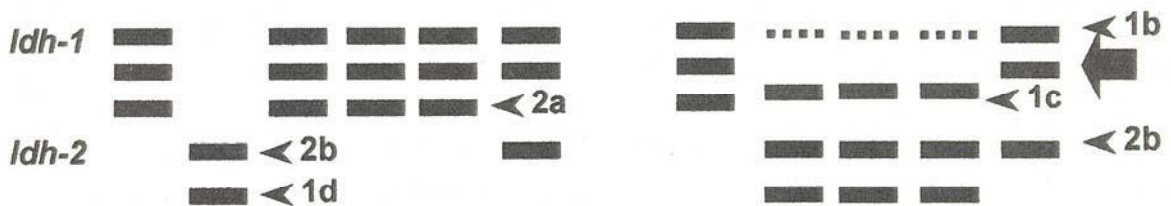
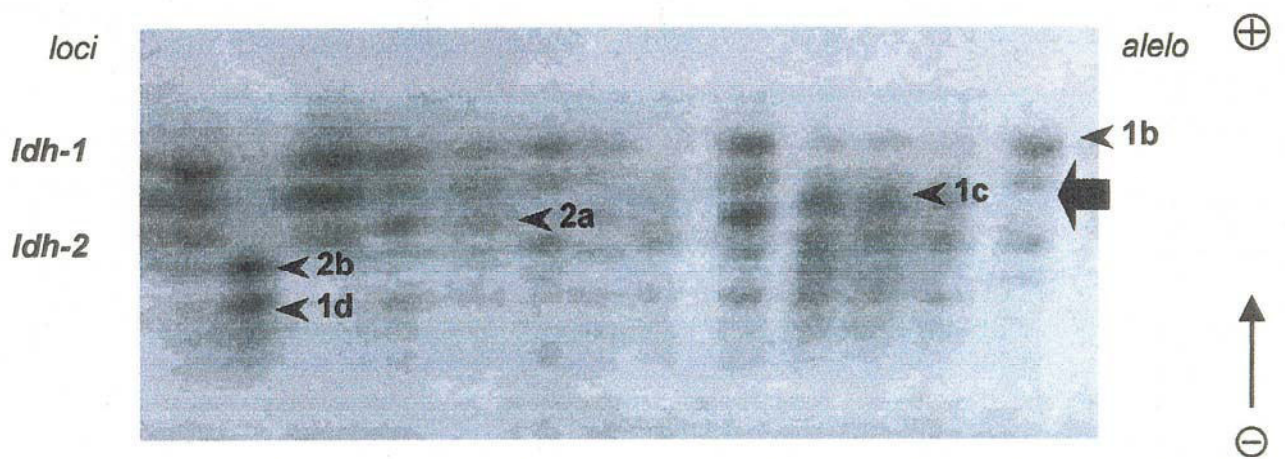




Figura 13. Fotografía e interpretación del zimograma obtenido para la enzima isocítrico deshidrogenasa.  $\oplus$  : ánodo,  $\ominus$ : cátodo,  $\blacktriangleright$  : producto intergénico.

### Isocítrico deshidrogenasa (IDH)



GENOTIPO 1BB 1DD 1BB 1BB 1BB 1BB 1BB 1CD 1CD 1CD 1BB  
 2AA 2BB 2AA 2AA 2AA 2BB 2AA 2AA 2AA 2AA 2BB





#### 4.4.9 Mállico deshidrogenasa (MDH).

La enzima MDH pertenece a la familia de las óxido-reductasas, su estructura cuaternaria se corresponde con una proteína dimérica. En la célula se encuentra en el citoplasma, mitocondrias y microcuerpos, actuando en el Ciclo de Krebs, fotorespiración y en la fotosíntesis de las plantas C<sub>4</sub> (Gottlieb, 1981a; Kephart, 1990).

En las muestras analizadas se detectó un total de tres loci (Figura 14), uno de los cuales (*Mdh-1*) era variable y los otros dos (*Mdh-2* y *Mdh-3*) con un alelo fijado para todas las poblaciones analizadas. En el locus *Mdh-1* se identificaron hasta cinco alelos diferentes, dos de los cuales eran exclusivos de la población del Hospital Materno (*Phoenix dactylifera*). Algunos individuos mostraron un patrón de dos bandas en este locus, lo cual y como en otras enzimas se interpretó como la existencia de un alelo nulo (*mdh-1a*) para *Mdh-1*.

Es de destacar la presencia de un cuarto locus (*Mdh-4*) exclusivo *P. theophrasti*. Este locus se encuentra fijado para un alelo para todos los individuos analizados de esta especie, presentando una movilidad intermedia entre *Mdh-1* y *Mdh-4*.

#### 4.4.10 Shiquímico deshidrogenasa (SKDH).

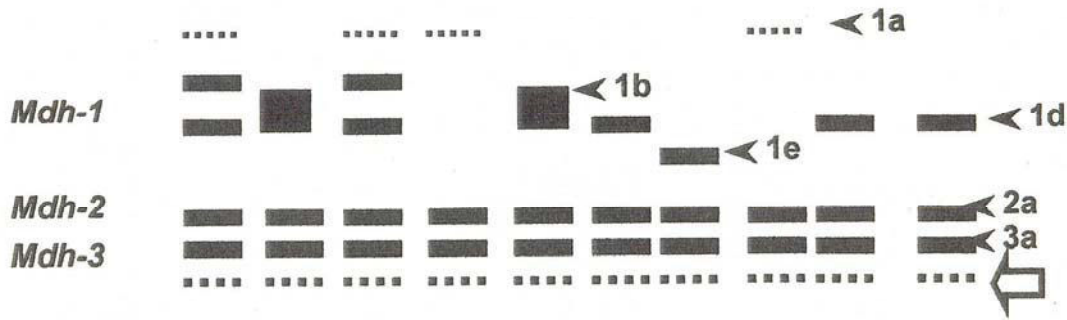
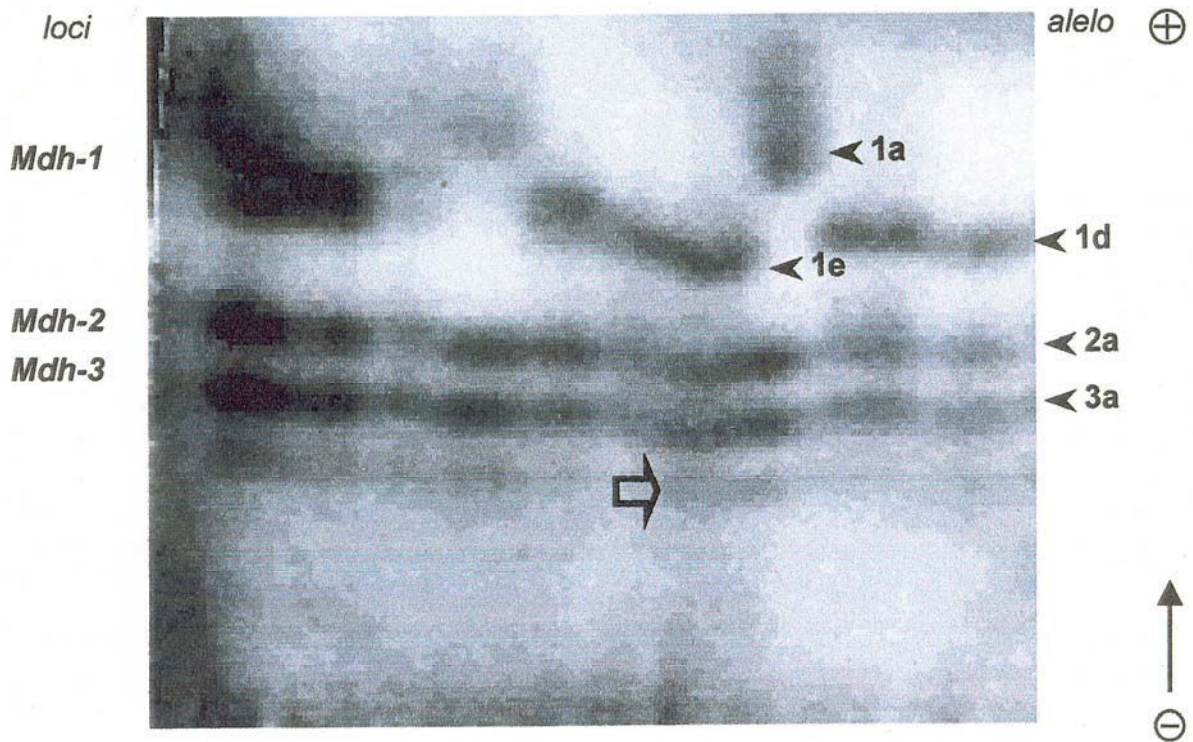
Esta enzima está descrita en vegetales como un monómero perteneciente a la familia de las óxido-reductasas que interviene en la síntesis de compuestos aromáticos, describiéndose entre 1 y 2 loci en las especies vegetales (Kephart, 1990).

En las muestras de las dos especies del género *Phoenix* analizadas se detectó un solo locus, identificándose un total de dos alelos (Figura 15).



Figura 14. Fotografía e interpretación del zimograma obtenido para la enzima málico deshidrogenasa.  $\Rightarrow$ : artefacto de la electroforesis,  $\oplus$  : ánodo,  $\ominus$ : cátodo.

### Málico deshidrogenasa (MDH)



GENOTIPO: 1AD 1BD 1AD 1AA 1BD 1DD 1EE 1AA 1DD 1DD  
 2AA 2AA 2AA 2AA 2AA 2AA 2AA 2AA 2AA 2AA  
 3AA 3AA 3AA 3AA 3AA 3AA 3AA 3AA 3AA 3AA





## 4.5 Análisis de datos

### 4.5.1 Frecuencias génicas y genotípicas

Una vez interpretados los patrones de bandas de los diferentes sistemas enzimáticos para todos los individuos analizados (655 individuos), se obtuvieron los genotipos de cada individuo para cada locus (Tabla 1. *Anexo*). Esto supuso un total de 23.580 alelos interpretados en más de 350 zimogramas examinados.

Para las poblaciones de *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera* analizadas se detectaron 43 alelos, correspondientes a 17 loci, de los cuales 4 (23.53%) fueron monomórficos (*G6pdh*, *Pgi-1*, *Mdh-2* y *Mdh-3*) y los 13 restantes (76.47%) presentaban polimorfismo (Tabla 6). El número de alelos varió según el locus polimórfico. Así, en los loci *Idh-2*, *Skdh* y *Pgd-2* se identificaron 2 alelos diferentes. Tres alelos se observaron en los loci *Aco*, *Adh*, *Pgi-2*, *Pgi-3*, *Pgm-1* y *Pgd-1*, mientras que en el locus *Idh-1* se llegaron a identificar hasta 4 alelos diferentes. Por otro lado en los loci *Mdh-1*, *Me-1* y *Pgm-2* se identificaron un total de 5 alelos (Tabla 6).

Aunque no se pudieron identificar alelos exclusivos de una u otra especie se detectaron alelos propios de determinadas poblaciones (Tabla 6). Así, por ejemplo, el alelo *pgi3-a* se observa únicamente en los individuos del palmeral de Vega Río Palma (RP), mientras que los alelos *mdh1-c* y *pgm2-a* solamente se detectaron en la población de Elche (EL). Asimismo, *mdh1-e* y *pgm2-e* fueron exclusivos de los individuos de la población del Hospital Materno (HM), como se muestra en la Tabla 6.

Por otro lado, también se observaron alelos que eran compartidos por sólo 2 ó 3 poblaciones. El alelo *aco-b* se encontraba en las poblaciones de Tafira (TA) y Haría (HA), con una frecuencia de 0.10 y 0.32, respectivamente; mientras que el alelo *adh-a* únicamente se apreció en las poblaciones de Fataga (FA), Vega Río Palma (RP) y Maspalomas (MAS) en una frecuencia de 0.12, 0.05, y 0.03, respectivamente. De esta misma manera *idh1-a* sólo se observó en los palmerales de Gran Tarajal (GT) y Elche (EL), siendo su frecuencia igual a 0.03

Tabla 6. Frecuencias alélicas de los loci analizados por población. ACO: Aconitasa, ADH: Alcohol deshidrogenasa, G6PDH: Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa, IDH: Isocítrico deshidrogenasa, MDH: Mállico deshidrogenasa, AC: Acusa Verde, LS: La Sorrueda, RC: Rambla de Castro, TAM: Tamargada, ACN: Acantilado Culata, MIR: Mirca, ZU: El Zumacal, HY: Las Hayas, VP: Vegaipala, FA: Fataga, BA: Bco. Angostura. GC: Gran Canaria, LZ: Lanzarote, FV: Fuerteventura, TF: Tenerife, GO: Gomera, LP: La Palma. Entre paréntesis se muestra el número de individuos analizados.

Población	<i>P. canariensis</i>										mixtas
	AC	LS	RC	TAM	ANC	MIR	ZU	HY	VP	BA	
Locus / alelo	(GC)	(GC)	(TF)	(GO)	(TF)	(LP)	(LP)	(GO)	(GO)	(GC)	(GC)
ACO	(25)	(45)	(24)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	(41)
A	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.037
B	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
C	1.000	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.963
ADH	(25)	(44)	(24)	(8)	(0)	(0)	(15)	(4)	(29)	(11)	(41)
A	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.122
B	0.080	0.545	0.208	0.000	0.000	0.000	0.000	0.500	0.000	0.182	0.512
C	0.920	0.455	0.792	1.000	0.000	0.000	1.000	0.500	1.000	0.818	0.366
G6PDH	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(21)	(41)
A	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
IDH-1	(24)	(42)	(17)	(33)	(3)	(20)	(13)	(14)	(39)	(14)	(33)
A	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
B	0.625	0.583	0.353	0.045	1.000	0.500	0.385	0.000	0.000	0.571	0.485
C	0.333	0.226	0.265	0.000	0.000	0.125	0.115	0.071	0.000	0.143	0.197
D	0.042	0.190	0.382	0.955	0.000	0.375	0.500	0.929	1.000	0.286	0.318
IDH-2	(25)	(42)	(15)	(28)	(3)	(14)	(12)	(14)	(39)	(14)	(33)
A	0.340	0.107	0.233	0.071	0.000	0.179	0.083	0.000	0.000	0.571	0.212
B	0.660	0.893	0.767	0.929	1.000	0.821	0.917	1.000	1.000	0.429	0.788
MDH-1	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(18)	(41)
A	0.000	0.000	0.167	0.000	0.000	0.037	0.386	1.000	1.000	0.000	0.000
B	0.980	1.000	0.646	1.000	1.000	0.963	0.614	0.000	0.000	0.972	0.976
C	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
D	0.020	0.000	0.188	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.028	0.024
E	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
MDH-2	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(21)	(41)
A	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
MDH-3	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(21)	(41)
A	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
MDH-4	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(21)	(41)
A	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
ME	(25)	(45)	(23)	(30)	(6)	(17)	(14)	(30)	(27)	(16)	(40)
A	0.460	0.011	0.043	0.233	0.000	0.059	0.179	0.400	0.463	0.063	0.000
B	0.060	0.189	0.239	0.267	0.250	0.324	0.179	0.083	0.037	0.438	0.263
C	0.000	0.156	0.109	0.000	0.250	0.088	0.143	0.017	0.000	0.000	0.138
D	0.000	0.044	0.109	0.000	0.000	0.029	0.000	0.000	0.000	0.000	0.075
E	0.480	0.600	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.525

Tabla 6 (cont.). Frecuencias alélicas de los loci analizados por población. ACO: Aconitasa, ADH: Alcohol deshidrogenasa, G6PDH: Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa: IDH: Isocítrico deshidrogenasa, MDH: Máfico deshidrogenasa, TA: Campus de Tafira, RP: Vega de Río Palma, HA: Haría, MAG: Maguez, MAS: Maspalomas, GT: Gran Tarajal, PB: Pasito Blanco, HM: Hospital Materno, EL: Elche, Pht: *Phoenix theophrasti*, GC: Gran Canaria, LZ: Lanzarote, FV: Fuerteventura, TF: Tenerife, GO: Gomera, LP: La Palma. Entre paréntesis se muestra el número de individuos analizados.

Población	Poblaciones mixtas									<i>P. dactylifera</i>	Pht
	TA	RP	HA	MAG	MAS	GT	PB	HM	EL	Pht	
Locus/alelo	(GC)	(FV)	(LZ)	(LZ)	(GC)	(FV)	(GC)	(GC)			
ACO	(38)	(20)	(36)	(0)	(29)	(0)	(22)	(10)	(0)	(0)	
A	0.092	0.125	0.042	0.000	0.241	0.000	1.000	0.650	0.000	0.000	
B	0.013	0.000	0.319	0.000	0.000	0.000	0.000	0.250	0.000	0.000	
C	0.895	0.875	0.639	0.000	0.759	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	
ADH	(45)	(37)	(36)	(21)	(34)	(19)	(24)	(10)	(20)	(6)	
A	0.000	0.054	0.000	0.000	0.029	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
B	0.244	0.054	0.056	0.095	0.294	0.000	0.208	0.100	0.000	0.000	
C	0.756	0.892	0.944	0.905	0.676	1.000	0.792	0.900	1.000	1.000	
G6PDH	(46)	(38)	(41)	(34)	(34)	(42)	(27)	(10)	(33)	(0)	
A	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.000	
IDH-1	(40)	(22)	(18)	(25)	(23)	(30)	(27)	(10)	(25)	(6)	
A	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.033	0.000	0.000	0.280	0.000	
B	0.425	0.091	0.667	0.400	0.696	0.550	1.000	0.900	0.440	1.000	
C	0.250	0.159	0.167	0.120	0.130	0.100	0.000	0.100	0.280	0.000	
D	0.325	0.750	0.167	0.480	0.174	0.317	0.000	0.000	0.000	0.000	
IDH-2	(40)	(23)	(17)	(25)	(24)	(30)	(27)	(10)	(25)	(6)	
A	0.138	0.087	0.059	0.360	0.500	0.833	1.000	0.900	1.000	1.000	
B	0.863	0.913	0.941	0.640	0.500	0.167	0.000	0.100	0.000	0.000	
MDH-1	(46)	(36)	(35)	(31)	(34)	(22)	(27)	(10)	(40)	(6)	
A	0.000	0.000	0.029	0.000	0.088	0.045	0.000	0.050	0.000	0.000	
B	0.924	0.958	0.943	0.387	0.559	0.136	0.000	0.050	0.013	0.000	
C	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.975	0.000	
D	0.076	0.042	0.029	0.613	0.353	0.818	1.000	0.000	0.013	1.000	
E	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.900	0.000	0.000	
MDH-2	(46)	(38)	(41)	(34)	(34)	(42)	(27)	(10)	(40)	(6)	
A	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	
MDH-3	(46)	(38)	(41)	(34)	(34)	(42)	(27)	(10)	(40)	(6)	
A	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	
MDH-4	(46)	(38)	(41)	(34)	(34)	(42)	(27)	(10)	(40)	(6)	
A	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1.000	
ME	(42)	(32)	(30)	(28)	(34)	(17)	(24)	(10)	(18)	(6)	
A	0.012	0.078	0.117	0.429	0.000	0.000	0.021	0.000	0.000	0.000	
B	0.274	0.266	0.250	0.071	0.044	0.206	0.229	0.200	0.444	0.500	
C	0.143	0.141	0.067	0.000	0.221	0.294	0.188	0.200	0.056	0.083	
D	0.060	0.078	0.050	0.000	0.235	0.000	0.083	0.100	0.000	0.167	
E	0.512	0.438	0.517	0.500	0.500	0.500	0.479	0.500	0.500	0.250	



Tabla 6 (cont.). Frecuencias alélicas de los loci analizados por población. ME: Enzima málica, PGI: Fosfoglucoisomerasa, PGM: Fosfoglucomutasa, SKDH: Siquímico deshidrogenasa, 6PGDH: 6-Fosfogluconico deshidrogenasa,. AC: Acusa Verde, LS: La Sorrueda, RC: Rambla de Castro, TAM: Tamargada, ACN: Acantilado Culata, MIR: Mirca, ZU: El Zumacal, HY: Las Hayas, VP: Vegaipala, FA: Fataga, BA: Bco. Angostura. C: Gran Canaria, L: Lanzarote, F: Fuerteventura, T: Tenerife, G: Gomera, P: La Palma. Entre paréntesis se muestra el número de individuos analizados.

Población	<i>P. canariensis</i>										mixtas	
	AC	LS	RC	TAM	ANC	MIR	ZU	HY	VP	BA	FA	
<i>Locus / alelo</i>	(GC)	(GC)	(TF)	(GO)	(TF)	(LP)	(LP)	(GO)	(GO)	(GC)	(GC)	
PGI-1	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(21)	(41)	
A	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	
PGI-2	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(19)	(41)	
A	0.000	0.000	0.000	0.012	0.000	0.000	0.000	0.013	0.000	0.000	0.000	
B	0.100	0.378	0.000	0.024	0.000	0.000	0.000	0.013	0.000	0.526	0.280	
C	0.900	0.622	1.000	0.963	1.000	1.000	1.000	0.975	1.000	0.474	0.720	
PGI-3	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(19)	(41)	
A	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
B	0.080	0.256	0.000	0.024	0.000	0.000	0.000	0.013	0.000	0.395	0.280	
C	0.920	0.744	1.000	0.976	1.000	1.000	1.000	0.988	1.000	0.605	0.720	
PGM-1	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(26)	(22)	(40)	(38)	(21)	(41)	
A	0.160	0.278	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.310	0.439	
B	0.840	0.722	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.690	0.488	
C	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.073	
PGM-2	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(26)	(22)	(40)	(38)	(21)	(41)	
A	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
B	0.000	0.056	0.271	0.000	0.000	0.000	0.000	0.013	0.000	0.000	0.037	
C	0.020	0.000	0.063	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.037	
D	0.980	0.944	0.667	1.000	1.000	1.000	1.000	0.988	1.000	1.000	0.927	
E	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
SKDH	(25)	(45)	(24)	(12)	(7)	(17)	(19)	(32)	(41)	(15)	(41)	
A	1.000	1.000	0.813	1.000	1.000	0.971	1.000	1.000	0.927	1.000	1.000	
B	0.000	0.000	0.188	0.000	0.000	0.029	0.000	0.000	0.073	0.000	0.000	
6PGDH-1	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(20)	(22)	(34)	(41)	(21)	(14)	
A	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	
B	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	
6PGDH-2	(25)	(45)	(24)	(36)	(4)	(21)	(13)	(29)	(25)	(19)	(13)	
A	0.920	0.922	0.292	0.736	0.750	0.690	0.615	0.534	0.560	0.553	0.808	
B	0.080	0.078	0.667	0.264	0.250	0.310	0.385	0.466	0.440	0.447	0.192	
C	0.000	0.000	0.042	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	

Tabla 6. (cont.). Frecuencias alélicas de los loci analizados por población. ME: Enzima málica, PGI: Fosfoglucoisomerasa, PGM: Fosfoglucomutasa, SKDH: Siquímico deshidrogenasa, 6PGDH: 6-Fosfogluconico deshidrogenasa, TA: Campus de Tafira, RP: Vega de Río Palma, HA: Haria, MAG: Maguez, MAS: Maspalomas, GT: Gran Tarajal, PB: Pasito Blanco, HM: Hospital Materno, EL: Elche, Pht: *Phoenix theophrasti*, GC: Gran Canaria, LZ: Lanzarote, FV: Fuerteventura, TF: Tenerife, GO: Gomera, LP: La Palma. Entre paréntesis se muestra el número de individuos analizados.

Población	Poblaciones mixtas					<i>P. dactylifera</i>				Pht
	TA	RP	HA	MAG	MAS	GT	PB	HM	EL	Pht
Locus / alelo	(GC)	(FV)	(LZ)	(LZ)	(GC)	(FV)	(GC)	(GC)		
PGI-1	(46)	(38)	(41)	(34)	(34)	(42)	(27)	(10)	(40)	(6)
A	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
PGI-2	(46)	(38)	(40)	(34)	(34)	(41)	(26)	(10)	(38)	(6)
A	0.022	0.053	0.000	0.000	0.044	0.280	0.000	0.300	0.289	0.000
B	0.130	0.882	0.225	0.324	0.338	0.415	0.327	0.500	0.474	0.500
C	0.848	0.066	0.775	0.676	0.618	0.305	0.673	0.200	0.237	0.500
PGI-3	(46)	(38)	(40)	(34)	(34)	(41)	(26)	(10)	(38)	(6)
A	0.000	0.026	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
B	0.120	0.921	0.150	0.279	0.279	0.561	0.231	0.700	0.658	0.000
C	0.880	0.053	0.850	0.721	0.721	0.439	0.769	0.300	0.342	1.000
PGM-1	(39)	(35)	(40)	(33)	(34)	(32)	(27)	(10)	(39)	(6)
A	0.436	0.543	0.100	0.076	0.044	0.063	0.019	0.000	0.000	0.000
B	0.564	0.457	0.900	0.924	0.838	0.563	0.463	0.700	0.231	1.000
C	0.000	0.000	0.000	0.000	0.118	0.375	0.519	0.300	0.769	0.000
PGM-2	(44)	(37)	(41)	(34)	(34)	(35)	(27)	(10)	(39)	(6)
A	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.167	0.000
B	0.068	0.068	0.012	0.000	0.029	0.371	0.019	0.000	0.692	0.000
C	0.057	0.000	0.049	0.000	0.206	0.471	0.778	0.750	0.013	1.000
D	0.875	0.932	0.939	1.000	0.765	0.157	0.204	0.100	0.128	0.000
E	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.150	0.000	0.000
SKDH	(46)	(37)	(38)	(20)	(34)	(18)	(26)	(10)	(40)	(6)
A	1.000	0.932	1.000	1.000	0.868	0.500	0.615	0.650	0.238	1.000
B	0.000	0.068	0.000	0.000	0.132	0.500	0.385	0.350	0.763	0.000
6PGDH-1	(45)	(26)	(38)	(32)	(29)	(24)	(26)	(10)	(40)	(6)
A	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500
B	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500	0.500
6PGDH-2	(46)	(24)	(28)	(30)	(29)	(16)	(24)	(9)	(24)	(6)
A	0.641	0.771	0.393	0.617	0.379	0.469	0.104	0.722	0.313	0.000
B	0.359	0.229	0.607	0.383	0.621	0.531	0.896	0.278	0.688	0.500
C	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.500

y 0.28 respectivamente, en tanto que *6pgdh-2c* era compartido por las poblaciones de Rambla de Castro (RC) y *Phoenix theophrasti* (Pht).

También se pueden observar diferencias al comparar poblaciones de una u otra especie. Así, vemos que el alelo *aco-a* no se detectó en las poblaciones caracterizadas como *P. canariensis*, o en aquellas poblaciones mixtas donde el componente de palmera canaria es mucho mayor (>70%) que el componente de palmera datilera. De la misma manera, el alelo *pgm1-c*, está compartido por las poblaciones de *P. dactylifera* y algunas poblaciones mixtas (Fataga y Maspalomas), mientras que *pgm2-d* aparece con una frecuencia superior a 0.67 en las poblaciones canarias, mientras que en las poblaciones de datilera no supera el 0.20. Otras diferencias se observaron en los alelos *mdh-1b*, *pgi-2c* y *skdh-a*, en los que en general, las poblaciones canarias presentaron unas frecuencias alélicas superiores a las poblaciones datileras.

En *Idh-2* se puede observar también diferencias ya que el alelo *idh2-a* es más frecuente en las poblaciones de palmera datilera, mientras que en las poblaciones de palmera canaria predomina el alelo *idh2-b*.

Si realizamos el mismo análisis teniendo en cuenta la isla de origen de las poblaciones estudiadas, no se observa la presencia de alelos exclusivos de islas, pero sí se detecta la existencia de alelos fijados o ausentes en determinadas islas. Por ejemplo, el alelo *adh-a* sólo se detectó en dos poblaciones (Fataga y Maspalomas) de Gran Canaria y una población de Fuerteventura (Río Palma), estando ausente en el resto de las islas analizadas. Del mismo modo el alelo *pgi-2a* no se manifestó en las poblaciones de Tenerife, La Palma y Lanzarote analizadas, mientras que el alelo *pgi-2b* tampoco estaba presente en las dos primeras, estando las poblaciones de estas islas fijadas para el alelo *pgi-2c* del locus *pgi-2*. Igualmente las poblaciones de Tenerife y La Palma se encontraban fijadas para el alelo *pgi-3c* del locus *Pgi-3*.

En cuanto al locus *Pgm-1*, se observa que las poblaciones de las islas occidentales (Tenerife, La Gomera y La Palma) se encuentran fijadas para el alelo *pgm-1b*, mientras que las poblaciones de las islas orientales no exhiben este alelo fijado. En tanto que en la isla de Fuerteventura no se identificó el alelo *pgm-1c* en este mismo locus.

En las poblaciones de la isla de La Palma analizadas (Mirca y Zumacal) se apreció que el locus *Pgm-2* se encontraba fijado para el alelo *pgm-2d*, y las poblaciones de Lanzarote estudiadas se encontraban fijadas para el alelo *skdh-a*.

Tampoco se observan genotipos exclusivos de una u otra especie en cuanto a las frecuencias genotípicas se refiere (Tabla 7). Pero al igual que con las frecuencias alélicas se observa una diferencia en las frecuencias de determinadas formas genotípicas para ciertos loci. En general, en el locus *aco* el genotipo más frecuente en las poblaciones de *P. canariensis* es CC, mientras que en los individuos de *P. dactylifera* predomina el genotipo AA. En *Idh-2* también encontramos diferencias en la proporción en la que se presentan los diferentes genotipos en una y otra especie. De esta forma se ha detectado que en las poblaciones de palmera canaria impera el genotipo BB, en tanto que en los individuos de palmera datilera hay una mayor frecuencia del genotipo AA. Para *Pgm-2*, del mismo modo, se observa que el genotipo DD es el más frecuente en los individuos de *P. canariensis*, mientras que en los ejemplares de *P. dactylifera* analizados predomina el genotipo CC.

Tabla 7. Frecuencias genóticas de los loci analizados por población. ACO: Aconitasa, ADH: Alcohol deshidrogenasa, G6PDH: Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa, IDH: Isocitrico deshidrogenasa, MDH: Málco deshidrogenasa, AC: Acusa Verde, LS: La Sorrueda, RC: Rambla de Castro, BA: Bco. Angostura, TAM: Tamargada, ACN: Acantilado Culata, MIR: Mirca, ZU: El Zumacal, HY: Las Hayas, VP: Vegaipala, FA: Fataga. GC: Gran Canaria, TF: Tenerife, GO: Gomera, LP: La Palma. Entre paréntesis se muestra el número de individuos analizados.

Población	<i>P. canariensis</i>										mixtas
	AC	LS	RC	TAM	ANC	MIR	ZU	HY	VP	BA	
<i>Locus/genotipo</i>	(GC)	(GC)	(TF)	(GO)	(TF)	(LP)	(LP)	(GO)	(GO)	(GC)	(GC)
ACO	(25)	(45)	(24)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	(41)
AA	0.000	0.000	0.000	---	---	---	---	---	---	---	0.000
AB	0.000	0.000	0.000	---	---	---	---	---	---	---	0.000
BB	0.000	0.000	0.000	---	---	---	---	---	---	---	0.000
AC	0.000	0.000	0.000	---	---	---	---	---	---	---	0.073
BC	0.000	0.000	0.000	---	---	---	---	---	---	---	0.000
CC	1.000	1.000	1.000	---	---	---	---	---	---	---	0.927
ADH	(25)	(44)	(24)	(8)	(0)	(0)	(15)	(4)	(29)	(11)	(41)
AA	0.000	0.000	0.000	0.000	---	---	0.000	0.000	0.000	0.000	0.122
BB	0.080	0.545	0.208	0.000	---	---	0.000	0.500	0.000	0.182	0.512
CC	0.920	0.455	0.792	1.000	---	---	1.000	0.500	1.000	0.818	0.366
G6PDH	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(21)	(41)
AA	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
IDH-1	(24)	(42)	(17)	(33)	(3)	(20)	(13)	(14)	(39)	(14)	(33)
BB	0.625	0.571	0.353	0.030	1.000	0.500	0.385	0.000	0.000	0.571	0.485
AC	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
CC	0.333	0.071	0.059	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.061
BD	0.000	0.024	0.000	0.030	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
CD	0.000	0.310	0.412	0.000	0.000	0.250	0.231	0.143	0.000	0.286	0.273
DD	0.042	0.024	0.176	0.939	0.000	0.250	0.385	0.857	1.000	0.143	0.182
IDH-2	(25)	(42)	(15)	(28)	(3)	(14)	(12)	(14)	(39)	(14)	(33)
AA	0.200	0.095	0.200	0.071	0.000	0.143	0.083	0.000	0.000	0.571	0.091
AB	0.280	0.024	0.067	0.000	0.000	0.071	0.000	0.000	0.000	0.000	0.242
BB	0.520	0.881	0.733	0.929	1.000	0.786	0.917	1.000	1.000	0.429	0.667
MDH-1	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(18)	(41)
AA	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.182	1.000	1.000	0.000	0.000
AB	0.000	0.000	0.208	0.000	0.000	0.074	0.409	0.000	0.000	0.000	0.000
BB	0.960	1.000	0.417	1.000	1.000	0.926	0.409	0.000	0.000	0.944	0.951
CC	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
AD	0.000	0.000	0.125	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BD	0.040	0.000	0.250	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.056	0.049
DD	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
EE	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
MDH-2	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(21)	(41)
AA	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
MDH-3	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(21)	(41)
AA	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
MDH-4	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(40)	(41)	(41)	(21)	(46)
AA	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

Tabla 7 (cont.). Frecuencias genotípicas de los loci analizados por población., TA: Campus de Tafira, RP: Vega de Río Palma, HA: Haría, MAG: Maguez, MAS: Maspalomas, GT: Gran Tarajal, PB: Pasito Blanco, HM: Hospital Materno, EL: Elche, Pht: *Phoenix theophrasti*, LZ: Lanzarote, FV: Fuerteventura,. Entre paréntesis se muestra el número de individuos analizados.

Población	Poblaciones mixtas					<i>P. dactylifera</i>				Pht
	TA	RP	HA	MAG	MAS	GT	PB	HM	EL	Pht
<i>Locus /genotipo</i>	(GC)	(FV)	(LZ)	(LZ)	(GC)	(FV)	(GC)	(GC)		
ACO	(38)	(20)	(36)	(0)	(29)	(0)	(22)	(10)	(0)	(0)
AA	0.000	0.100	0.000	---	0.103	---	1.000	0.400	---	---
AB	0.000	0.000	0.083	---	0.000	---	0.000	0.500	---	---
BB	0.000	0.000	0.278	---	0.000	---	0.000	0.000	---	---
AC	0.184	0.050	0.000	---	0.276	---	0.000	0.000	---	---
BC	0.026	0.000	0.000	---	0.000	---	0.000	0.000	---	---
CC	0.789	0.850	0.639	---	0.621	---	0.000	0.100	---	---
ADH	(45)	(37)	(36)	(21)	(34)	(19)	(24)	(10)	(20)	(6)
AA	0.000	0.054	0.000	0.000	0.029	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BB	0.244	0.054	0.056	0.095	0.294	0.000	0.208	0.100	0.000	0.000
CC	0.756	0.892	0.944	0.905	0.676	1.000	0.792	0.900	1.000	1.000
G6PDH	(46)	(38)	(41)	(34)	(34)	(42)	(27)	(10)	(33)	(0)
AA	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.000
IDH-1	(40)	(22)	(18)	(25)	(23)	(30)	(27)	(10)	(25)	(6)
BB	0.425	0.045	0.667	0.400	0.696	0.333	1.000	0.900	0.440	1.000
AC	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.067	0.000	0.000	0.560	0.000
CC	0.000	0.000	0.000	0.000	0.043	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000
BD	0.000	0.091	0.000	0.000	0.000	0.433	0.000	0.000	0.000	0.000
CD	0.500	0.318	0.333	0.240	0.174	0.133	0.000	0.000	0.000	0.000
DD	0.075	0.545	0.000	0.360	0.087	0.033	0.000	0.000	0.000	0.000
IDH-2	(40)	(23)	(17)	(25)	(24)	(30)	(27)	(10)	(25)	(6)
AA	0.100	0.087	0.059	0.320	0.375	0.833	1.000	0.900	1.000	1.000
AB	0.075	0.000	0.000	0.080	0.250	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BB	0.825	0.913	0.941	0.600	0.375	0.167	0.000	0.100	0.000	0.000
MDH-1	(46)	(36)	(35)	(31)	(34)	(22)	(27)	(10)	(40)	(6)
AA	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.045	0.000	0.000	0.000	0.000
AB	0.000	0.000	0.057	0.000	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000
BB	0.848	0.917	0.886	0.355	0.441	0.136	0.000	0.000	0.000	0.000
CC	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.975	0.000
AD	0.000	0.000	0.000	0.000	0.176	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BD	0.152	0.083	0.057	0.065	0.235	0.000	0.000	0.000	0.025	0.000
DD	0.000	0.000	0.000	0.581	0.147	0.818	1.000	0.000	0.000	1.000
EE	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.900	0.000	0.000
MDH-2	(46)	(38)	(41)	(34)	(34)	(42)	(27)	(10)	(40)	(6)
AA	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
MDH-3	(46)	(38)	(41)	(34)	(34)	(42)	(27)	(10)	(40)	(6)
AA	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
MDH-4	(46)	(38)	(41)	(34)	(34)	(42)	(27)	(10)	(40)	(6)
AA										1.000

Tabla 7 (cont.). Frecuencias genotípicas de los loci analizados por población. ME: Enzima málica, PGI: Fosfoglucoisomerasa, PGM: Fosfoglucomutasa, SKDH: Siquímico deshidrogenasa.

Población	<i>P. canariensis</i>									mixtas	
	AC	LS	RC	TAM	ANC	MIR	ZU	HY	VP	BA	FA
<i>Locus/ genotipo</i>	(GC)	(GC)	(TF)	(GO)	(TF)	(LP)	(LP)	(GO)	(GO)	(GC)	(GC)
ME	(25)	(45)	(23)	(30)	(6)	(17)	(14)	(30)	(27)	(16)	(40)
AA	0.040	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
AC	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BC	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BD	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
AE	0.880	0.022	0.087	0.467	0.000	0.118	0.357	0.800	0.926	0.125	0.000
BE	0.080	0.378	0.478	0.533	0.500	0.647	0.357	0.167	0.074	0.875	0.525
CE	0.000	0.311	0.217	0.000	0.500	0.176	0.286	0.033	0.000	0.000	0.275
DE	0.000	0.089	0.217	0.000	0.000	0.059	0.000	0.000	0.000	0.000	0.150
EE	0.000	0.200	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.050
PGI-1	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(21)	(41)
AA	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
PGI-2	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(19)	(41)
AB	0.000	0.000	0.000	0.024	0.000	0.000	0.000	0.025	0.000	0.000	0.000
BB	0.040	0.289	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.316	0.073
BC	0.120	0.178	0.000	0.024	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.421	0.415
CC	0.840	0.533	1.000	0.951	1.000	1.000	1.000	0.975	1.000	0.263	0.512
PGI-3	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(27)	(22)	(40)	(41)	(19)	(41)
AB	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BB	0.000	0.044	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.053	0.073
BC	0.160	0.422	0.000	0.049	0.000	0.000	0.000	0.025	0.000	0.684	0.415
CC	0.840	0.533	1.000	0.951	1.000	1.000	1.000	0.975	1.000	0.263	0.512
PGM-1	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(26)	(22)	(40)	(38)	(21)	(41)
AA	0.000	0.111	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.095	0.341
AB	0.320	0.333	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.429	0.195
BB	0.680	0.556	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.476	0.390
CC	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.073
PGM-2	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(26)	(22)	(40)	(38)	(21)	(41)
AB	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BB	0.000	0.000	0.042	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BC	0.000	0.000	0.042	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
CC	0.000	0.000	0.042	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BD	0.000	0.111	0.417	0.000	0.000	0.000	0.000	0.025	0.000	0.000	0.073
CD	0.040	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.073
DD	0.960	0.889	0.458	1.000	1.000	1.000	1.000	0.975	1.000	1.000	0.854
CE	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
SKDH	(25)	(45)	(24)	(12)	(7)	(17)	(19)	(32)	(41)	(15)	(41)
AA	1.000	1.000	0.667	1.000	1.000	0.941	1.000	1.000	0.927	1.000	1.000
AB	0.000	0.000	0.292	0.000	0.000	0.059	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BB	0.000	0.000	0.042	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.073	0.000	0.000

Tabla 7 (cont.). Frecuencias genotípicas de los loci analizados por población.

Población	Poblaciones mixtas					<i>P. dactylifera</i>				Pht
	TA	RP	HA	MAG	MAS	GT	PB	HM	EL	Pht
Locus/genotipo	(GC)	(FV)	(LZ)	(LZ)	(GC)	(FV)	(GC)	(GC)		
ME	(42)	(32)	(30)	(28)	(34)	(17)	(24)	(10)	(18)	(6)
AA	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
AC	0.000	0.063	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BC	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.167	0.000
BD	0.000	0.063	0.000	0.000	0.000	0.000	0.083	0.000	0.333	0.000
AE	0.024	0.094	0.233	0.857	0.000	0.000	0.042	0.000	0.000	0.000
BE	0.548	0.469	0.500	0.143	0.088	0.412	0.375	0.400	0.500	0.889
CE	0.286	0.219	0.133	0.000	0.441	0.588	0.375	0.400	0.000	0.111
DE	0.119	0.094	0.100	0.000	0.471	0.000	0.083	0.200	0.000	0.000
EE	0.024	0.000	0.033	0.000	0.000	0.000	0.042	0.000	0.000	0.000
PGI-1	(46)	(38)	(41)	(34)	(34)	(42)	(27)	(10)	(40)	(6)
AA	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
PGI-2	(46)	(38)	(40)	(34)	(34)	(41)	(26)	(10)	(38)	(6)
AB	0.043	0.105	0.000	0.000	0.088	0.561	0.000	0.600	0.000	0.579
BB	0.043	0.789	0.150	0.088	0.176	0.024	0.231	0.200	0.000	0.184
BC	0.130	0.079	0.150	0.471	0.235	0.220	0.192	0.000	1.000	0.000
CC	0.783	0.026	0.700	0.441	0.500	0.195	0.577	0.200	0.000	0.237
PGI-3	(46)	(38)	(40)	(34)	(34)	(41)	(26)	(10)	(38)	(6)
AB	0.000	0.053	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
BB	0.022	0.868	0.000	0.059	0.059	0.317	0.038	0.600	0.553	0.000
BC	0.196	0.053	0.300	0.441	0.441	0.488	0.385	0.200	0.211	0.000
CC	0.783	0.026	0.700	0.500	0.500	0.195	0.577	0.200	0.237	1.000
PGM-1	(39)	(35)	(40)	(33)	(34)	(32)	(27)	(10)	(39)	(6)
AA	0.333	0.429	0.075	0.000	0.000	0.063	0.000	0.000	0.000	0.000
AB	0.205	0.229	0.050	0.152	0.088	0.000	0.037	0.000	0.000	0.000
BB	0.462	0.343	0.875	0.848	0.794	0.563	0.444	0.700	0.231	1.000
CC	0.000	0.000	0.000	0.000	0.118	0.375	0.519	0.300	0.769	0.000
PGM-2	(44)	(37)	(41)	(34)	(34)	(35)	(27)	(10)	(39)	(6)
AB	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.333	0.000
BB	0.000	0.027	0.000	0.000	0.000	0.343	0.000	0.000	0.385	0.000
BC	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.026	0.000
CC	0.000	0.000	0.024	0.000	0.029	0.400	0.593	0.600	0.000	1.000
BD	0.136	0.081	0.024	0.000	0.059	0.057	0.037	0.000	0.256	0.000
CD	0.114	0.000	0.049	0.000	0.353	0.143	0.370	0.000	0.000	0.000
DD	0.750	0.892	0.902	1.000	0.559	0.057	0.000	0.100	0.000	0.000
CE	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.300	0.000	0.000
SKDH	(46)	(37)	(38)	(20)	(34)	(18)	(26)	(10)	(40)	(6)
AA	1.000	0.892	1.000	1.000	0.735	0.278	0.462	0.500	0.100	1.000
AB	0.000	0.081	0.000	0.000	0.265	0.444	0.308	0.300	0.275	0.000
BB	0.000	0.027	0.000	0.000	0.000	0.278	0.231	0.200	0.625	0.000



Tabla 7 (cont.). Frecuencias genotípicas de los loci analizados por población. 6PGDH: 6-Fosfogluconico deshidrogenasa.

Población	<i>P. canariensis</i>									mixtas	
	AC	LS	RC	TAM	ANC	MIR	ZU	HY	VP	BA	FA
6PGDH-1	(25)	(45)	(24)	(41)	(10)	(20)	(22)	(34)	(41)	(21)	(14)
AB	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
6PGDH-2	(25)	(45)	(24)	(36)	(4)	(21)	(13)	(29)	(25)	(19)	(13)
AA	0.880	0.844	0.000	0.500	0.500	0.524	0.308	0.241	0.160	0.211	0.615
AB	0.080	0.156	0.583	0.472	0.500	0.333	0.615	0.586	0.800	0.684	0.385
BB	0.040	0.000	0.333	0.028	0.000	0.143	0.077	0.172	0.040	0.105	0.000
BC	0.000	0.000	0.083	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

Población	Poblaciones mixtas					<i>P. dactylifera</i>				Pht
	TA	RP	HA	MAG	MAS	GT	PB	HM	EL	Pht
6PGDH-1	(45)	(26)	(38)	(32)	(29)	(24)	(26)	(10)	(40)	(6)
AB	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
6PGDH-2	(46)	(24)	(28)	(30)	(29)	(16)	(24)	(9)	(24)	(6)
AA	0.348	0.583	0.000	0.300	0.172	0.188	0.000	0.444	0.000	0.000
AB	0.587	0.375	0.786	0.633	0.414	0.563	0.208	0.556	0.625	0.000
BB	0.065	0.042	0.214	0.067	0.414	0.250	0.792	0.000	0.375	0.000

## 4.5.2 Niveles de diversidad genética

### 4.5.2.1 Diversidad genética por población

La Tabla 8 muestra los diferentes índices de variabilidad genética detectados en las poblaciones de *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera* estudiadas: Número medio de alelos por locus (A), Proporción de loci polimórfico (P), Número medio de alelos por locus polimórficos (Ap), Heterocigosidad esperada (He) y Heterocigosidad observada (Ho).

#### **Numero medio de alelos por locus**

Con el fin de determinar si el tamaño muestral de las poblaciones analizadas era lo suficientemente representativo para detectar la mayor parte de la variabilidad genética se procedió a representar el número medio de alelos por locus frente al número de individuos analizados (Figura 16). Así, se aprecia que la mayoría de las poblaciones analizadas se encuentran en la zona de estabilización de la línea de tendencia, indicando que un tamaño muestral mayor no supondría un aumento significativo del número medio de alelos por locus. Tan solo en la población de Acantilado de La Culata, esperaríamos un aumento en la variabilidad genética si se incrementa el tamaño muestral, ya que se encuentra en la zona exponencial de la curva (Figura 16).

El número medio de alelos por locus (A) varía considerablemente entre las poblaciones estudiadas, con un rango que va desde 1.25 en la población de los Acantilado de la Culata (Tenerife) hasta 2.17 en la población de Maspalomas (Gran Canaria), siendo la media de todas las poblaciones de 1.77 (Tabla 8). Las poblaciones que presentaron un mayor número medio de alelos por locus, en general, fueron aquellas descritas como mixtas (Maspalomas, Río Palma, Fataga, Tafira, Haría, Maguez, y Bco. Angostura) y las poblaciones de *P. dactylifera* analizadas (Gran Tarajal, Hospital Materno, Pasito Blanco y Elche). En estas el valor de A fue siempre superior a 1.71. Mientras que las poblaciones de palmera canaria o con dominancia de ésta especie presentaron, en general, niveles inferiores con respecto a este índice de diversidad genética. No obstante, estas diferencias no parecen significativas.

Tabla 8. Parámetros de diversidad genética estimados para las poblaciones de acuerdo a la caracterización morfológica. GC: Gran Canaria, TE: Tenerife, GO: Gomera, LP: La Palma, FV: Fuerteventura, LZ: Lanzarote, N: número de individuos analizados, P: tanto por ciento de loci polimórfico, A: número medio de alelos por locus, Ap: número medio de alelos por loci polimórfico, He: heterocigosidad esperada, Ho: heterocigosidad observada.

Población	ISLA	N	A	P	Ap	He	Ho
<b><i>P. canariensis</i></b>							
Acusa	GC	25	1.72	61.1	2.18	0.168	0.169
La Sorrueda	GC	45	1.78	55.6	2.40	0.216	0.187
Rambla de Castro	TE	23	1.89	50.0	2.78	0.244	0.249
Acantilado Culata	TE	8	1.25	18.8	2.33	0.102	0.156
Tamargada	GO	35	1.53	41.2	2.29	0.111	0.153
Las Hayas	GO	33	1.65	47.1	2.37	0.142	0.165
Vegaipala	GO	34	1.29	23.5	2.25	0.099	0.165
Mirca	LP	24	1.69	43.8	2.57	0.165	0.174
Zumacal	LP	19	1.53	35.3	2.50	0.174	0.191
<b>Media</b>		<b>28</b>	<b>1.59</b>	<b>41.8</b>	<b>2.41</b>	<b>0.158</b>	<b>0.179</b>
<b>Poblaciones mixtas</b>							
Barranco Angostura	GC	18	1.71	58.8	2.20	0.265	0.268
Fataga	GC	37	2.00	66.7	2.50	0.261	0.230
Tafira	GC	44	2.06	66.7	2.58	0.246	0.240
Maspalomas	GC	32	2.17	72.2	2.61	0.325	0.281
Vega de Río Palma	FV	33	2.11	72.2	2.54	0.211	0.200
Haria	LZ	36	2.06	66.7	2.58	0.216	0.216
Maguez	LZ	30	1.71	58.8	2.20	0.252	0.240
<b>Media</b>		<b>33</b>	<b>1.97</b>	<b>66.0</b>	<b>2.46</b>	<b>0.254</b>	<b>0.239</b>
<b><i>Phoenix dactylifera</i></b>							
Hospital Materno	GC	10	2.00	66.7	2.50	0.289	0.253
Pasito Blanco	GC	26	1.78	50.0	2.56	0.217	0.194
Gran Tarajal	FV	31	2.06	64.7	2.64	0.336	0.301
Elche	-	34	1.94	58.8	2.60	0.267	0.288
<b>Media</b>		<b>25</b>	<b>1.95</b>	<b>60.1</b>	<b>2.58</b>	<b>0.277</b>	<b>0.259</b>

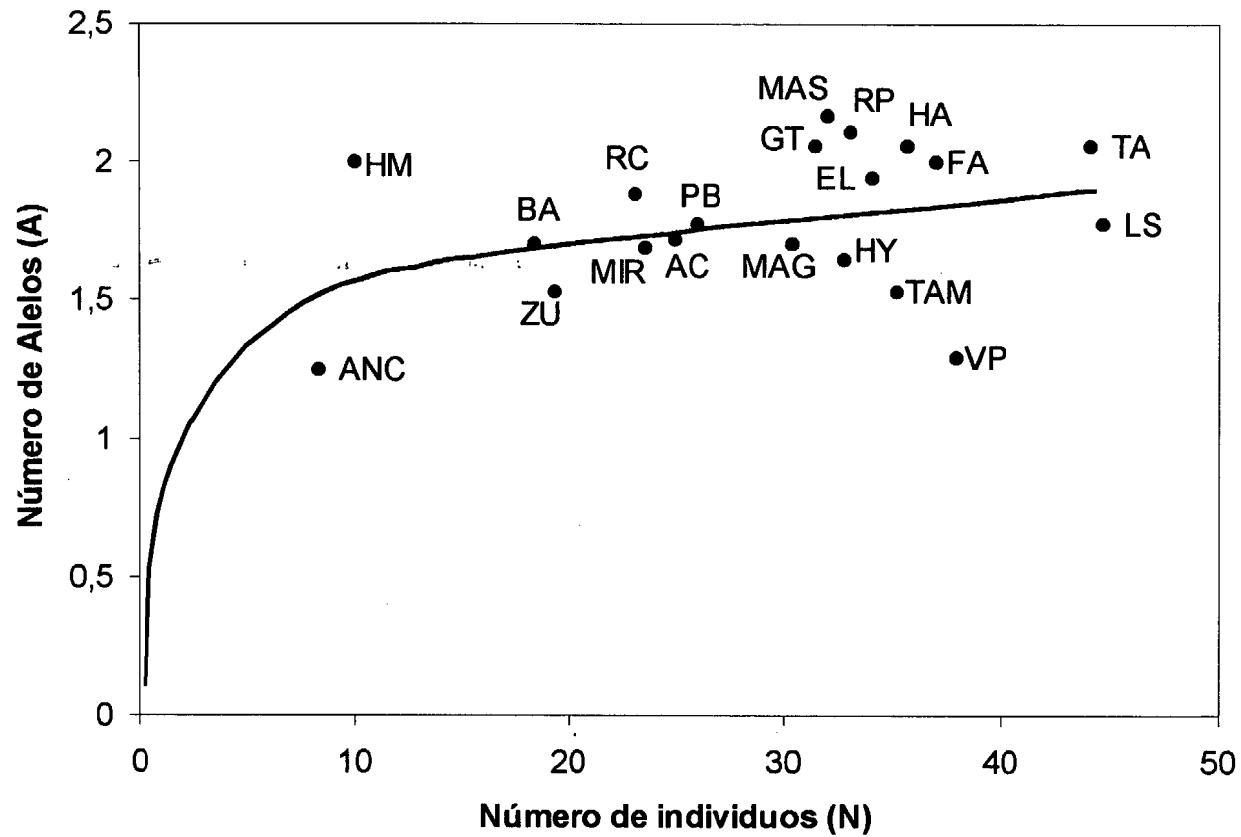


Figura 16. Correlación entre el número medio de alelos por locus (A) y el número de individuos muestreados (N).

### **Proporción de loci polimórficos**

Para determinar el porcentaje de polimorfismo hemos considerado que un locus es polimórfico cuando la frecuencia del alelo más común no excedía del 99%.

La variabilidad genética detectada mediante el polimorfismo coincide en líneas generales con la obtenida con el número medio de alelos por locus. Así, es la población de Maspalomas la que presenta un mayor porcentaje de loci polimórficos (72%), y el palmeral de los Acantilados de la Culata, la que presenta el valor más bajo de P (18,8%), consecuencia probablemente del bajo tamaño muestral de esta población. Igualmente, las poblaciones mixtas presentaron, en general, valores de P superiores las poblaciones de *Phoenix canariensis*, siendo la media de polimorfismo igual a 41.8%, 60.0% y 66.0% en las poblaciones de palmera canaria, palmera datilera y poblaciones mixtas respectivamente (Tabla 8).

Sorprende los bajos niveles de polimorfismo detectados en las poblaciones de Vegaipala y Zumacal, las cuales se encuentran por debajo del 36% (23.5 y 35.3% respectivamente). Poblaciones pertenecientes a las islas de La Gomera y La Palma, respectivamente.

### **Número medio de alelos por locus polimórfico**

El rango del número medio de alelos por locus polimórfico varió entre 2.78 (población de Rambla de Castro) y 2.18 (población de Acusa), siendo la media de  $A_p$  igual 2.41, 2.58 y 2.46 para las poblaciones de *P. canariensis*, *P. dactylifera* y las poblaciones definidas como mixtas, respectivamente (Tabla 8). Una vez más las poblaciones de palmera canaria, en general, mostraban valores de  $A_p$  inferiores a los exhibidos por las poblaciones de palmera datilera, en tanto que las poblaciones caracterizadas como mixtas presentaban valores intermedios a ambas especies (Tabla 8).

### **Heterocigosidad observada**

La heterocigosidad observada varió entre 0.301 en la población de Gran Tarajal y 0.153 en la población de Tamargada, siendo la media de 0.179, 0.259 y 0.239 para las poblaciones de palmera canaria, palmera datilera y poblaciones mixtas, respectivamente. Al igual que ocurría con los otros índices, las poblaciones con predominancia de palmera canaria presentan valores inferiores de diversidad genética que los exhibidos por las poblaciones de palmera datilera (Tabla 8).

### **Heterocigosidad esperada**

Los valores obtenidos de heterocigosidad esperada para las poblaciones analizadas varían entre 0.336 (Gran Tarajal) y 0.099 (Vegaipala), siendo la media de 0.158, 0.277 y 0.254 para las poblaciones de *Phoenix canariensis*, *P. dactylifera* y las poblaciones mixtas, respectivamente. Podemos ver que las poblaciones caracterizadas como *P. dactylifera* presentan, en general, valores más elevados que las poblaciones caracterizadas como *P. canariensis* o mixtas (Tabla 8).

#### **4.5.2.2 Diversidad genética por islas**

Los diferentes índices de variabilidad genética más utilizados ( $P$ ,  $A$  y  $H_e$ ) se calcularon para las poblaciones de palmera canaria y mixtas según la isla de procedencia (Figura 17). Según estos resultados y analizándolos globalmente, se observa que parece existir una tendencia en los niveles de diversidad genética desde las islas orientales a las occidentales de tal forma que para la mayoría de los individuos calculados, las poblaciones de las islas de Fuerteventura, Lanzarote y Gran Canaria disponen de mayor diversidad genética que las poblaciones de Tenerife, La Gomera y La Palma (Figura 17).

Sin embargo, estos resultados deben analizarse con cautela y difícilmente se podrán extrapolar al conjunto de poblaciones de cada isla ya que, en general, el número de poblaciones en cada isla es bajo, especialmente en Fuerteventura. No obstante, los niveles de diversidad genética entre las diferentes poblaciones de Gran Canaria son muy similares entre si.

1. *El mundo de los animales*  
2. *El mundo de las plantas*  
3. *El mundo de los hongos*  
4. *El mundo de los insectos*  
5. *El mundo de los reptiles*  
6. *El mundo de los mamíferos*  
7. *El mundo de los aves*  
8. *El mundo de los peces*  
9. *El mundo de los anfibios*  
10. *El mundo de los invertebrados*

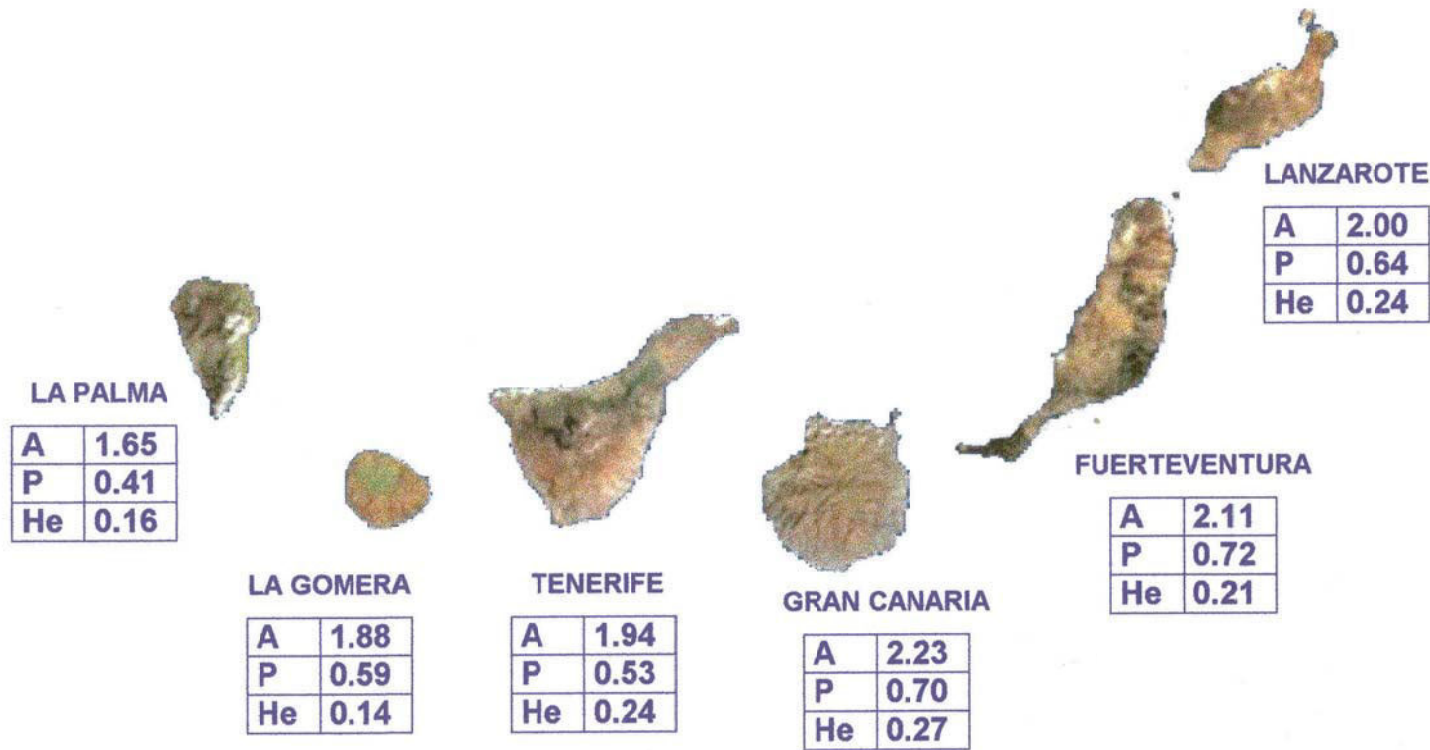


Figura 17. Índices de diversidad genética de las poblaciones de *Phoenix canariensis* y mixtas según su isla de procedencia, de izquierda a derecha: La Palma, La Gomera, Tenerife, Gran Canaria, Fuerteventura y Lanzarote. P: porcentaje de loci polimórfico, A: número medio de alelo por locus, He: Heterocigosidad esperada.





#### 4.5.2.3 Diversidad genética por especies

Para determinar la diversidad genética existente dentro de las especies estudiadas se agruparon los individuos analizados de las diferentes poblaciones según su caracterización morfológica en *P. canariensis*, *P. dactylifera* y mixtos (Tabla 9).

Population	N	A	P	Ho	He
<i>P. canariensis</i>	288.8	2.4	64.7	0.194	0.247
Poblaciones mixtas	74.3	2.2	70.6	0.207	0.277
<i>P. dactylifera</i>	145.8	2.6	70.6	0.263	0.384

Tabla 9. Índices de diversidad genética para *P. canariensis*, *P. dactylifera* y las poblaciones mixtas.

La especie canaria presenta menores índices de diversidad que la especie africana tanto si atendemos al índice de polimorfismo como a la heterocigosidad esperada. Mientras que los individuos morfológicamente intermedios presentan unos valores de He intermedios entre los observados en las dos especies de *Phoenix*.

Los valores de diversidad genética (A, P y He) encontrados tanto en la especie canaria, como en la especie africana y en los individuos morfológicamente intermedios son, en general, mayores que los descritos para especies monocotiledóneas (A: 2.38; P: 59.2; He = 0.181), endémicas (A: 1.80; P: 40.0; He = 0.096) y de reproducción sexual (A: 2.00; P: 51.6; He = 0.151) según Hamrick & Godt (1990)

#### 4.5.2.4 Diversidad genética por locus

En la Tabla 10 se muestran los diferentes parámetros de diversidad genética (A, P, He y Ho) estimados por locus para las poblaciones de *Phoenix canariensis*, *P. dactylifera* y poblaciones mixtas. En las poblaciones de palmera canaria se observa que de los 17 loci interpretados 12 son polimórficos (67%), presentando un número medio de alelos por locus de 2.11, siendo en el locus *Me* donde se detectó un mayor número de alelos (Tabla 10). La heterocigosidad esperada varió en los loci polimórficos entre 0.070 (*Skdh*) y 0.650 (*Me*), en tanto que la heterocigosidad observada varió entre 0.000 (*Adh*) y 1.000 (*6Pgdh-1*).

Se observó que los alelos monomórficos presentes en las poblaciones de palmera datilera coincidían con aquellos que aparecían en la palmera canaria, a excepción del locus *Aco*. Aunque este locus no se debe considerar por, como ya hemos mencionado, no disponer de datos de este sistema enzimático para todas las poblaciones analizadas. Por otro lado en las poblaciones de palmera datilera estudiadas se observó que el porcentaje de loci polimórfico llegaba al 72% (13 loci polimórficos), siendo el número medio de alelos por locus igual a 2.50 (Tabla 10). Detectándose cinco alelos diferentes hasta en tres loci distintos (*Mdh-1*, *Me* y *Pgm-2*). En los loci polimórficos la heterocigosidad esperada varió entre 0.123 (*Idh-2*) y 0.675 (*Pgm-2*), mientras que la heterocigosidad observada exhibió valores comprendidos entre 0.000 (*Adh*) y 1.000 (*6Pgdh-1*).

Igualmente las poblaciones definidas como mixtas presentaron un porcentaje de polimorfismo del 72%, aunque solo se detectó un locus (*Me*) que presentara cinco alelos distintos (Tabla 10). La heterocigosidad esperada presentó valores comprendidos entre 0.059 (*Skdh*) y 0.677 (*Me*) en los loci polimórficos. En tanto que la heterocigosidad observada varió entre 0.000 (*Adh*) y 1.000 (*6Pgdh-1*).

Locus	A			He			Ho		
	PC	PD	PM	PC	PD	PM	PC	PD	PM
ACO*	1	3	3	0.000	0.203	0.298	0.000	0.156	0.140
ADH*	2	2	3	0.346	0.152	0.399	0.000	0.000	0.000
G6PDH	1	1	1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
IDH-1*	3	4	3	0.580	0.494	0.627	0.156	0.359	0.331
IDH-2*	2	2	2	0.203	0.123	0.379	0.052	0.000	0.108
MDH-1*	3	5	3	0.475	0.627	0.296	0.095	0.020	0.137
MDH-2	1	1	1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
MDH-3	1	1	1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
ME*	5	5	5	0.650	0.651	0.677	0.959	0.986	0.982
PGI-1	1	1	1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
PGI-2*	3	3	3	0.148	0.649	0.488	0.051	0.565	0.290
PGI-3*	2	2	3	0.103	0.500	0.452	0.095	0.348	0.337
PGM-1*	2	3	3	0.115	0.518	0.445	0.085	0.009	0.177
PGM-2*	3	5	3	0.082	0.675	0.160	0.066	0.405	0.147
SKDH*	2	2	2	0.070	0.494	0.059	0.036	0.319	0.052
6PGDH-1*	2	2	2	0.501	0.503	0.501	1.000	1.000	1.000
6PGDH-2*	3	2	2	0.432	0.444	0.489	0.432	0.466	0.566
Media	2.11	2.50	2.33	0.206	0.335	0.293	0.168	0.257	0.237

Tabla 10. Parámetros de diversidad genética estimados por locus en las poblaciones de palmera canaria (PC), palmera datilera (PD) y las definidas como mixtas (PM). A: número de alelos por locus, He: heterocigosidad esperada, Ho: heterocigosidad observada, \*: locus polimórfico.

#### 4.5.2.5 Índices de diversidad genética de Nei (1973)

Al analizar la distribución de la variabilidad genética de las poblaciones a través de los índices propuestos por Nei (1973), encontramos que la diversidad genética total ( $H_T$ ) encontrada en *P. canariensis*, 0.249, es menor que la hallada en *P. dactylifera*, 0.346, mientras que las poblaciones mixtas presentan una diversidad genética intermedia entre las dos especies (Tabla 11). Además, en *P. canariensis* la mayor parte de la diversidad genética (75.9%) se encuentra dentro de las poblaciones ( $H_S = 0.189$ ), mientras que en *P. dactylifera* y en las poblaciones mixtas, la proporción de la variabilidad genética contenida dentro de las poblaciones es menor 61.56% ( $H_S = 0.213$ ) y 60% ( $H_S = 0.180$ ), respectivamente (Tabla 11). Siendo los valores de coeficiente de diversidad genética entre poblaciones ( $G_{ST}$ ) igual a 0.240, 0.385 y 0.399 para *P. canariensis*, *P. dactylifera* y las "poblaciones mixtas", respectivamente.

	$H_S$	$H_T$	$D_{ST}$	$G_{ST}$	% $H_S$
<i>P. canariensis</i>	0.189	0.249	0.060	0.240	76
Poblaciones mixtas	0.180	0.300	0.119	0.399	60
<i>P. dactylifera</i>	0.213	0.346	0.134	0.385	61.5
Media	0.194	0.298	0.104	0.341	

Tabla 11. Distribución de la diversidad genética en *P. canariensis*, *P. dactylifera* y las poblaciones mixtas.  $H_S$ : diversidad genética media dentro de las poblaciones,  $D_{ST}$ : diversidad genética media entre las poblaciones,  $H_T$ : diversidad genética total,  $G_{ST}$ : coeficiente de diversidad genética entre las poblaciones.

#### 4.5.3 Diferenciación genética de las poblaciones

##### 4.5.3.1 Distancia genética entre poblaciones

La Tabla 12 muestra los valores de identidad y distancia genética (Nei, 1972) obtenidos para las diferentes poblaciones analizadas. El rango de identidad genética varió entre 0.999 para las poblaciones de Vegaipala y Las

Hayas (*Phoenix canariensis*), y 0.529 para la población Río Palma y los individuos de *P. theophrasti*. Si sólo consideramos las poblaciones caracterizadas como *P. canariensis*, los valores de identidad genética varían entre 0.999 (Vegaipala y Las Hayas) y 0.847 entre las poblaciones de Vegaipala y La Sorrueda o Vegaipala y Acantilado de La Culata, siendo la media de identidad genética entre todas las poblaciones de palmera canaria de 0.935. Además, más del 80% de las poblaciones definidas como *P. canariensis* presentan valores de identidad genética entre ellas superiores a 0.9 (Tabla 12). Siendo las poblaciones de Las Hayas y Vegaipala las que presentan una menor identidad genética con respecto al resto de poblaciones de *P. canariensis*.

En las poblaciones caracterizadas como *P. dactylifera* el rango de identidad genética varió entre 0.806 para las poblaciones de Elche y Pasito Blanco, y 0.942 entre las poblaciones de Pasito Blanco y Gran Tarajal, siendo la media de 0.864, exhibiendo el 83% de las poblaciones de palmera datilera valores de identidad genética inferiores a 0.9 entre si.

Para las poblaciones definidas como mixtas la identidad genética entre dichas poblaciones varió entre 0.826 para las poblaciones de Río Palma y Zumacal, y 0.992 entre las poblaciones de Fataga y Tafira, siendo la media de 0.937. El 81% de las identidades genéticas entre estas poblaciones mostraron valores superiores al 0.9. Presentando la población de Maguez valores de identidad genética mayores de 0.9 con respecto a todas las poblaciones definidas como palmera canaria ( $\bar{I}= 0.933$ ), mientras que el palmeral de Río Palma exhibe una media de identidad genética con respecto a las poblaciones de palmera canaria de 0.822.

El análisis de los valores de identidad genética entre diferentes especies muestra que los valores de identidad genética entre las poblaciones de palmera canaria y palmera datilera son siempre y en todos los casos inferiores a 0.900, siendo la media de 0.706. En tanto que si analizamos los valores de identidad genética obtenidos entre las poblaciones de *P. canariensis* y las poblaciones definidas como mixtas sólo el 30% presentan valores inferiores a 0.900, siendo la media de 0.916. Finalmente, la comparación entre las poblaciones mixtas y las poblaciones de palmera datilera indica que solamente un 3.6% de estas presentan valores superiores a 0.9, siendo la media igual a 0.767 (Tabla 12).

Si comparamos las identidades genéticas exhibidas entre por isla se obtienen valores de identidad genética media que varían entre 0.761 para las poblaciones de Fuerteventura y La Gomera y 0.973 entre las poblaciones de Tenerife y La Palma. Destacando la elevada identidad genética existente entre Lanzarote y Tenerife, y Lanzarote y La Palma (0.952 y 0.964, respectivamente)

#### 4.5.3.2 Dendrograma UPGMA

A partir de los valores de la distancia genética de Nei (1972) se construyó un dendrograma UPGMA (Figura 18). Otros índices de diversidad genética (Rogers, 1972 y Nei, 1978) dieron resultados similares.

El dendrograma UPGMA claramente divide a las poblaciones en dos grandes grupos. En el primero de estos se encuentran agrupadas aquellas poblaciones caracterizadas como *P. dactylifera* (Elche, Gran Tarajal, Pasito Blanco y Hospital Materno) y los individuos de *P. theophrasti*, mientras que en el segundo grupo está constituido por todas las poblaciones de *P. canariensis* y las poblaciones mixtas (Figura 18) En este segundo grupo destaca la considerable diferenciación que exhibe la población de Río Palma (mixta) y las poblaciones de Vegaipala y Las Hayas (*P. canariensis*). Se observa una tendencia general a agruparse las poblaciones naturales de palmera canaria y mixtas por su isla de origen. Así, Acusa, La Sorrueda, Fataga y Tafira (Gran Canaria) forman un agrupación. También las dos poblaciones de La Palma (Mirca y Zumacal) constituyen un grupo al mismo tiempo que dos poblaciones, de las tres analizadas, de La Gomera tienen una elevada identidad genética y aparecen juntas en el dendrograma. No obstante, existen importantes excepciones. Una de las poblaciones de La Gomera (Tamargada) se asocia a poblaciones de Tenerife y La Palma. Mientras que las dos poblaciones analizadas de Lanzarote (Haría y Maguez) se encuentran considerablemente diferenciadas y por lo tanto separadas en el árbol (Figura 18).

Tabla 12. Distancia genética (debajo) e identidad genética (encima) de Nei (1972) entre las diferentes poblaciones estudiadas. AC: Acusa Verde, BA: Bco. Angostura, TA: Campus de Tafira, FA: Fataga, HM: Hospital Materno, LS: La Sorrueda, MAS: Maspalomas, PB: Pasito Blanco, GT: Gran Tarajal, RP: Vega de Río Palma, HA: Haría, MAG: Maguez, ACN: Acantilado Culata, RC: Rambla de Castro, HY: Las Hayas, TAM: Tamargada, VP: Vegaipala, MIR: Mirca, ZU: El Zumacal, EL: Elche, Pht: *Phoenix theophrasti*.

	<i>Phoenix canariensis</i>									Poblaciones mixtas							<i>Phoenix dactylifera</i>				Pht
	AC	LS	RC	ANC	TAM	HY	VP	MIR	ZU	BA	HA	MAG	TA	FA	RP	MAS	GT	HM	PB	EL	
AC		0.975	0.934	0.967	0.940	0.861	0.857	0.975	0.958	0.946	0.963	0.947	0.968	0.969	0.834	0.935	0.775	0.759	0.740	0.650	0.663
LS	0.025		0.926	0.967	0.942	0.854	0.847	0.970	0.952	0.963	0.971	0.939	0.983	0.992	0.910	0.938	0.788	0.769	0.719	0.661	0.639
RC	0.068	0.077		0.943	0.949	0.918	0.912	0.972	0.975	0.918	0.970	0.943	0.960	0.931	0.799	0.958	0.829	0.746	0.806	0.704	0.718
ANC	0.033	0.033	0.058		0.932	0.854	0.847	0.982	0.964	0.922	0.978	0.917	0.964	0.955	0.801	0.933	0.747	0.730	0.733	0.611	0.663
TAM	0.062	0.060	0.052	0.071		0.924	0.923	0.977	0.975	0.914	0.948	0.938	0.959	0.946	0.855	0.898	0.737	0.674	0.671	0.593	0.606
HY	0.149	0.158	0.086	0.158	0.079		0.999	0.902	0.957	0.828	0.883	0.908	0.883	0.859	0.773	0.861	0.720	0.656	0.672	0.585	0.598
VP	0.155	0.166	0.092	0.166	0.080	0.001		0.897	0.953	0.819	0.875	0.904	0.876	0.852	0.767	0.854	0.716	0.649	0.666	0.580	0.588
MIR	0.025	0.030	0.028	0.018	0.023	0.103	0.108		0.987	0.945	0.983	0.947	0.981	0.969	0.834	0.943	0.772	0.731	0.740	0.640	0.668
ZU	0.043	0.050	0.025	0.037	0.025	0.044	0.048	0.013		0.921	0.972	0.953	0.968	0.951	0.826	0.938	0.769	0.721	0.734	0.630	0.659
BA	0.055	0.037	0.085	0.081	0.09	0.189	0.200	0.057	0.082		0.958	0.944	0.959	0.972	0.916	0.959	0.841	0.812	0.791	0.737	0.703
HA	0.038	0.03	0.03	0.022	0.053	0.124	0.133	0.018	0.028	0.043		0.948	0.980	0.968	0.860	0.963	0.791	0.751	0.769	0.666	0.687
MAG	0.055	0.063	0.058	0.087	0.064	0.097	0.101	0.055	0.048	0.058	0.054		0.944	0.940	0.870	0.962	0.861	0.782	0.816	0.693	0.728
TA	0.032	0.018	0.041	0.037	0.042	0.125	0.133	0.019	0.032	0.042	0.020	0.058		0.992	0.884	0.946	0.796	0.744	0.753	0.668	0.662
FA	0.032	0.008	0.071	0.046	0.055	0.152	0.160	0.032	0.051	0.029	0.032	0.062	0.008		0.917	0.942	0.804	0.770	0.743	0.683	0.646
RP	0.181	0.095	0.224	0.222	0.157	0.258	0.266	0.182	0.191	0.088	0.150	0.139	0.124	0.087		0.848	0.774	0.736	0.628	0.665	0.529
MAS	0.068	0.064	0.043	0.070	0.107	0.150	0.158	0.058	0.064	0.042	0.038	0.039	0.055	0.060	0.164		0.905	0.850	0.888	0.764	0.781
GT	0.255	0.238	0.188	0.292	0.306	0.328	0.334	0.259	0.263	0.173	0.235	0.150	0.228	0.218	0.256	0.100		0.899	0.942	0.873	0.796
HM	0.276	0.262	0.293	0.314	0.395	0.422	0.432	0.313	0.327	0.208	0.286	0.246	0.295	0.261	0.307	0.162	0.106		0.853	0.810	0.746
PB	0.302	0.330	0.215	0.310	0.398	0.398	0.406	0.302	0.309	0.234	0.263	0.203	0.283	0.296	0.465	0.118	0.060	0.159		0.806	0.862
EL	0.431	0.414	0.351	0.492	0.523	0.536	0.545	0.447	0.462	0.305	0.407	0.366	0.404	0.382	0.408	0.269	0.136	0.211	0.216		0.619
Pht	0.411	0.448	0.331	0.411	0.502	0.514	0.530	0.404	0.418	0.353	0.376	0.317	0.413	0.436	0.636	0.247	0.228	0.293	0.149	0.480	





En esta misma línea, se puede apreciar también una agrupación de poblaciones de las islas occidentales (Tenerife, La Palma y La Gomera) y de islas las orientales (Gran Canaria, Lanzarote y Fuerteventura).

Se volvió a estimar la distancia genética entre las poblaciones analizadas, teniendo en cuenta, esta vez, la caracterización morfológica realizada, a pie de planta y con el registro fotográfico, de los individuos dentro de las poblaciones. Así, sólo se incluyeron en el análisis los individuos que habían sido asignados, en base a su morfología, a la especie de *Phoenix* predominante en cada población. De forma que los individuos que no pudieron ser asignados a ninguna de las dos especies, por carecer de caracteres morfológicos adecuados, en las poblaciones de palmera canaria y palmera datilera no eran considerados. Asimismo, en las poblaciones definidas como mixtas no se incluyeron en el análisis los individuos caracterizados como *P. canariensis* o *P. dactylifera*. Solamente en dos de las poblaciones estudiadas (Fataga y Río Palma) el número de individuos asignados a una u otra especie fue lo suficientemente alto para dividir la población en: individuos de palmera canaria e individuos de palmera datilera. De esta forma se realizó un dendrograma basado en la distancia genética de Nei (1972), que se muestra en la Figura 19. Si se compara el árbol que obtenemos con el que había obtenido al considerar toda la población (Figura 18), se aprecia que no hay grandes diferencias. Difiriendo únicamente en la posición de la población de Tafira, la cual anteriormente aparecía agrupada con la población de Fataga, mientras que en el árbol actual ambas poblaciones se han separado.

En cuanto a las poblaciones de Fataga y Río Palma, vemos que los grupos de individuos que se habían asignado a una u otra especie no se llegan a separar sino que aparecen juntos, es decir, los dos grupos de individuos que se habían definido atendiendo a su caracterización morfológica aparecen agrupados en un mismo *cluster*.

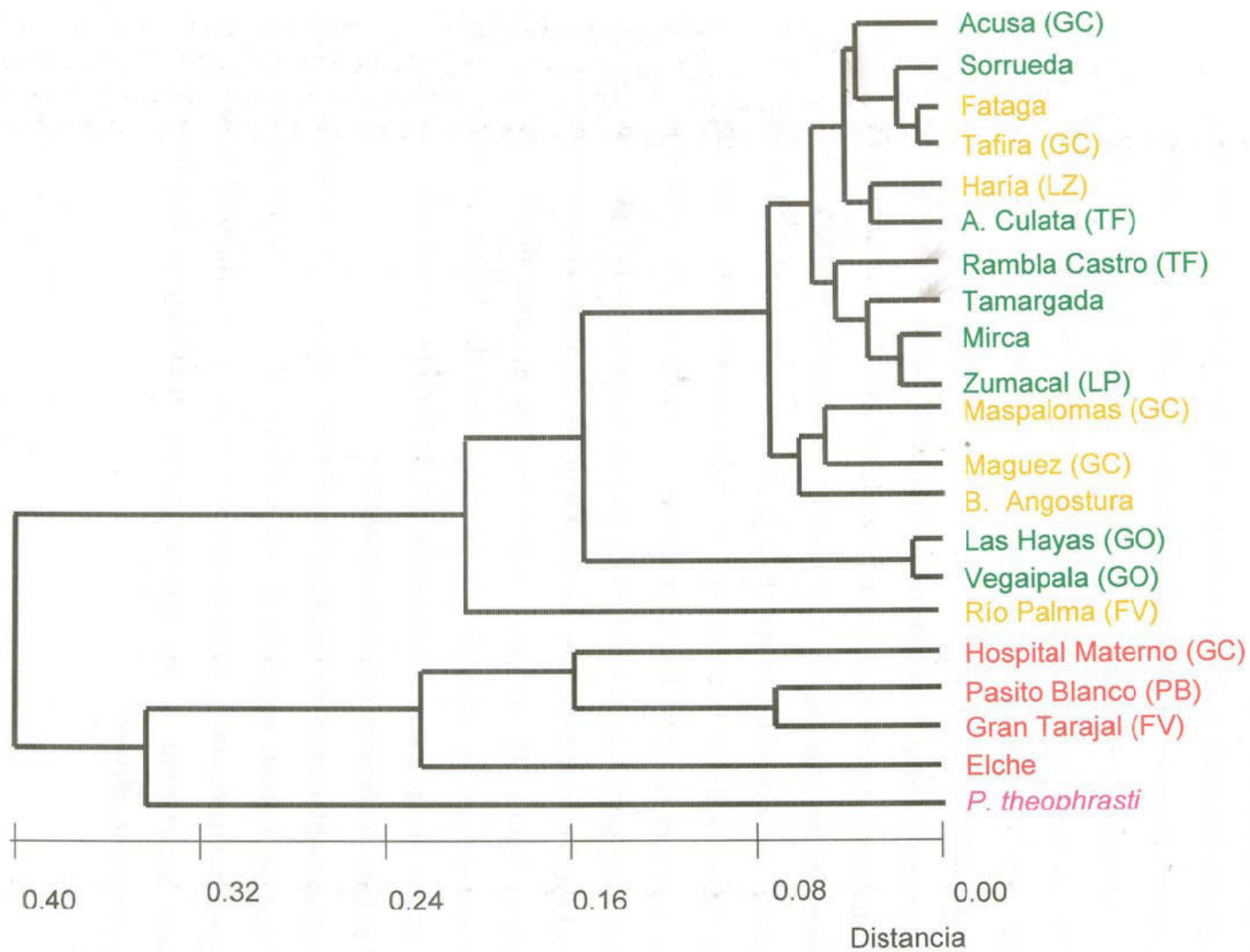


Figura 18. Dendrograma UPGMA basado en la distancia genética de Nei (1972) de las poblaciones de *P. canariensis* (verde), *P. dactylifera* (rojo) y las poblaciones mixtas (naranja). . GC: Gran Canaria, LZ: Lanzarote, FV: Fuerteventura, TF: Tenerife, GO: Gomera, LP: La Palma.

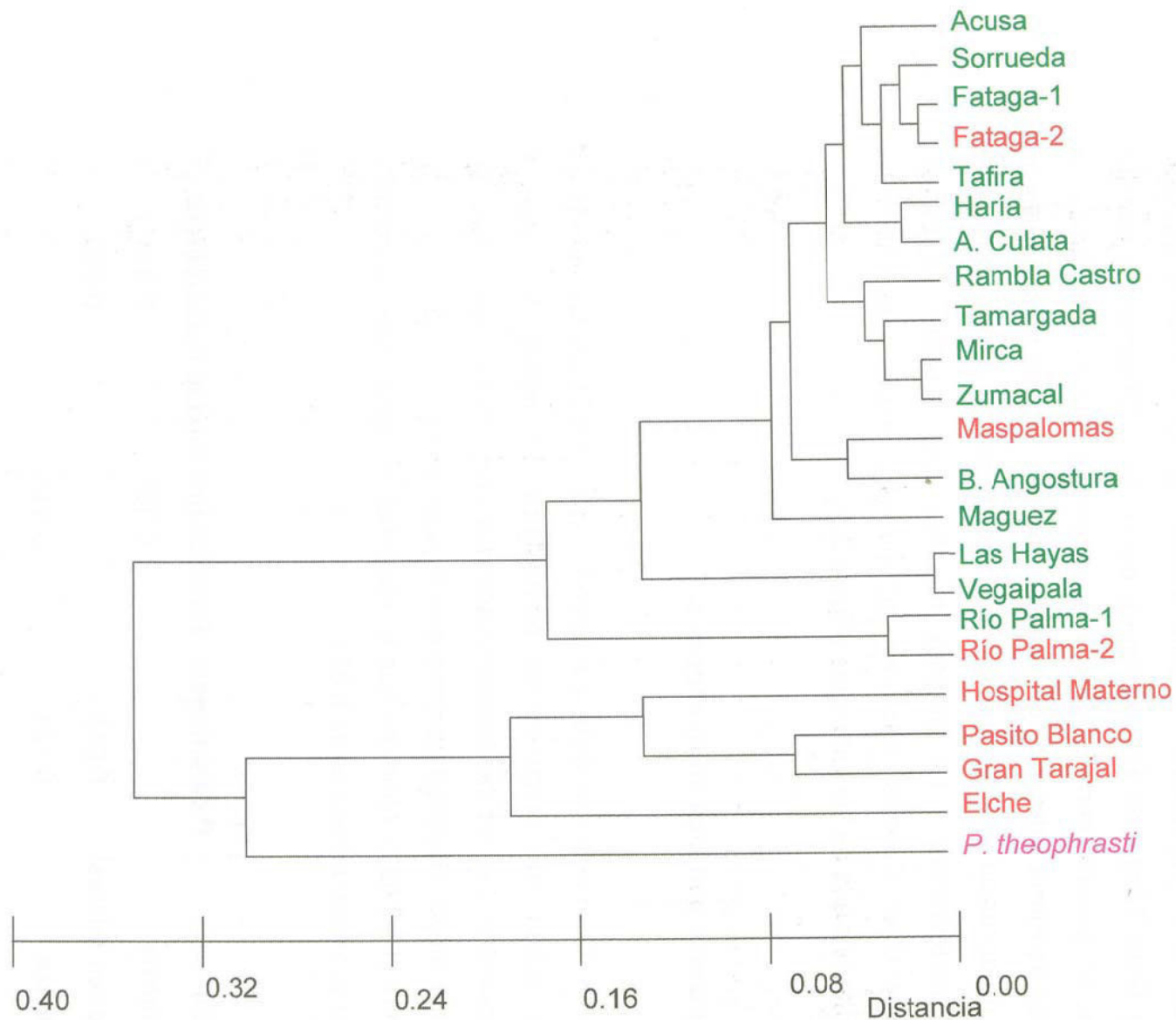


Figura 19. Dendrograma UPGMA basado en la distancia de Nei (1972) de las poblaciones considerándose, para el análisis solamente los individuos que habían sido asignados, en base a su morfología, a la especie de *Phoenix* predominante en cada población. Aquellas poblaciones (Fataga y Río Palma) donde el número de individuo de ambas especies era lo suficientemente elevado fueron divididas en por especie. **verde:** *Phoenix canariensis*, **rojo:** *Phoenix dactylifera*.

#### 4.5.3.3 Distancia genética entre islas

Cuando agrupamos las diferentes poblaciones según su isla de origen y teniendo en cuenta la caracterización taxonómica, de forma se han excluido las poblaciones de *P. dactylifera* (Hospital Materno y Pasito Blanco en Gran Canaria y Gran Tarajal en Fuerteventura) del análisis. Observamos que los resultados, en general, son similares a los obtenidos cuando estudiamos las poblaciones de forma independiente. De esta manera, en una primera división del árbol de distancia genética de Nei (1972) se separan del resto de islas las islas de Fuerteventura y La Gomera, mientras que Tenerife, La Palma, Lanzarote y Gran Canaria, aparecen agrupadas, aunque esta última se muestra diferenciada de las anteriores (Figura 20).

#### 4.5.3.4 Distancia genética entre especies

La Tabla 13 muestra la distancia genética (Nei, 1972) de los individuos agrupados según su caracterización morfológica. La matriz de distancia genética muestra que las poblaciones definidas como mixtas presentan en conjunto una mayor identidad genética con *P. canariensis* ( $I = 0.987$ ) que con *P. dactylifera* ( $I = 0.890$ ). Mientras que la identidad genética entre la palmera canaria y la palmera datilera es de 0.874.

Población	<i>P.canariensis</i>	Poblaciones mixtas	<i>P.dactylifera</i>
<i>P.canariensis</i>		0.987	0.874
Poblaciones mixtas	0.013		0.890
<i>P.dactylifera</i>	0.134	0.116	

Tabla 13. Distancia (abajo) e Identidad genética (arriba) de Nei 1972 entre *canariensis*, *P. dactylifera* y las poblaciones mixtas.

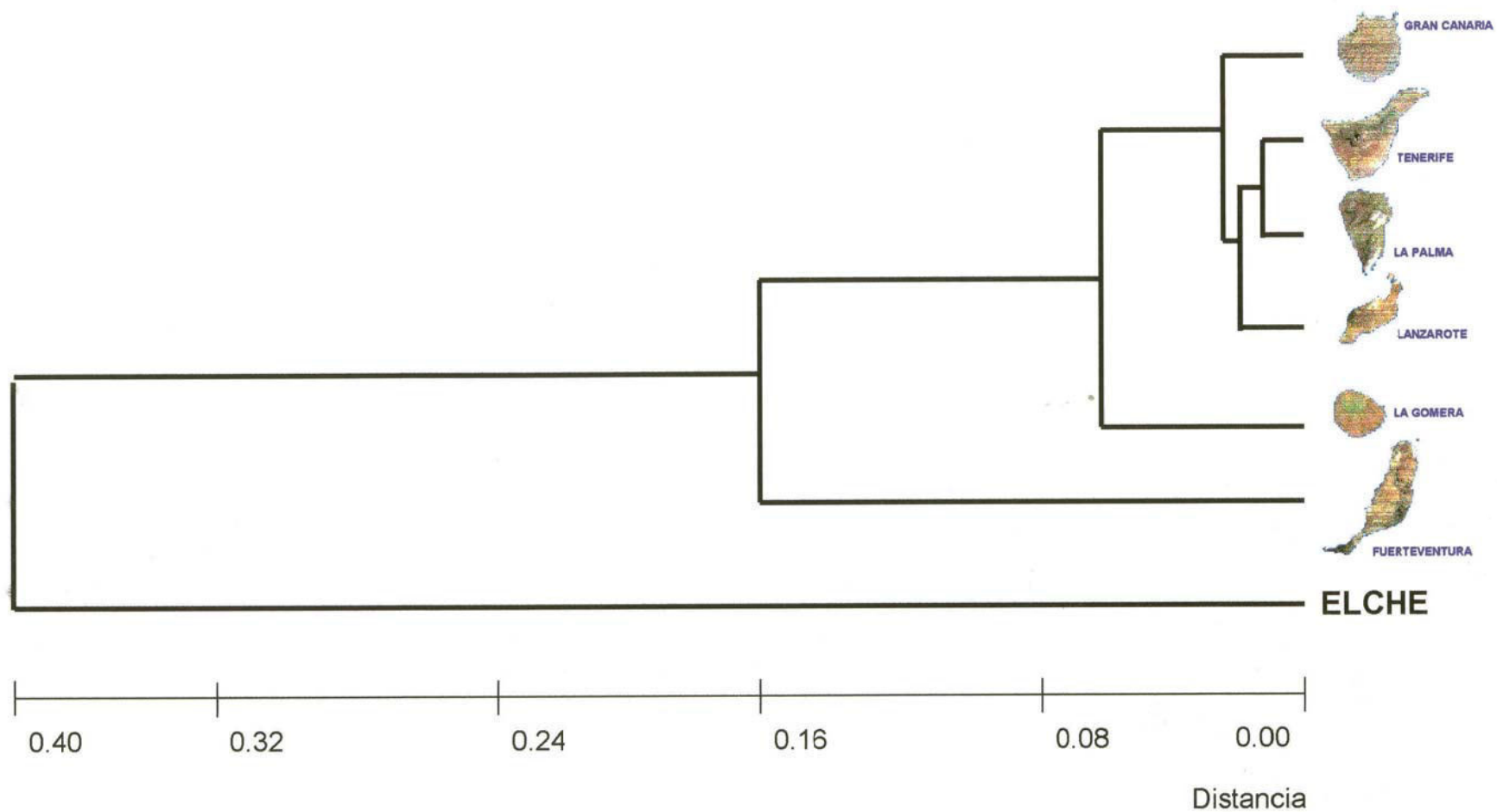


Figura 20. Dendrograma UPGMA basado en la distancia de Nei (1972) de las poblaciones analizadas agrupadas según la isla de origen.



#### 4.5.3.5 Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales principales (Figura 21) separa claramente las poblaciones de *P. dactylifera* (Elche, Gran Tarajal, Hospital Materno, Pasito Blanco) del resto de las poblaciones analizadas, las cuales se agruparon independientemente de su consideración como canarias o poblaciones mixtas, con excepción de la población de Las Hayas (La Gomera). En la representación gráfica de los dos primeros componentes, que explican el 79.01% de la varianza, todas las poblaciones analizadas a excepción de nuevo de la población de Las Hayas presentan valores positivos para el primer componente. Mientras que para el segundo componente las poblaciones de *P. canariensis* y las poblaciones mixtas presentan valores negativos, con excepción de Maspalomas, Maguez y Barranco de La Angostura, las cuales presentan valores positivos bajos ( $< 0.2$ ). En tanto que las poblaciones de palmera datilera y las muestras de *P. theophrasti* analizadas presentan valores positivos altos ( $> 0.4$ ) para este componente. De esta forma la representación gráfica de los dos primeros componentes del análisis de componentes principales nos permite separar las poblaciones de *P. dactylifera* de las poblaciones de palmera canaria y las mixtas (Figura 21).



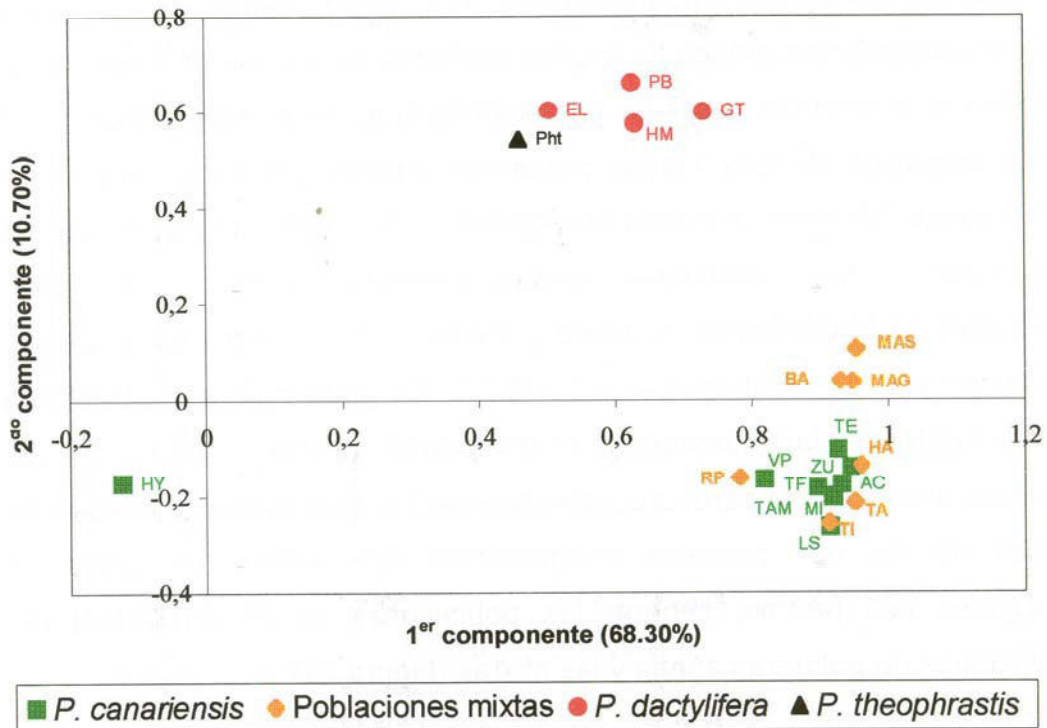


Figura 21. Análisis de Componentes Principales de las poblaciones analizadas. AC: Acusa Verde, BA: Bco. Angostura, TA: Campus de Tafira, FA: Fataga, HM: Hospital Materno, LS: La Sorrueda, MAS: Maspalomas, PB: Pasito Blanco, GT: Gran Tarajal, RP: Vega de Río Palma, HA: Haría, MAG: Maguez, ACN: Acantilado Culata, RC: Rambla de Castro, HY: Las Hayas, TAM: Tamargada, VP: Vegaipala, MIR: Mirca, ZU: El Zumacal, EL: Elche, Pht: *Phoenix theophrasti*.

#### 4.5.3.6 Coeficiente de diferenciación genética ( $F_{ST}$ )

La Tabla 14 muestra los valores de  $F_{ST}$  obtenidos para las diferentes poblaciones analizadas. Estos valores variaron en las poblaciones de *P. canariensis* entre 0.070 y para las poblaciones de Zumacal y Rambla de Castro, y 0.652 para las poblaciones de Vegaipala y Acantilado de La Culata. Siendo las poblaciones de Vegaipala y Las Hayas las que presentaban una mayor diferenciación con respecto al resto de poblaciones de palmera canaria. El valor medio de  $F_{ST}$  entre las poblaciones de palmera canaria fue igual a 0.441, lo que se considera un coeficiente de diferenciación muy alto (Wright, 1978). Entre las poblaciones mixtas la diferenciación genética fue menor que la observada entre las poblaciones de palmera canaria, variando de 0.012 (poblaciones de Fataga y Tafira) a 0.379 (poblaciones de Río Palma y Haría). Siendo la población de Río Palma aquella que presenta una mayor diferenciación genética con respecto al resto de poblaciones de mixtas (Tabla 14). El valor medio de  $F_{ST}$  entre todas las poblaciones definidas como mixtas fue de 0.160, lo que supone una diferenciación genética entre poblaciones alta (Wright, 1978). Por otro lado, los valores de  $F_{ST}$  para las poblaciones de *P. dactylifera* varió entre 0.129, para las poblaciones de Pasito Blanco y Gran Tarajal, y 0.391 entre la propia población de Pasito Blanco y la población de Elche. Es esta última población, la que presenta una mayor diferenciación con respecto. El valor medio de  $F_{ST}$  entre las poblaciones de palmera datilera se sitúa en 0.285, lo que supone, al igual que sucedía en las poblaciones de palmera canaria, una muy elevada diferenciación entre las poblaciones.

Si comparamos la diferenciación genética ( $F_{ST}$ ) entre el conjunto de poblaciones de *P. canariensis*, *P. dactylifera* y de las poblaciones mixtas (Figura 22), observamos que las poblaciones de palmera canaria y aquellas poblaciones definidas como mixtas se encuentran altamente diferenciadas ( $F_{ST} = 0.445$  y  $F_{ST} = 0.307$ , respectivamente) de las poblaciones de palmera datilera. En tanto que las poblaciones de la especie endémica y las poblaciones mixtas se encuentran entre 3 y 4 veces más relacionadas entre sí ( $F_{ST} = 0.097$ ) que con las poblaciones de la especie cosmopolita. Coincidiendo con los

Tabla 14. Valores de  $F_{ST}$  (arriba-azul) y estimación del flujo genético,  $Nm$ , (debajo-verde) entre las diferentes poblaciones estudiadas. AC: Acusa Verde, BA: Bco. Angostura, TA: Campus de Tafira, FA: Fataga, HM: Hospital Materno, LS: La Sorrueda, MAS: Maspalomas, PB: Pasito Blanco, GT: Gran Tarajal, RP: Vega de Río Palma, HA: Haría, MAG: Maguez, ACN: Acantilado Culata, RC: Rambla de Castro, HY: Las Hayas, TAM: Tamargada, VP: Vegaipala, MIR: Mirca, ZU: El Zumacal, EL: Elche.

	AC	LS	RC	ANC	TAM	HY	VP	MIR	ZU	BA	HA	MAG	TA	FA	RP	MAS	GT	HM	PB	EL
AC		0.093	0.207	0.116	0.309	0.492	0.551	0.107	0.169	0.172	0.138	0.168	0.106	0.101	0.437	0.174	0.406	0.501	0.547	0.559
LS	2.453		0.218	0.102	0.261	0.461	0.504	0.117	0.172	0.110	0.103	0.182	0.054	0.016	0.277	0.164	0.395	0.465	0.543	0.545
RC	0.959	0.897		0.161	0.228	0.314	0.373	0.092	0.070	0.193	0.088	0.141	0.110	0.174	0.433	0.089	0.288	0.437	0.420	0.469
ANC	1.909	2.191	1.302		0.403	0.614	0.652	0.032	0.135	0.218	0.067	0.222	0.101	0.122	0.501	0.153	0.405	0.544	0.580	0.583
TAM	0.560	0.707	0.846	0.371		0.439	0.456	0.145	0.154	0.348	0.254	0.255	0.185	0.223	0.480	0.316	0.506	0.672	0.668	0.657
HY	0.258	0.292	0.547	0.157	0.319		0.003	0.425	0.233	0.496	0.426	0.320	0.375	0.409	0.587	0.375	0.518	0.693	0.686	0.659
VP	0.204	0.246	0.421	0.133	0.298	95.904		0.488	0.292	0.554	0.475	0.366	0.419	0.455	0.620	0.421	0.547	0.722	0.701	0.685
MIR	2.097	1.896	2.461	7.636	1.473	0.339	0.263		0.038	0.184	0.062	0.173	0.066	0.104	0.450	0.158	0.411	0.548	0.565	0.576
ZU	1.233	1.205	3.327	1.600	1.371	0.824	0.606	6.329		0.226	0.096	0.138	0.100	0.147	0.445	0.156	0.392	0.531	0.556	0.565
BA	1.202	2.017	1.045	0.898	0.469	0.254	0.201	1.112	0.854		0.122	0.135	0.109	0.065	0.231	0.081	0.268	0.348	0.431	0.431
HA	1.564	2.172	2.578	3.476	0.734	0.337	0.277	3.776	2.343	1.794		0.153	0.059	0.095	0.379	0.099	0.382	0.491	0.510	0.540
MAG	1.238	1.122	1.529	0.875	0.730	0.532	0.433	1.193	1.558	1.602	1.000		0.153	0.153	0.320	0.081	0.253	0.391	0.395	0.476
TA	2.111	4.371	2.017	2.230	1.104	0.416	0.347	3.532	2.250	2.054	3.959	1.380		0.012	0.305	0.131	0.356	0.455	0.481	0.513
FA	2.220	15.182	1.187	1.798	0.874	0.361	0.300	2.163	1.451	3.614	2.371	1.382	21.489		0.231	0.131	0.337	0.415	0.487	0.491
RP	0.322	0.653	0.327	0.249	0.271	0.176	0.153	0.306	0.312	0.831	0.411	0.531	0.569	0.832		0.323	0.393	0.498	0.619	0.536
MAS	1.187	1.272	2.559	1.388	0.541	0.416	0.344	1.334	1.357	2.848	2.278	2.840	1.661	1.661	0.524		0.160	0.257	0.250	0.377
GT	0.367	0.384	0.619	0.367	0.244	0.233	0.207	0.358	0.389	0.682	0.405	0.740	0.452	0.492	0.386	1.309		0.155	0.129	0.226
HM	0.249	0.288	0.322	0.209	0.122	0.111	0.096	0.206	0.220	0.469	0.259	0.389	0.299	0.353	0.252	0.722	1.361		0.327	0.337
PB	0.207	0.210	0.346	0.181	0.124	0.114	0.107	0.192	0.199	0.331	0.240	0.383	0.270	0.263	0.154	0.750	1.685	0.516		0.391
EL	0.198	0.209	0.283	0.179	0.131	0.129	0.115	0.184	0.192	0.330	0.213	0.275	0.238	0.259	0.217	0.413	0.856	0.493	0.390	

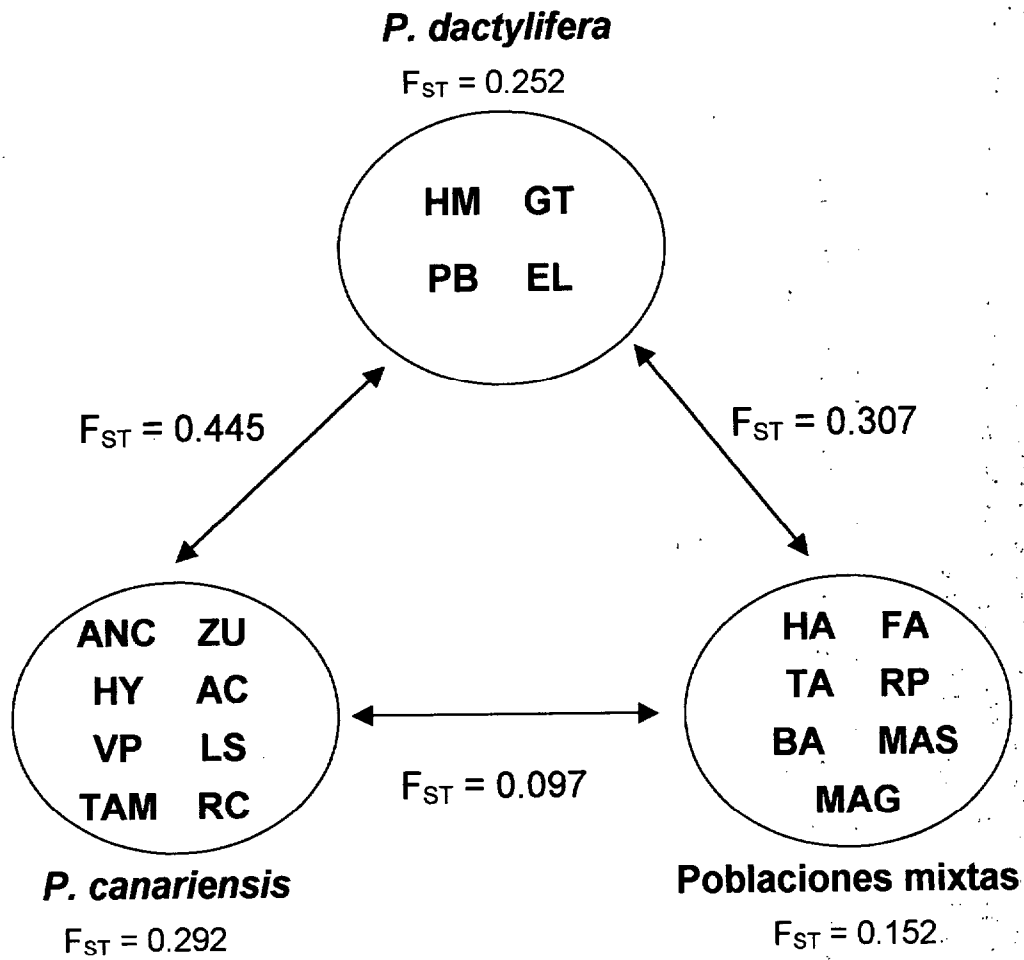


Figura 22. Diferenciación genética ( $F_{ST}$ ) entre las poblaciones de *P. canariensis*, *P. dactylifera* y las poblaciones mixtas.

resultados obtenidos mediante el dendrograma UPGMA y el análisis de componentes principales.

Llama la atención el hecho que la diferenciación genética media entre las poblaciones mixtas y las poblaciones de palmera canaria ( $F_{ST} = 0.097$ ) es menor que la diferenciación genética media encontrada entre las poblaciones canarias ( $F_{ST} = 0.292$ ). Lo que vuelve a confirmar la relación existente entre todas las poblaciones analizadas que no son palmera datilera.

#### 4.5.3.7 Aislamiento por distancia

Para determinar la existencia de aislamiento genético por distancia se estimaron los valores de  $F_{ST}$  y se relacionaron con la distancia geográfica existente entre todas las poblaciones de *Phoenix canariensis*. En las poblaciones consideradas mixtas, los individuos caracterizados como morfológicamente intermedios no fueron incluidos en el análisis. De esta forma se representaron los valores de  $F_{ST}$  frente al logaritmo de la distancia geográfica (Figura 23). El análisis de regresión de ambas variables explicaba solamente el 3.8% de la dispersión detectada y además ésta no era significativa. Por lo tanto, no existe aislamiento por distancia y otros factores deben estar influyendo en la diferenciación genética observada.

En el caso de Gran Canaria, donde se analizó un mayor número de poblaciones, se procedió de igual forma, encontrando que el análisis de regresión entre los valores de  $F_{ST}$  y el logaritmo de la distancia geográfica solo explicaba en este caso el 2% de la distribución detectada (datos no mostrados).

#### 4.5.3.8 Flujo genético entre las poblaciones

El cálculo del número de migrantes por generación, como una medida del flujo genético entre las poblaciones, reveló el gran flujo genético existente ( $Nm = 95.9$ ) entre las poblaciones de Las Hayas y Vegaipala (Tabla 14), ambas situadas en La Gomera y distantes 12.21 kilómetros. Por otro lado, las poblaciones de palmera canaria que presentaron un menor flujo genético ( $Nm = 0.133$ ) fueron los palmerales de Vegaipala y Acantilado de la Culata, los cuales se encuentran en

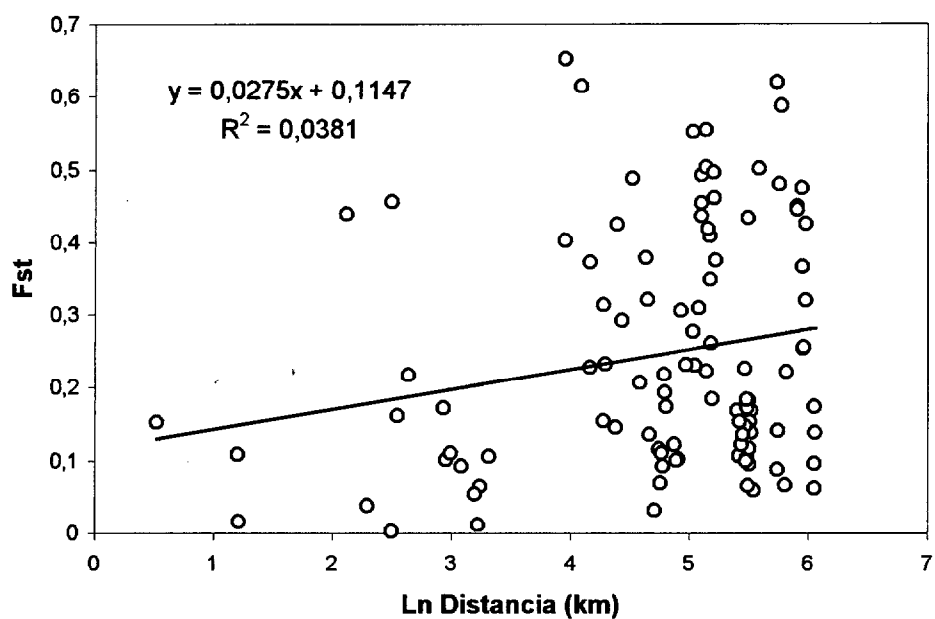


Figura 23. Representación entre los valores de  $F_{ST}$  encontrados entre las diferentes poblaciones de *P. canariensis* analizadas, frente al logaritmo de la distancia geográfica.

La Gomera y Tenerife respectivamente, separadas por 52.17 kilómetros.

Entre las poblaciones de *P. canariensis* el valor de  $Nm$  varía entre 95.90 entre las poblaciones de Las Hayas y Vegaipala, ambas poblaciones de la isla de La Gomera, y 0.04 entre las poblaciones de Mirca y Zumacal, pertenecientes las dos a la isla de La Palma. Siendo el valor medio del flujo genético entre las poblaciones de palmera canaria igual a 3.82. En tanto que la media de flujo genético entre las poblaciones de palmera canaria y aquellas poblaciones definidas como mixtas es de 1.45. Variando este valor desde 0.15 entre las poblaciones de Vegaipala (La Gomera) y Río Palma (Fuerteventura), y 15.18 entre La Sorrueda y Fataga, ambas poblaciones situadas en la isla de Gran Canaria.

Destaca también en la tabla como el valor de  $Nm$  entre las poblaciones de Fataga y La Sorrueda, que solo distan 3.36 km. es de 15.182, mientras que entre el mismo palmeral de Fataga y la población de Tafira, que se encuentran separados por 25.15 km., el número de migrantes por generación entre estas dos poblaciones es de 21.49 (1.5 veces mayor que en el caso anterior), a pesar de que la distancia entre estas dos últimas poblaciones es 7 veces mayor que entre las primeras.

#### 4.5.3.9 Coeficiente de diferenciación genética entre islas ( $F_{ST}$ )

La Figura 24 representa la diferenciación genética ( $F_{ST}$ ) encontrada entre las poblaciones de *Phoenix canariensis* y las poblaciones mixtas por islas. Destaca la fuerte diferenciación encontrada entre islas próximas, entre las islas de La Gomera y Tenerife, La Gomera y La Palma, o la detectada entre Fuerteventura y Lanzarote ( $F_{ST} = 0.315$ ,  $F_{ST} = 0.298$ ,  $F_{ST} = 0.281$ , respectivamente). Sin embargo, entre determinadas islas que se encuentran más distantes la diferenciación genética observada es menor; La Palma-Lanzarote, La Palma-Gran Canaria, Gran Canaria-Lanzarote y Tenerife-Lanzarote ( $F_{ST} = 0.117$ ,  $F_{ST} = 0.108$ ,  $F_{ST} = 0.097$ ,  $F_{ST} = 0.122$ , respectivamente).

Por islas, Fuerteventura y La Gomera son las que presentan un mayor grado de diferenciación.

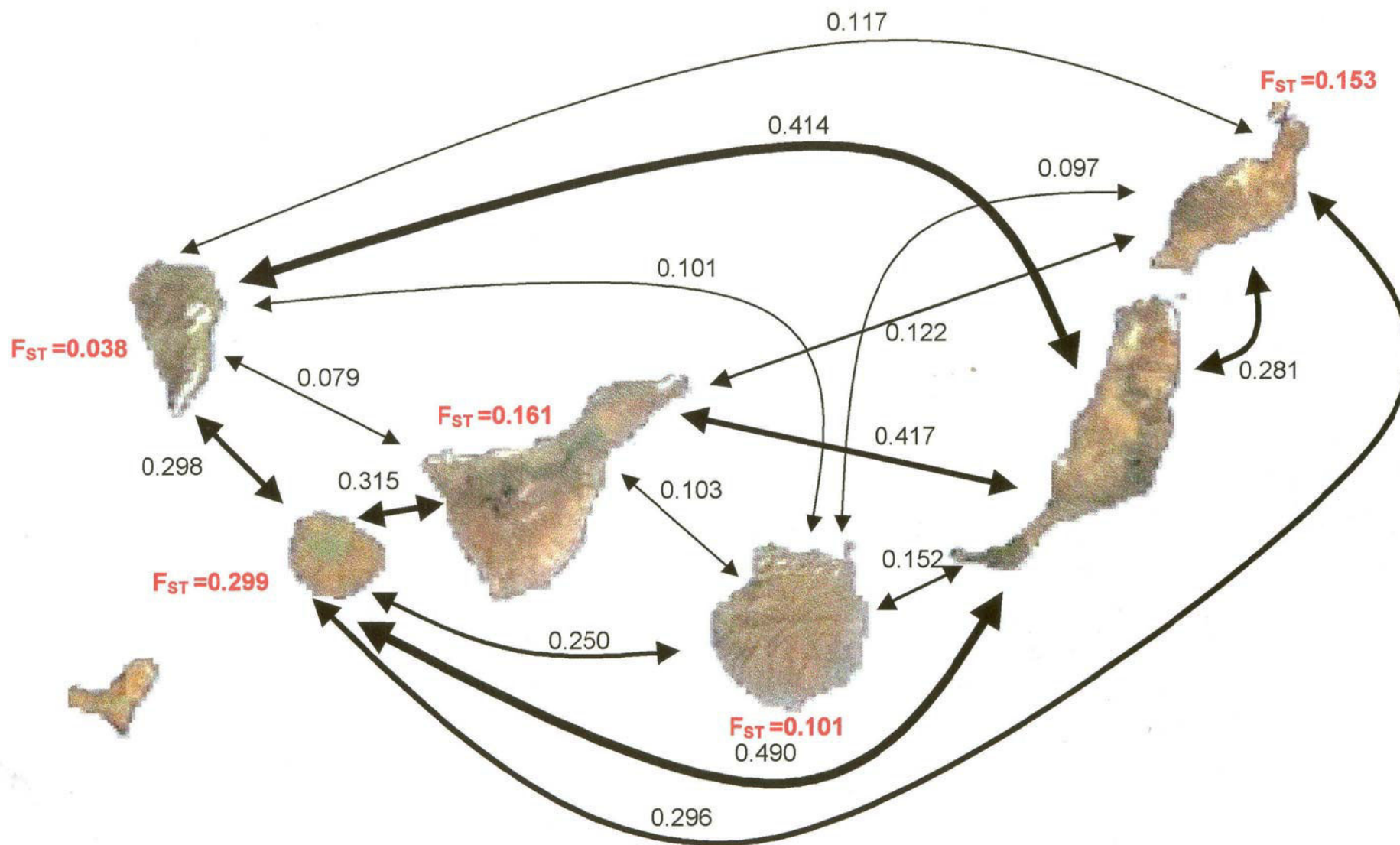


Figura 24. Valores de diferenciación genética ( $F_{ST}$ ) detectada entre los palmerales (*P. canariensis* y poblaciones mixtas) de las islas. El grosor de la flecha es proporcional a la diferenciación genética encontrada. En rojo y al lado de cada isla se muestra el valor de  $F_{ST}$  encontrado entre las poblaciones de la isla.





#### 4.5.3.10 Loci diagnósticos

No se detectó ningún locus diagnóstico que permitiera diferenciar claramente las poblaciones de *P. canariensis* y *P. dactylifera*. Pero como ya se discutió, sí se observaron alelos exclusivos de determinadas poblaciones (Tabla 15).

Locus	Alelo	Frecuencia	Población
MDH-1	C	0.975	Elche
MDH-1	E	0.900	Hospital Materno
MDH-4	A	1.000	<i>P. theophrasti</i>
PGI-3	A	0.026	Rio Palma
PGM-2	A	0.167	Elche
PGM-2	E	0.150	Hospital Materno

Tabla 15. Alelos exclusivos encontrados en la poblaciones de *P. canariensis*, *P. dactylifera* y *P. theophrasti* estudiadas.

#### 4.5.4 Estructuración genética de las poblaciones

Se seleccionaron cuatro poblaciones de *Phoenix canariensis* de diferentes islas: Acusa, Tafira, Rambla de Castro y Tamargada con el fin de analizar la estructuración espacial intrapoblacional mediante autocorrelación espacial y los F-estadísticos de Wright (1943).

#### 4.5.4.1 Equilibrio Hardy-Weinberg

Para determinar si las poblaciones se encontraban en equilibrio Hardy-Weinberg se calculó el índice de fijación ( $F_{IS}$ ) y se realizó un test de probabilidad (Haldane, 1954; Weir 1990; Guo & Thompson, 1992) en el que la hipótesis nula ( $H_0$ ) señala la existencia de unión al azar de los gametos para ese locus. En la Tabla 16 se señalan los valores de  $F_{IS}$  y el grado de significación de los mismos obtenidos para las diferentes poblaciones analizadas y en los distintos loci estudiados. En el análisis no se excluyeron aquellas poblaciones cuyas características y localización indican que no son naturales (Hospital Materno y Pasito Blanco), ya que han sido plantadas muy recientemente en sus lugares de localización: jardines del Hospital Materno Infantil y mediana de la carretera al muelle de Pasito Blanco. Se observa que todas las poblaciones presentan valores de  $F_{IS}$  significativamente diferentes de cero, lo que claramente indica que ninguno de los palmerales estudiados se encuentra en equilibrio Hardy-Weinberg. El número de loci detectados que no eran significativamente diferentes de cero varió considerablemente entre las poblaciones analizadas. En la población de Vegaipala todos los loci eran significativamente diferentes de cero, mientras que en la población de Fataga siete loci (de trece analizados) se encontraban en equilibrio Hardy-Weinberg (Tabla 16). En general, se observó que aquellas poblaciones definidas como mixtas presentaban un mayor número de loci no significativamente diferentes de cero, aunque en todas estas poblaciones el análisis global de la misma (método de Fisher) siempre se desviaban del equilibrio.

Por otro lado, y analizando loci individuales, se observa que algunos de ellos, tal como *Pgd-1* presenta un exceso de heterocigóticos ( $F_{IS} < 0$ ) en todas las poblaciones, mientras que en el locus *Pgd-2* hasta un total de 14 poblaciones se encuentran en equilibrio Hardy-Weinberg. De la misma manera, para el locus *Pgi-3* todas las poblaciones polimórficas para este locus, a excepción de la población de Elche, se encontraban en equilibrio (Tabla 16).

En la Tabla 16 podemos observar que hasta once poblaciones (Acusa, La Sorrueda, Maguez, Haría, Río Palma, Tafira, Fataga, Maspalomas, Gran Tarajal) presentan valores de  $F_{IS}$  positivos cuando se analiza toda la población, lo que indica un defecto de heterocigóticos en estas poblaciones.

Tabla 16. Test de probabilidad de desviación del equilibrio de Hardy-Weinberg, por locus y para toda la población (método de Fisher) de las poblaciones de *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera*. -: locus monomórfico; ns: no significativo; \*:  $p < 0.05$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$ .

Población	loci														Fisher
	ACO	ADH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	ME	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	6PGD-1	6PGD-2	SKDH		
Acusa	-	1.00 <sup>***</sup>	1.00 <sup>***</sup>	0.39 <sup>ns</sup>	-	-0.80 <sup>***</sup>	0.35 <sup>ns</sup>	-0.07 <sup>ns</sup>	0.17 <sup>ns</sup>	-	1.00 <sup>***</sup>	-0.47 <sup>ns</sup>	-	0.00 <sup>***</sup>	
La Sorrueda	-	1.00 <sup>***</sup>	0.43 <sup>***</sup>	0.88 <sup>***</sup>	-	-0.37 <sup>**</sup>	0.63 <sup>***</sup>	-0.10 <sup>ns</sup>	0.18 <sup>ns</sup>	-0.05 <sup>ns</sup>	-1.00 <sup>***</sup>	-0.07 <sup>ns</sup>	-	0.14 <sup>***</sup>	
R. Castro	-	1.00 <sup>***</sup>	0.40 <sup>**</sup>	0.83 <sup>**</sup>	-0.10 <sup>ns</sup>	-0.48 <sup>***</sup>	-	-	-	0.06 <sup>ns</sup>	1.00 <sup>***</sup>	-0.41 <sup>ns</sup>	0.06 <sup>ns</sup>	-0.02 <sup>***</sup>	
A. Culata	-	-	-	-	-	-0.54 <sup>ns</sup>	-	-	-	-	-1.00 <sup>***</sup>	-0.20 <sup>ns</sup>	-	-0.60 <sup>*</sup>	
Tamargada	-	-	0.66 <sup>***</sup>	1.00 <sup>***</sup>	-	-0.59 <sup>***</sup>	0.33 <sup>*</sup>	0.01 <sup>ns</sup>	-	-	1.00 <sup>***</sup>	-0.20 <sup>ns</sup>	-	0.39 <sup>***</sup>	
Las Hayas	-	1.00 <sup>ns</sup>	-0.04 <sup>ns</sup>	-	-	-0.71 <sup>***</sup>	0.50 <sup>*</sup>	-	-	-	-1.00 <sup>***</sup>	-0.16 <sup>ns</sup>	-	-0.12 <sup>***</sup>	
Vegaipala	-	-	-	-	-	-0.87 <sup>***</sup>	-	-	-	-	1.00 <sup>***</sup>	-0.61 <sup>***</sup>	1.00 <sup>***</sup>	-0.68 <sup>***</sup>	
Zumacal	-	-	0.63 <sup>***</sup>	1.00 <sup>***</sup>	0.16 <sup>ns</sup>	-0.47 <sup>**</sup>	-	-	-	-	-1.00 <sup>***</sup>	-0.26 <sup>ns</sup>	-	-0.10 <sup>***</sup>	
Mirca	-	-	0.60 <sup>***</sup>	0.77 <sup>***</sup>	-0.02 <sup>ns</sup>	-0.56 <sup>***</sup>	-	-	-	-	1.00 <sup>***</sup>	0.24 <sup>ns</sup>	-	0.05 <sup>***</sup>	
B. Angostura	-	1.00 <sup>**</sup>	0.53 <sup>***</sup>	1.00 <sup>***</sup>	-	-0.79 <sup>***</sup>	0.18 <sup>ns</sup>	-0.41 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>ns</sup>	-	-1.00 <sup>***</sup>	-0.36 <sup>ns</sup>	-	-0.01 <sup>***</sup>	
Maguez	-	1.00 <sup>***</sup>	0.64 <sup>***</sup>	0.83 <sup>***</sup>	0.87 <sup>***</sup>	-0.78 <sup>***</sup>	0.06 <sup>ns</sup>	0.08 <sup>ns</sup>	0.07 <sup>ns</sup>	-	1.00 <sup>***</sup>	-0.33 <sup>ns</sup>	-	0.05 <sup>***</sup>	
Haría	0.83 <sup>***</sup>	1.00 <sup>***</sup>	0.36 <sup>***</sup>	1.00 <sup>***</sup>	-0.03 <sup>ns</sup>	-0.47 <sup>***</sup>	0.58 <sup>**</sup>	-0.16 <sup>ns</sup>	0.73 <sup>***</sup>	0.38 <sup>ns</sup>	-1.00 <sup>***</sup>	-0.64 <sup>***</sup>	-	0.01 <sup>***</sup>	
Río Palma	0.78 <sup>***</sup>	1.00 <sup>***</sup>	0.01 <sup>ns</sup>	1.00 <sup>***</sup>	-0.03 <sup>ns</sup>	-0.40 <sup>***</sup>	0.16 <sup>ns</sup>	0.30 <sup>ns</sup>	0.55 <sup>***</sup>	0.37 <sup>ns</sup>	1.00 <sup>***</sup>	-0.04 <sup>ns</sup>	0.37 <sup>ns</sup>	0.05 <sup>***</sup>	
Tafira	-0.09 <sup>ns</sup>	1.00 <sup>***</sup>	0.24 <sup>***</sup>	0.69 <sup>***</sup>	-0.07 <sup>ns</sup>	-0.52 <sup>***</sup>	0.35 <sup>**</sup>	0.08 <sup>ns</sup>	0.59 <sup>***</sup>	-0.09 <sup>ns</sup>	-1.00 <sup>***</sup>	-0.27 <sup>ns</sup>	-	0.02 <sup>***</sup>	
Fataga	-0.03 <sup>ns</sup>	1.00 <sup>***</sup>	0.57 <sup>***</sup>	0.29 <sup>ns</sup>	-0.01 <sup>ns</sup>	-0.50 <sup>***</sup>	-0.02 <sup>ns</sup>	-0.02 <sup>ns</sup>	0.66 <sup>***</sup>	-0.05 <sup>ns</sup>	1.00 <sup>***</sup>	-0.20 <sup>ns</sup>	-	0.12 <sup>***</sup>	
Maspalomas	0.26 <sup>ns</sup>	1.00 <sup>***</sup>	0.64 <sup>***</sup>	0.52 <sup>**</sup>	0.27 <sup>**</sup>	-0.54 <sup>***</sup>	0.37 <sup>**</sup>	-0.08 <sup>ns</sup>	0.69 <sup>***</sup>	-0.09 <sup>ns</sup>	-1.00 <sup>***</sup>	0.14 <sup>ns</sup>	-0.14 <sup>ns</sup>	0.14 <sup>***</sup>	
Gran Tarajal	-	-	0.06 <sup>ns</sup>	1.00 <sup>***</sup>	1.00 <sup>***</sup>	-0.59 <sup>***</sup>	-0.18 <sup>ns</sup>	0.02 <sup>ns</sup>	1.00 <sup>***</sup>	0.68 <sup>***</sup>	1.00 <sup>***</sup>	-0.10 <sup>ns</sup>	0.14 <sup>ns</sup>	0.11 <sup>***</sup>	
Elche	-	-	0.16 <sup>***</sup>	-	0.50 <sup>*</sup>	-0.81 <sup>***</sup>	0.10 <sup>***</sup>	0.54 <sup>***</sup>	1.00 <sup>***</sup>	-0.28 <sup>ns</sup>	-1.00 <sup>***</sup>	-0.44 <sup>ns</sup>	0.25 <sup>ns</sup>	-0.08 <sup>***</sup>	

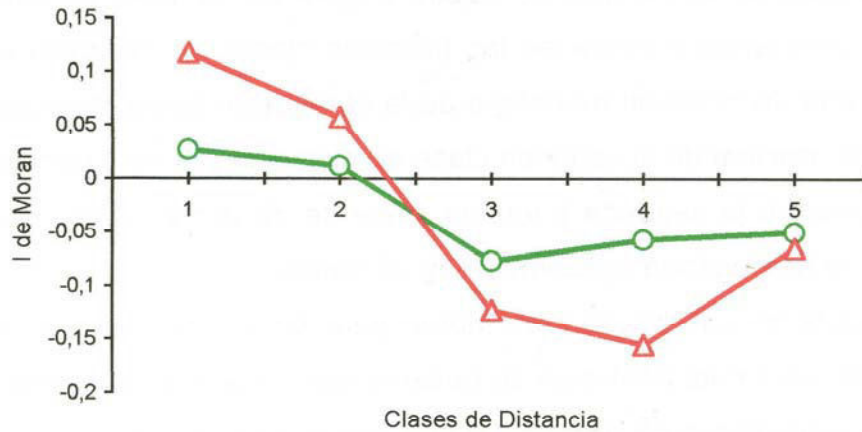
Contrariamente otro grupo de poblaciones (B. Angostura, Rambla de Castro, Acantilado de La Culata, Tamargada, Las Hayas, Vegaipala, Zumacal, Mirca y Elche) presentaban valores de  $F_{IS}$  negativos señalando un exceso de heterocigóticos en estas poblaciones.

#### 4.5.4.2 Análisis de autocorrelación espacial

La estructura espacial de la variación isoenzimática en las poblaciones de *P. canariensis* fue determinada por el índice de Moran,  $I$  (Sokal & Oden, 1978), que cuantifica la similitud genética de cada par de individuos espacialmente adyacentes con relación a la muestra de la población como un todo. Este análisis fue llevado a cabo en tres poblaciones de palmera canaria con un escaso o nulo nivel de antropización, por lo que se podrían considerar totalmente naturales. Por otro lado se incluyó en el análisis una población mixta, con elevado factor antrópico, para observar las posibles diferencias en cuanto a la estructuración de las poblaciones de distinta naturaleza.

En la población de Tamargada (La Gomera) se observó una fuerte correlación positiva en las dos primeras clases de distancias (0-96 m), la cual fue disminuyendo gradualmente hasta alcanzar valores negativos por encima de los 96 m (Figura 25). Además, el punto de corte con el eje de abscisas, que delimita el radio del área homogénea donde los individuos están genéticamente emparentados entre sí, se sitúa a 102 m aproximadamente.

En la misma figura se presenta la tabla de valores de la  $I$  de Moran para los diferentes alelos analizados, donde se han excluido aquellos de un mismo locus que presentaban información redundante (Schnabel & Hamrick, 1990). En las dos primeras clases de distancias hay hasta un total de cuatro alelos que presentan valores significativos positivos, mientras que en las tres últimas clases de distancia el número de alelos que presentan valores significativos negativos llega a nueve. En la tabla se detectan hasta cuatro alelos (*idh2-a*, *me-a*, *6pgdh2-a* y *6pgdh2-b*) que presentan correlogramas estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ ).



	Clases de Distancia				
	1	2	3	4	5
Nº Parejas	64	56	61	60	59
Límites de Distancias (m)	0-60	60-96	96-120	120-168	168-288
<b>alelo</b>					
<i>idh1-a</i>	-0.03	0.08*	-0.01	-0.06	-0.12*
<i>idh2-a*</i>	-0.02	0.17*	0.02	-0.10	-0.23**
<i>me-a**</i>	0.26*	-0.00	-0.32*	-0.23*	0.08
<i>pgi2-a</i>	-0.04	-0.04	-0.03	-0.03	0.02
<i>pgi2-b</i>	-0.05	-0.05	-0.06	0.07*	-0.04
<i>pgi2-c</i>	-0.06	-0.06	-0.05	0.05*	-0.01
<i>pgi3-b</i>	-0.05	-0.05	-0.06	0.07*	-0.04
<i>6pgdh2-a**</i>	0.21*	0.03	-0.10	-0.12	-0.16*
<i>6pgdh2-b**</i>	0.02	0.03	-0.09	-0.17*	0.05
$\bar{X}$	0.03	0.01	-0.08	-0.06	-0.05
$\bar{X}$ de alelos significativos	0.12	0.06	-0.12	-0.15	-0.06

Figura 25. Arriba: análisis de autocorrelación espacial de la población de Tamargada (La Gomera), para las primeras cinco clases de distancia, mostrando los valores medio de los alelos analizados (—○—) y los valores medios de los alelos con correlograma estadísticamente significativo (—△—). Debajo: Valores de I de Moran para los diferentes alelos analizados, mostrando el número de parejas de individuos encontrados en cada clase de distancia, los límite en metro de las diferentes clases de distancia.  $\bar{X}$ : media. \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ , \*\*\*:  $p < 0.001$ .

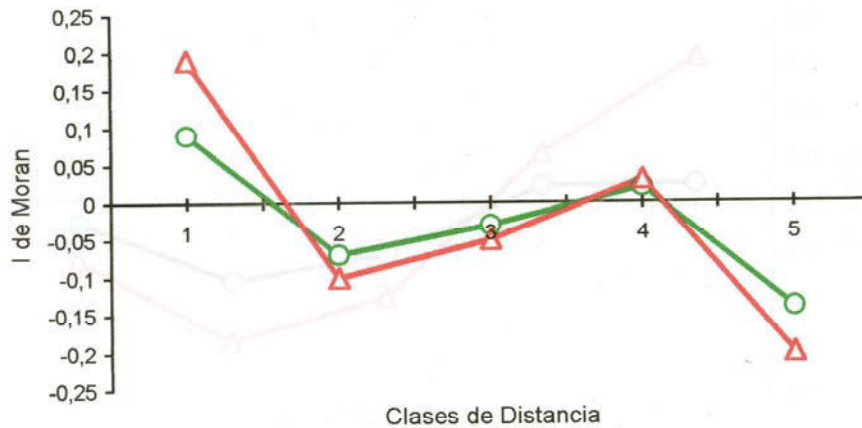
En la población de Rambla de Castro (Figura 26) también se detectó una importante correlación positiva en las primeras clases de distancia (0-79 m), denotando una disminución monótona de la correlación hasta alcanzar valores negativos por encima de la segunda clase de distancia (79 m) y cortando el eje de abscisas entre la segunda y tercera clase de distancia, lo que supone un radio del área homogénea aproximado de 90 metros.

En la tabla de valores de  $I$  de Moran para las cinco clases de distancia consideradas para esta población se observa que los alelos significativos para las dos primeras clases de distancia (*me-a*, *me-b*, *skdh-a*, *6pgdh2-a* y *6pgdh2-b*) presentan valores positivos, mientras que los alelos significativos para las dos últimas clases de distancia consideradas (*me-a*, *me-b*, *me-d*, *skdh-a*, *6pgdh2-a* y *6pgdh2-b*) presentan valores negativos. Seis de los alelos analizados presentaban correlograma estadísticamente significativo ( $p < 0.05$ ) para esta población (*me-a*, *me-b*, *me-d*, *skdh-a*, *6pgdh2-a* y *6pgdh2-b*).

Por otro lado, el análisis de autocorrelación espacial de la población de Tafira también mostraba la existencia de estructuración dentro de esta población (Figura 27). Se observó una fuerte correlación positiva para la primera clase de distancia (0-148 m), la cual iba disminuyendo a medida que aumentaba la distancia considerada entre los individuos, hasta alcanzar valores negativos a partir de los 207, siendo este el radio del área homogénea para la población.

Los alelos significativos para la primera clase de distancia (*aco-a*, *idh1-a*, *idh1-c*, *mdh1-b*, *pgi2-a*, *pgi3-a*, *pgm1-a*, *pgm2-b* y *pgm2-c*), en general, mostraron valores positivos, en tanto que ya a partir de la segunda clase de distancia los alelos significativos presentaban valores negativos (Figura 26). De esta forma, diez de los alelos analizados (*aco-a*, *aco-c*, *idh1-a*, *idh1-b*, *idh1-c*, *pgi2-a*, *pgi3-a*, *pgm1-a*, *pgm2-b* y *pgm2-c*) exhibieron correlogramas estadísticamente significativos ( $p < 0.05$ ) para la población de Tafira.

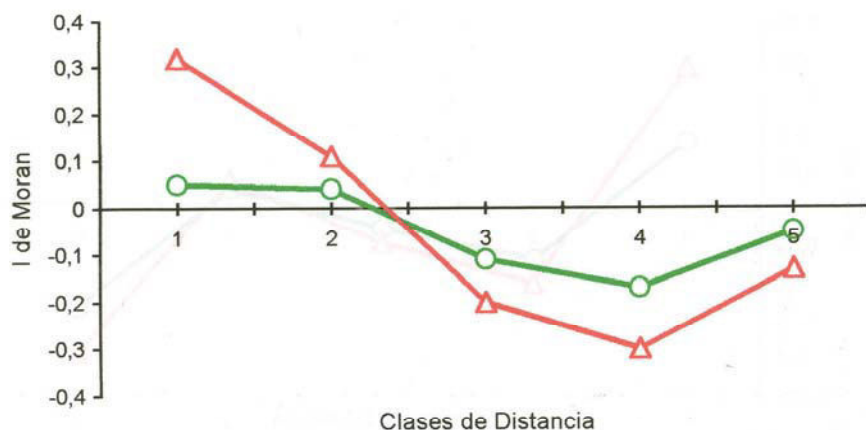
Sin embargo, en el palmeral de Acusa no se detectó la existencia de estructuración dentro de la población (Figura 28), ya que no se observó



	Clases de Distancia				
	1	2	3	4	5
<b>Nº Parejas</b>	209	206	206	207	207
<b>Límites de Distancias (m)</b>	0-148	148-259	259-333	333-481	481-740
<b>alelo</b>					
<i>aco-a</i> ***	0.10*	-0.28**	-0.08	0.23**	-0.06
<i>aco-c</i> *	0.09	-0.19**	-0.17*	0.19**	-0.01
<i>adh-b</i>	0.02	-0.13*	0.05	-0.02	-0.02
<i>idh1-a</i> ***	0.15**	-0.02	-0.11	0.17**	-0.34**
<i>idh1-b</i> **	0.03	0.03	-0.09	0.13*	-0.25**
<i>idh1-c</i> ***	0.17**	-0.10	-0.08	0.14*	-0.27**
<i>idh2-a</i>	-0.06	-0.04	-0.06	0.08	-0.06
<i>mdh1-b</i>	-0.14*	0.10*	-0.13*	0.09*	-0.02
<i>me-b</i>	-0.02	-0.05	-0.03	0.03	-0.06
<i>me-c</i>	0.03	-0.14*	0.10*	-0.02	-0.12
<i>me-d</i>	-0.01	-0.02	0.01	-0.05	-0.07
<i>pgi2-a</i> ***	0.32**	0.04	0.06	-0.13*	-0.40**
<i>pgi3-a</i> ***	0.27**	0.00	0.04	-0.08	-0.34**
<i>pgm1-a</i> ***	0.52**	0.08	-0.16*	-0.35**	-0.27**
<i>pgm2-a</i>	-0.05	-0.05	0.05	0.03	-0.10
<i>pgm2-b</i> ***	0.14**	-0.26**	0.03	-0.07	0.04
<i>pgm2-c</i> **	0.11*	-0.25**	0.06	0.07	-0.11*
<i>pgd2-a</i>	-0.08	0.00	0.02	-0.02	-0.03
$\bar{X}$	0.09	-0.07	-0.03	0.02	-0.14
$\bar{X}$ de alelos significativos	0.19	-0.10	-0.05	0.03	-0.20

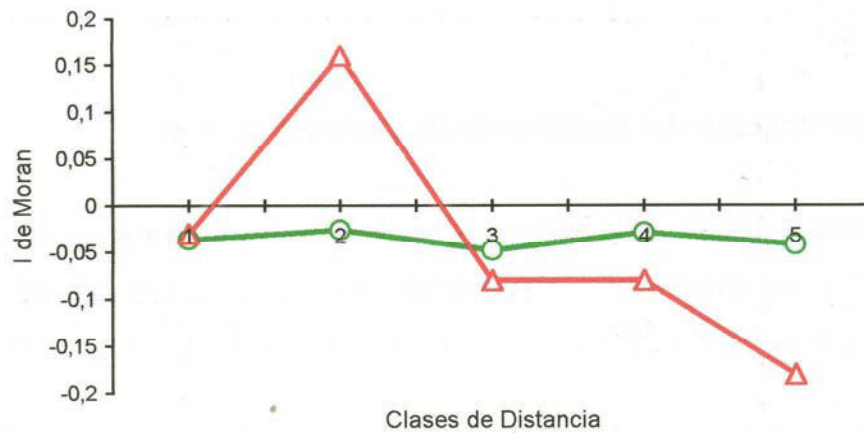
Figura 27. Arriba: análisis de autocorrelación espacial de la población de Tafira (Gran Canaria), para las primeras cinco clases de distancia, mostrando los valores medio de los alelos analizados (—○—) y los valores medios de los alelos con correlograma estadísticamente significativo (—△—). Debajo: Valores de I de Moran para los diferentes alelos analizados, mostrando el número de parejas de individuos encontrados en cada clase de distancia, los límite en metro de las diferentes clases de distancia.  $\bar{X}$ : media. \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ , \*\*\*:  $p < 0.001$ .





	Clases de Distancia				
	1	2	3	4	5
<b>Nº Parejas</b>	55	55	55	55	56
<b>Límites de Distancias (m)</b>	0-53	53-79	79-106	106-133	133-239
<b>alelo</b>					
<i>adh-b</i>	-0.02	-0.00	-0.06	-0.11	-0.02
<i>idh1-a</i>	-0.09	0.06	-0.20	-0.01	-0.04
<i>idh1-b</i>	-0.07	0.01	-0.08	-0.22	0.02
<i>idh1-c</i>	0.16	-0.00	-0.05	-0.26	-0.11
<i>idh2-a</i>	-0.34	0.16	-0.14	-0.03	-0.01
<i>mdh1-a</i>	-0.07	-0.05	0.01	-0.15	0.04
<i>mdh1-b</i>	-0.02	-0.08	-0.03	-0.12	0.04
<i>mdh1-c</i>	-0.00	-0.11	-0.15	0.07	-0.03
<i>me-a</i> **	0.20*	0.00	-0.01	-0.06	-0.32*
<i>me-b</i> ***	0.34*	0.34*	-0.07	-0.32*	-0.45*
<i>me-c</i>	-0.23	0.09	0.06	-0.09	-0.06
<i>me-d</i> **	0.11	0.16	-0.12	-0.41*	0.05
<i>pgm2-a</i>	-0.02	-0.01	0.03	-0.20	-0.02
<i>pgm2-b</i>	-0.07	0.03	-0.07	-0.06	-0.05
<i>pgm2-c</i>	0.00	-0.01	-0.14	-0.14	0.06
<i>skdh-a</i> **	0.05	0.20*	-0.11	-0.01	-0.34*
<i>6pgdh2-a</i> ***	0.42*	-0.01	-0.37*	-0.36*	0.10
<i>6pgdh2-b</i> ***	0.80*	-0.02	-0.54*	-0.65*	0.18*
<i>6pgdh2-c</i>	-0.09	0.09	-0.11	-0.05	-0.06
$\bar{X}$	0.05	0.04	-0.11	-0.17	-0.05
$\bar{X}$ de alelos significativos	0.32	0.11	-0.20	-0.30	-0.13

Figura 26. Arriba: análisis de autocorrelación espacial de la población de Rambla de Castro (Tenerife), para las primeras cinco clases de distancia, mostrando los valores medio de los alelos analizados (—○—) y los valores medios de los alelos con correlograma estadísticamente significativo (—△—). Debajo: Valores de I de Moran para los diferentes alelos analizados, mostrando el número de parejas de individuos encontrados en cada clase de distancia, los límite en metro de las diferentes clases de distancia.  $\bar{X}$ : media. \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ , \*\*\*:  $p < 0.001$ .



	Clases de Distancia				
	1	2	3	4	5
<b>Nº Parejas</b>	64	56	61	60	59
<b>Límites de Distancias (m)</b>	0-16	16-34	24-32	32-48	48-80
<b>alelo</b>					
<i>adh-b</i>	-0.03	0.14*	-0.22*	-0.08	-0.01
<i>idh1-a</i>	-0.06	-0.08	-0.13	0.08	-0.03
<i>idh1-b</i>	-0.11	-0.13	-0.05	0.06	0.01
<i>idh1-c</i>	-0.06	-0.04	-0.08	-0.05	0.01
<i>idh2-a</i>	-0.09	-0.10	0.01	0.01	-0.04
<i>mdh1-b</i>	-0.07	-0.11	-0.04	0.01	0.01
<i>me-a</i>	0.01	-0.13	-0.07	-0.02	-0.01
<i>me-b</i>	-0.05	-0.11	-0.07	0.00	0.01
<i>me-e**</i>	0.01	0.02	0.01	0.02	-0.28*
<i>pgi2-b*</i>	0.02	0.21*	-0.13	-0.14	-0.16
<i>pgi2-c**</i>	-0.11	0.26*	-0.12	-0.11	-0.10
<i>pgi3-b</i>	-0.00	0.21*	-0.16	-0.15	-0.09
<i>pgm1-a</i>	-0.04	-0.23	0.08	-0.05	0.02
<i>pgm2-b</i>	-0.07	-0.11	-0.04	0.01	0.01
<i>6pgdh2-a</i>	0.02	-0.13	-0.06	-0.02	-0.03
$\bar{X}$	-0.04	-0.03	-0.05	-0.03	-0.04
$\bar{X}$ de alelos significativos	-0.03	0.16	-0.08	-0.08	-0.18

Figura 28. Arriba: análisis de autocorrelación espacial de la población de Acusa (Gran Canaria), para las primeras cinco clases de distancia, mostrando los valores medio de los alelos analizados (—○—) y los valores medios de los alelos con correlograma estadísticamente significativo (—△—). Debajo: Valores de I de Moran para los diferentes alelos analizados, mostrando el número de parejas de individuos encontrados en cada clase de distancia, los límite en metro de las diferentes clases de distancia.  $\bar{X}$ : media. \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ , \*\*\*:  $p < 0.001$ .

correlación positiva en la primera clase de distancia. Por otro lado, tampoco se detectaron alelos positivos y significativos para esta clase de distancia (Figura 28), lo que también refleja la inexistencia de una estructuración dentro de esta población.

#### 4.5.4.3 Determinación del Coeficiente de endogamia ( $F_{IS}$ )

En la Tabla 17 podemos observar el análisis de los  $F_{IS}$  para las parcelas de las diferentes dimensiones consideradas en las poblaciones de Acusa, Tamargada y Rambla de Castro.

Unidad	Acusa	Tamargada	Rambla de Castro
20 m	$p < 0.05$	n.s.	n.s.
30 m	$p < 0.01$	n.s.	n.s.
40 m	$p < 0.001$	n.s.	n.s.
60 m	$p < 0.001$	$p < 0.05$	n.s.
80 m	$p < 0.001$	$p < 0.05$	$p < 0.01$
100 m	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$

Tabla 17. Significación del coeficiente de endogamia calculado para las diferentes unidades consideradas dentro de las poblaciones de Acusa, Tamargada y Rambla de Castro.

En esta vemos que para la población de Tamargada las parcelas inferiores a 60 metros los valores de  $F_{IS}$  no fueron significativamente diferentes de cero ( $H_0 = H_e$ ), lo cual indica que el área considerada se comporta como una unidad panmítica, todos los individuos tienen la misma posibilidad de cruzarse entre sí. Mientras que a partir de los 60 metros los valores de  $F_{IS}$  son significativamente diferentes de cero (Tabla 17). En el caso de la población de Rambla de Castro vemos que cuando consideramos parcelas de 60 metros de diámetro los valores de  $F_{IS}$  no son significativamente diferentes de cero, lo que nos indica que estamos ante una unidad panmítica, pero si consideramos parcelas de 80 y 100 metros de diámetro los valores de  $F_{IS}$  pasan a ser significativos ( $p < 0.01$  y  $p < 0.001$ , respectivamente), lo que denota que las

dimensiones de las parcelas que estamos considerando ya no se corresponden con unidades panmíticas de la población en estudio.

En la población de Acusa los diferentes diámetros de parcelas consideradas muestran valores de  $F_{IS}$  significativos independientemente del tamaño de la parcela o unidad, indicando que en ninguno de los casos estamos en presencia de una unidad panmítica.

#### 4.5.4.4 Desequilibrio gamético

La Tabla 18 muestra los resultados del test de probabilidad de desequilibrio gamético para cada par de loci en cada población. Se detectó hasta un total de 48 pares de loci que presentaban desequilibrio gamético significativo en las poblaciones analizadas. Todas las poblaciones caracterizadas morfológicamente como *P. dactylifera* y aquellas definidas como mixtas presentaban loci ligados, sin embargo sólo 4 de las poblaciones caracterizadas como *P. canariensis* (La Sorrueda, Rambla de Castro, Mirca, Las Hayas y Tamargada) mostraban pares de loci ligados, siendo las poblaciones de Río Palma y Elche las que presentaban un mayor número de loci significativamente ligados (Tabla 18).

El ligamiento de los loci *Pgi-1* y *Pgi-2* fue el más frecuentemente detectado en las poblaciones analizadas, estando presente en todas aquellas poblaciones que exhibieron desequilibrio gamético a excepción de la población de Mirca.

#### 4.5.5 Amplificación al azar de ADN polimórfico (RAPD)

##### 4.5.5.1 Búsqueda de marcadores moleculares (*screening*)

En el análisis previo para la búsqueda de marcadores moleculares para las dos especies de *Phoenix* se escogieron 6 individuos precedentes de la población de Acusa y 6 individuos de la población de Elche como muestra representativa de *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera* respectivamente. De un total de 54 cebadores ensayados, 28 no generaron ninguna banda (Tabla 19), mientras que 26 generaron productos de amplificación en alguno de los individuos analizados (Tabla 20). El número de bandas amplificadas varió entre

Tabla 18. Test de probabilidad de ligamiento entre loci para las poblaciones con desequilibrio gamético. LS: La Sorrueda, RC: Rambla de Castro, TAM: Tamargada, MIR: Mirca, HY: Las Hayas, FA: Fataga, BA: Bco. Angostura, TA: Campus de Tafira, RP: Vega de Río Palma, HA: Haría, MAG: Maguez, MAS: Maspalomas, GT: Gran Tarajal, PB: Pasito Blanco, HM: Hospital Materno, EL: Elche, ns: no significativo, \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ , \*\*\*:  $p < 0.001$ , -: no posible.

LIGAMIENTO	POBLACION															
	LS	RC	TAM	MIR	HY	BA	FA	TA	RP	HA	MAG	MAS	GT	PB	HM	EL
ACO-MDH1	-						**	ns	*			*			ns	
ACO-ME	-	-	-	-	-	-	ns	ns	**	*	-	ns	-	-	ns	-
ACO-PGI2	-						*	ns	*	ns		ns			ns	
ACO-PGM2	-	-	-	-	-	-	ns	ns	ns	***	-	ns	-	-	ns	-
ADH-IDH1	ns	ns			ns	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns			ns	
ADH-IDH2	ns	ns	-	-	-	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	-	-	ns	-
ADH-MDH1	-	ns					ns	ns		ns	ns	ns			ns	
ADH-PGI2	ns	-	-	-	-	ns	ns	ns	***	ns	ns	ns	-	ns	ns	-
ADH-PGM1	ns					ns	ns	ns	*	ns	ns	ns		ns	ns	
ADH-PGM2	ns	*	-	-	-	-	ns	ns	*	ns	-	ns	-	ns	ns	-
ADH-SKDH	-	ns							***			ns		ns	ns	
IDH1-IDH2	ns	ns	**	*	-	***	ns	*	**	ns	**	*	***	-	ns	-
IDH1-MDH1	-	ns		ns		ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns		ns	
IDH1-ME	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	-	ns	ns
IDH1-6PGDH2	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**
IDH1-PGI2	ns	-	ns	-	-	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	*	-	ns	***
IDH1-PGI3	ns	-	ns	-	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	***
IDH1-PGM1	ns	-	-	-	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	**
IDH1-PGM2	ns						ns	ns	ns	ns		ns	ns		ns	***
IDH1-SKDH	-	ns	-	ns	-	-	-	-	*	-	-	ns	ns	-	ns	**
IDH2-MDH1	-	ns		ns		ns	ns	*	*	ns		*	ns		ns	
IDH2-PGI2	*	-	ns	-	-	ns	*	ns	*	ns	ns	*	ns	-	ns	-
IDH2-PGI3	*		ns			ns	*	ns	ns	ns	*	*	ns		ns	
IDH2-SKDH	-	ns	-	-	-	-	-	-	**	-	-	ns	ns	-	ns	-

Tabla 18. (continuación).

LIGAMIENTO	POBLACION															
	LS	RC	TAM	MIR	HY	BA	FA	TA	RP	HA	MAG	MAS	GT	PB	HM	EL
MDH1-ME	-	ns	-	ns	-	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	-	-	ns	-
MDH1-PGI2	-	-	-	-	-	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	-	ns	ns
MDH1-PGM1	-	-	-	-	-	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	-	ns	ns
MDH1-PGM2	-	ns	-	-	-	-	ns	ns	ns	**	-	ns	ns	-	ns	ns
MDH1-SKDH	-	ns	-	ns	-	-	-	-	**	-	-	ns	-	-	ns	ns
ME-6PGDH2	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
ME-PGI3	ns	-	ns	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**	-	ns	ns	ns
ME-PGM1	ns	-	-	-	-	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
ME-PGM2	ns	ns	-	-	ns	-	ns	ns	ns	ns	-	**	ns	ns	ns	ns
ME-SKDH	-	ns	-	ns	-	-	-	-	ns	-	-	ns	ns	ns	ns	**
PGI2-PGI3	***	-	***	-	*	***	***	***	***	***	***	***	***	***	*	***
PGI2-PGM1	ns	-	-	-	-	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	**	ns	ns	***
PGI2-PGM2	ns	-	-	-	ns	-	ns	ns	*	ns	-	ns	*	ns	ns	***
PGI2-SKDH	-	-	-	-	-	-	-	-	***	-	-	ns	ns	ns	ns	***
PGI3-PGM1	ns	-	-	-	-	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***
PGI3-PGM2	ns	-	-	-	ns	-	ns	ns	ns	ns	-	ns	ns	ns	ns	***
PGI3-SKDH	-	-	-	-	-	-	-	-	ns	-	-	ns	ns	ns	ns	***
PGM1-6PGDH2	ns	-	-	-	-	ns	ns	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*
PGM1-PGM2	ns	-	-	-	-	-	ns	-	ns	ns	-	ns	ns	ns	ns	***
PGM1-SKDH	-	-	-	-	-	-	-	-	ns	-	-	ns	ns	ns	ns	*
PGM2-6PGDH2	-	ns	-	-	-	-	ns	-	ns	ns	-	ns	ns	ns	ns	*
PGM2-SKDH	-	ns	-	-	-	-	-	-	***	-	-	ns	ns	ns	ns	**
SKDH-6PGDH2	-	ns	-	ns	-	-	-	-	ns	-	-	ns	ns	ns	ns	ns

Tabla 19. Cebadores ensayados que no generaron fragmentos de amplificación en los individuos de *Phoenix canariensis* (Acusa) y *P. dactylifera* (Elche) analizados. Secuencia de nucleótidos (5' → 3').

CEBADOR	SECUENCIA	CEBADOR	SECUENCIA
OPM-1	GTTGGTGGCT	OPL-2	GGTGAGGTCA
OPM-3	GGGGGATGAG	OPL-3	TGGGCGTCAA
OPM-5	GGGAACGTGT	OPL-4	CCAGCAGCTT
OPM-6	GTGGGCAACT	OPL-5	GACTGCACAC
OPM-10	TCTGGCGCAC	OPL-8	ACGCAGGCAC
OPM-11	GTCCACTGTG	OPL-9	AGCAGGTGGA
OPM-12	GGGACGTTGG	OPL-11	TGCGAGAGTC
OPM-13	GGTGGTCAAG	OPL-12	ACGATGAGCC
OPM-14	AGGGTCG TTC	OPL-15	GGGCGGTACT
OPM-15	GACCTACCAC	OPL-20	AAGAGAGGGG
OPM-17	TCAGTCCGGG	OPK-4	TGGTGGACCA
OPM-19	GCTTCAGGCA	OPK-6	CCGCCCAAAC
OPN-15	CAGCGACTGT	OPN-18	TCTGTGAGG
OPN-16	AAGCGACCTG	OPL-2	AGCGAGCAAG

Tabla 20. Cebadores ensayados que generaron fragmentos de amplificación en los individuos de *Phoenix canariensis* (Acusa) y *P. dactylifera* (Elche) analizados. Productos de la amplificación del ADN obtenidos con los diferentes cebadores utilizados.

CEBADOR	SECUENCIA	NUMERO BANDAS	TAMANO FRAGMENTO (pb)
OPM-2	GTTGGTGGCT	1	600 pb 650 pb
OPM-4	GGCGGTTGTC	3	850 pb 1200 pb
OPM-7	CCGTGACTCA	2	800 pb 950 pb
OPM-8	TCTGTTCCCC	2	900 pb 1000 pb
OPM-17	TCAGTCCGGG	2	850 pb 1000 pb
OPM-19	CCTTCAGGCA	2	900 pb > 1600 pb
OPN-1	CTCACGTTGG	1	1000 pb 450 pb
OPN-3	GGTACTCCCC	3	750 pb 1100 pb
OPN-5	ACTGAACGCC	2	650 pb 1200 pb
OPN-6	GAGACGGAGA	2	500 pb 850 pb
OPN-7	CAGCCAGAG	3	300 pb 750 pb 1300 pb
OPN-10	ACA ACTGGGG	2	500 pb 1000 pb
OPN-11	TCGCCGAAA	3	750 pb 850 pb 1300 pb
OPN-12	CACAGACACC	3	1000 pb 1200 pb 1600 pb
OPN-14	TCGTGCGGGT	1	800 pb



Tabla 20 (continuación).

PRIMER	SECUENCIA	NUMERO BANDAS	TAMANO FRAGMENTO (pb)
OPN-17	CATTGGGGAG	1	650 pb
			600 pb
OPN-19	GTCCTACTG	3	1300 pb
			1400 pb
OPN-20	GGTGCTCCGT	2	1300 pb
			1400 pb
OPK-1	CATTCGAGCC	1	600
OPK-2	GTCTCCGCAA	1	600
OPK-3	CCAGCTTAGG	1	1300
OPK-5	TCTGTCCGAGG	1	1000
OPK-11	AATGCCCCAG	1	650
			600 pb
OPK-13	GGTTGTACCC	2	1000 pb
			750 pb
OPK-14	CCCGCTACAC	2	950 pb
OPK-15	CTGCTGCCAA	1	650 pb

1 y 3, con un tamaño de los fragmentos que osciló desde los 300 pb y más de 1600 pb.

De todas las bandas aparecidas, el fragmento de 900 pb generado con el cebador OPM-8 aparecía exclusivamente en los individuos de la población de Elche, mientras que en la población de Acusa no se amplificaba dicho fragmento, sino un producto de amplificación alternativo de 1000 pb (Figura 29)

Por otro lado, el fragmento de 750 pb amplificado con OPK-14 aparecía exclusivamente en los individuos de la población de Acusa encontrándose ausente en los individuos de Elche.

No obstante, en éstos últimos aparecía un fragmento alternativo de 950 pb el cual estaba ausente en los individuos de Acusa (Figura 30).

Con el fin de establecer la confirmación de los resultados obtenidos en el ensayo preliminar con ambos cebadores que presentaron bandas exclusivas para cada especie (OPM-8 y OPK-14), se analizaron un total de 221 individuos procedentes de 7 poblaciones (3 de palmera canaria, 2 de palmera datilera y 2 poblaciones mixtas). La Tabla 2 del Anexo muestra los productos de amplificación obtenidos y su frecuencia.

En la población de Tamargada el 90.2% de los individuos presentan el fragmento de 1000 pb con el cebador OPM-8, no amplificando el resto de individuos ("missing data"). Con el cebador OPK-14 el 83% de los individuos analizados presentaron la banda de 750 pb. Sin embargo, en ninguno de los individuos analizados de ésta población aparecieron los fragmentos de 900 pb y 950 pb para los cebadores OPM-8 y OPK-14 respectivamente.

En la población de Mirca el 76.5% de los individuos presentaron la banda de 1000 pb, con el cebador OPM-8, mientras que en un sólo individuo (MIR16) apareció la banda de 900 pb. Además, en dos individuos (MIR17 y MIR18) amplificaron conjuntamente los fragmentos de 900 y 1000pb (Anexo. Tabla 2).

Con respecto a OPK-14, el 47.1% de los individuos mostraban la banda de 750 pb, en tanto que el mismo individuo (MIR16), mostró el fragmento de 950 pb. Igualmente, un 33.33% de los individuos analizados presentaron ambos marcadores moleculares (MIR2, MIR4, MIR5, MIR6, MIR13 y MIR17).

Se observó que el fragmento de 900 pb generado con el cebador OPM-8 aparecía exclusivamente en los individuos de la población de Elche, mientras

que en la población de Acusa no aparecía dicho fragmento, sino un producto de amplificación alternativo de 100 pb (Figura 29).

En la población de Tafira y con el cebador OPM-8 el 84.8% de los individuos presentaron la banda que se corresponde con el fragmento de 1000 pb, un 6.52% exhibió una banda a 900 pb y un 4.34% (dos individuos; TA1 y TA2) mostró ambos fragmentos amplificados. Sin embargo, cuando observamos los productos resultantes de la amplificación con OPK-14, un 50% de los individuos exhibieron la banda de 750 pb, un 6.52% presentan el fragmento de 950 pb, y un 39.13% de los individuos manifiestan ambos fragmentos. Lo que supone unas diferencias significativas con respecto a los resultados obtenidos con el cebador OPM-8.

En cuanto a la población de Maspalomas, y con el cebador OPM-8 el 47.06% de los individuos analizados presentaron la banda de 1000 pb, un 8.8% exhibieron el fragmento de 900 pb y un 26.5% ambas bandas. Mientras que cuando realizamos la amplificación con OPK-14, el 38.2% de los individuos analizados presentaron un fragmento de 950 pb, un 20.6% manifestaron la banda de 750 pb y un 32.35% exhibieron ambos fragmentos (*Anexo. Tabla 2*).

En el análisis de la población de Gran Tarajal observamos que el 70.6% de los individuos analizados presentan para OPM-8 la banda de 900 pb y un 17.6% exhibe tanto el fragmento de 900 pb como el de 1000 pb. En tanto que en el cebador OPK-14 se observa que la totalidad de los individuos analizados presentan el fragmento de 950 pb como marcador molecular.

Los resultados del análisis de la población de Elche muestran que para OPM-8 el 100% de los individuos presentan el marcador molecular de 900 pb, y ninguno de los individuos estudiados muestra el marcador molecular presente en los individuos de palmera canaria. Igualmente, los productos de amplificación del cebador OPK-14 muestran que el 97.5% de los individuos exhiben el fragmento de 950 pb, no detectándose en esta población ningún individuo en el que apareciera la banda de 750 pb de peso molecular.

Figura 29. Perfil de RAPD de las muestras de *P. canariensis* y *P. dactylifera* amplificadas con el primer OPM-8. M: Marcador de peso molecular. 1, 2, 3 : muestras de *P. canariensis* (población de Acusa); 4, 5: muestras de *P. dactylifera* (población de Elche).

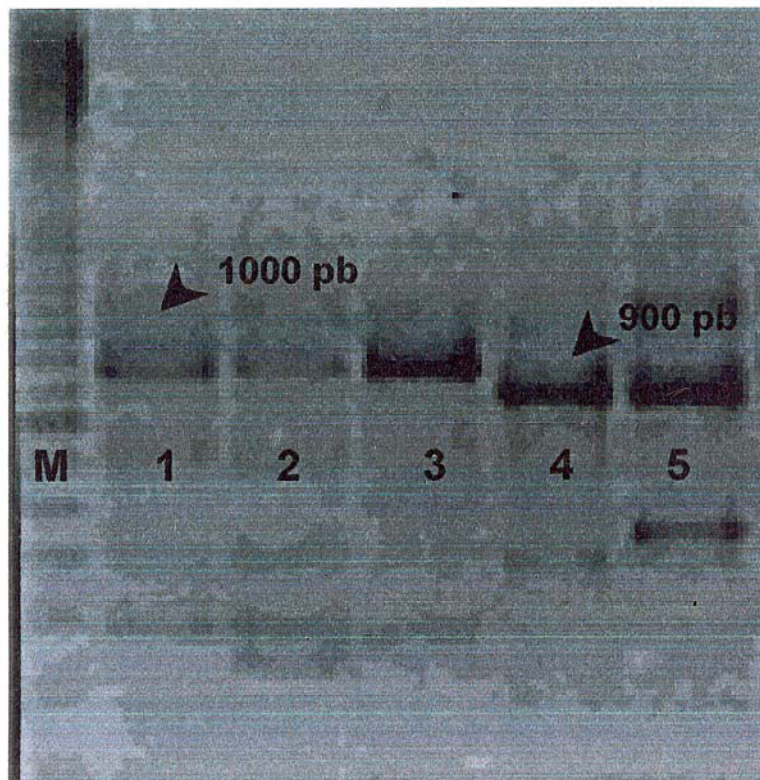
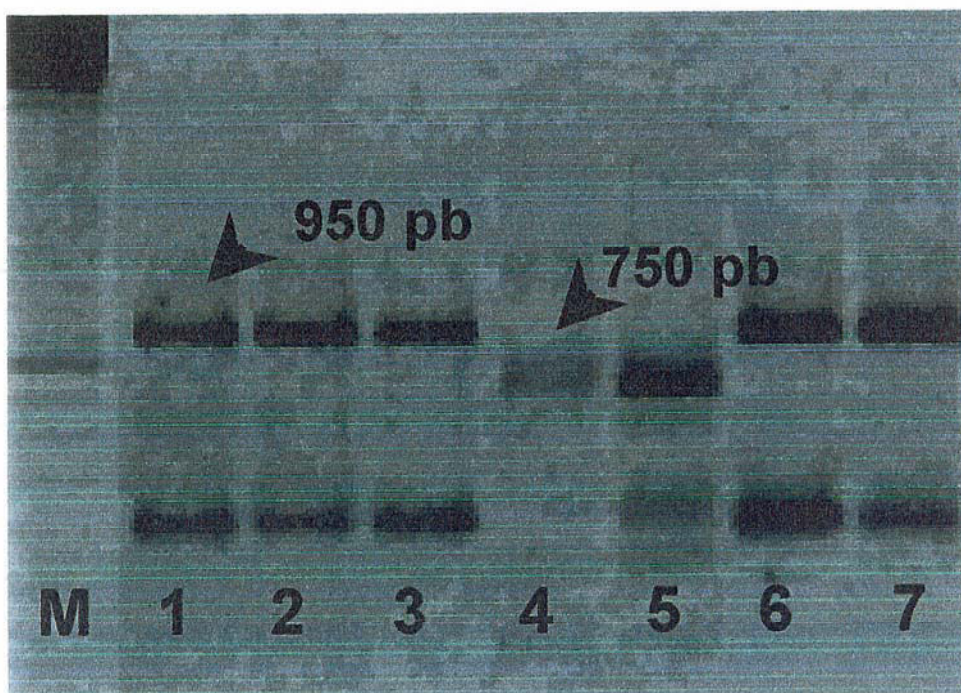




Figura 30. Perfil de RAPD de las muestras de *P. canariensis* y *P. dactylifera* amplificadas con el primer OPK-14. M: Marcador de peso molecular. 1, 2, 3, 6, 7: muestras de *P. dactylifera* (población de Elche); 4, 5: muestras de *P. canariensis* (población de Acusa).





#### 4.5.5.2 Caracterización en base a marcadores moleculares

La Tabla 21 muestra la correspondencia entre la caracterización basada en caracteres morfológicos y en los fragmentos de amplificación generados por los cebadores OPM-8 y OPK-14. Así, se observa que en Acusa, donde todo los individuos fueron caracterizado en base a marcadores morfológicos como *P. canariensis*, el 100% de estos presentaban los marcadores moleculares que hemos definido para la palmera canaria. De la misma manera en Elche y Gran Tarajal, la caracterización morfológica coincide en un 100% con la caracterización realizada en función de los maracadores moleculares. En la población de Tamargada, el 93.3% de los individuos identificados morfológicamente como palmera datilera presentaban el marcador molecular de palmera datilera, mientras que el 6.7% restante (3 individuos) no exhibían ninguno de los fragmentos utilizados como marcadores moleculares, sino una banda de 1300 pb. En la población de Mirca, interesantemente, el 70% de los individuos caracterizados como palmera canaria presentaban el marcador de la especie, mientras que el otro 30% mostraban la banda exclusiva de la especie canaria y la de la africana. Asimismo, el 71% de los individuos que fueron clasificados como morfológicamente intermedios en esta población presentaban ambos marcadores, denotando su carácter híbrido. Es sin duda en la población de Tafira donde encontramos las mayores diferencias entre la caracterización en base a los caracteres morfológicos y la caracterización mediante los marcadores moleculares descritos en el presente trabajo. Así, se observó que el 77% de los individuos que habían sido definidos como *P. canariensis* en base a su morfología se agrupaban dentro de los híbridos en el análisis molecular al presentar los dos marcadores moleculares. Sorprendentemente, todos los individuos que en esta población habían sido caracterizados previamente, a pie de planta siguiendo los caracteres morfológicos descritos para la especie (Kunkel & Kunkel, 1974), como palmera datilera presentaron el fragmento de amplificación definido como marcador de la palmera canaria. Por otro lado, en la población de Maspalomas destaca como el 68.2% de los individuos identificados como palmera datilera en base a sus caracteres morfológicos aparecen como individuos híbridos en el análisis



POBLACION	MORFOLOGIA		RAPD		
	CARACTERIZACION	%	<i>P. canariensis</i>	Híbridos	<i>P. dactylifera</i>
ACUSA	<i>P. canariensis</i>	100	100%	0%	0%
	<i>Phoenix sp.</i>	0	-	-	-
	<i>P. dactylifera</i>	0	-	-	-
ELCHE	<i>P. canariensis</i>	0	-	-	-
	<i>Phoenix sp.</i>	0	-	-	-
	<i>P. dactylifera</i>	100	0%	0%	100%
TAMARGADA	<i>P. canariensis</i>	76.9	93.3%	6.7% <sup>1</sup>	0%
	<i>Phoenix sp.</i>	23.1	100%	0%	0%
	<i>P. dactylifera</i>	0	-	-	-
GRAN TARAJAL	<i>P. canariensis</i>	0 <sup>2</sup>	-	-	-
	<i>Phoenix sp.</i>	0	-	-	-
	<i>P. dactylifera</i>	100	0%	0%	100%
MIRCA	<i>P. canariensis</i>	55.5	70%	30%	0%
	<i>Phoenix sp.</i>	44.4	28.6%	71.4%	0%
	<i>P. dactylifera</i>	0	-	-	-
TAFIRA	<i>P. canariensis</i>	72.2	23%	77%	0%
	<i>Phoenix sp.</i>	22.2	50%	50%	0%
	<i>P. dactylifera</i>	5.5	100%	0%	0%
MASPALOMAS	<i>P. canariensis</i>	14.7	60%	40%	0%
	<i>Phoenix sp.</i>	20.6	14.3%	71.4%	14.3%
	<i>P. dactylifera</i>	64.7	18.2%	68.2%	13.6%

Tabla 21. Correspondencia entre la caracterización en base a caracteres morfológicos y marcadores moleculares (OPM-8 y OPK-14). <sup>1</sup>: individuos con banda de 1300 pb, <sup>2</sup>: en los individuos analizados mediante RAPD.

molecular. En general, en aquellas poblaciones donde se han identificado individuos de las dos especies, y donde existe un mayor abanico de individuos morfológicamente intermedios entre ambas especies, son las poblaciones donde mayor diferencia se observa en la asignación de individuos a una u otra especie según caracteres morfológicos o marcadores moleculares (OPM-8 y OPK-14).

Para determinar de forma significativa la relación existente entre caracteres morfológicos y los marcadores moleculares obtenidos mediante RAPD en la asignación de individuos a una u otra especie, se calculó el porcentaje de similitud existente entre los resultados originados por los dos métodos de caracterización para cada uno de los individuos analizados (Tabla 22).

Cuando consideramos todas las poblaciones analizadas vemos que la mayor relación se obtiene cuando comparamos los resultados provienen del análisis morfológico y los datos de los marcadores moleculares obtenidos con el cebador OPM-8 (77%). Mientras que si comparamos los marcadores morfológicos con los marcadores moleculares que se manifiestan con OPK-14 la correlación disminuye al 74%.

En tanto que la correlación existente entre los marcadores moleculares de los dos cebadores (OPM-8 y OPK-14) utilizados es del 76%.

Cuando tenemos en cuenta la información que nos proporcionan ambos cebadores, de forma que si se amplifica en uno de los cebador el marcador de la especie canaria y con el otro cebador obtenemos el marcador de la especie africana, entonces ese individuos se considera que como "híbrido", de la misma manera, si para un individuo los resultados obtenidos con un cebador indican que dicho individuo es "híbrido", mientras que con el otro cebador solo obtenemos el marcador de una de las especies, entonces este individuo también es considerado como "híbrido". Entonces la correlación entre la caracterización morfológica y la caracterización basada en marcadores moleculares es del 75%.

Por lo que parece que los resultados de la amplificación obtenidos con OPM-8 se ajustan en mayor medida a la observaciones morfológicas que los resultados obtenidos con OPK-14.

**CORRELACION**

<b>POBLACION</b>	<b>MORFOLOGIA - RAPD</b>	<b>MORFOLOGIA - OPM8</b>	<b>MORFOLOGIA - OPK14</b>	<b>OPM8 - OPK14</b>
<b>ACUSA</b>	100.00	100.00	100.00	100.00
<b>ELCHE</b>	100.00	100.00	100.00	100.00
<b>MASPALOMAS</b>	34.62	27.59	45.16	30.77
<b>TAFIRA</b>	27.78	61.11	17.65	41.18
<b>TAMARGADA</b>	88.00	88.00	88.00	100.00
<b>GRAN TARAJAL</b>	100.00	100.00	100.00	100.00
<b>MIRCA</b>	78.57	62.50	66.67	64.29
<b>TOTAL:</b>	<b>75.57</b>	<b>77.03</b>	<b>73.93</b>	<b>76.61</b>

Tabla 22. Correlación encontrada entre los diferentes métodos de caracterización taxonómica (morfología y RAPD) para las poblaciones estudiadas mediante RAPD.

#### 4.5.5.3 Dendrograma UPGMA (Nei, 1972)

Sobre la base de la caracterización taxonómica basada en marcadores moleculares de las poblaciones analizadas mediante RAPD: Acusa, Tamargada, Tafira, Mirca, Maspalomas, Gran Tarajal y Elche, se determinó la distancia genética de Nei (1972) entre todas las poblaciones analizadas para construir los dendrogramas UPGMA basados en estas distancias, (Figura 31). El dendrograma obtenido muestra como los individuos, caracterizados en base a los marcadores moleculares, como *P. canariensis* de la población de Maspalomas, aparece agrupado con poblaciones de palmera canaria y que se ha separado del grupo de individuos caracterizados como *P. dactylifera* de la misma población. El cual aparece en el árbol asociado con las poblaciones de palmera datilera.

Por otro lado también llama la atención en el cluster, el hecho de que los dos subgrupos caracterizados en la población de Tafira como *P. canariensis* (TA-750: banda de 750 pb) y como híbridos (TA-750/950: bandas de 750 y 950 pb) aparecen juntos en el árbol. Igualmente los grupos de individuos definidos en la población de Maspalomas como palmera canaria (MAS-750: banda de 750 pb) y híbridos (MAS-750/950: bandas de 750 y 950 pb) también aparecen en el mismo cluster no llegándose a separar. Sin embargo los grupos taxonómicos caracterizados en la población de Mirca como *P. canariensis* (MIR-750: banda de 750 pb) e híbridos (MIR-750/950: bandas de 750 y 950 pb) si aparecen separados en el árbol filogenético, estando el grupo MIR-750 (marcador canario) más cercano a la parte superior del cluster.

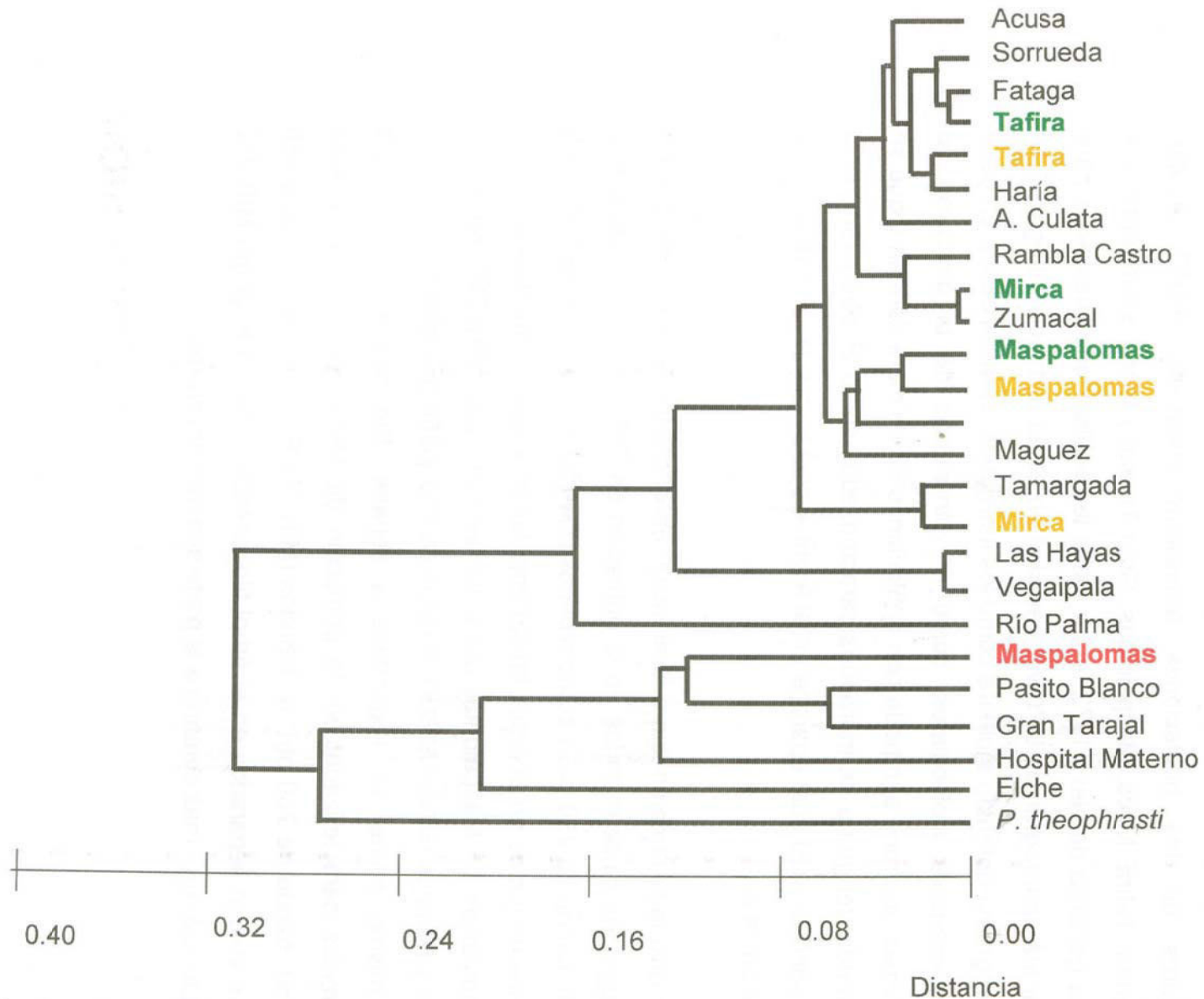


Figura 31. Dendrograma UPGMA basado en la distancia de Nei (1972) en el que los individuos de las diferentes poblaciones analizadas mediante RAPD fueron agrupados según el marcador molecular que presentaran. Verde: 1000 pb / 750 pb, naranja: 900 pb, 100pb / 750pb, 950 pb, rojo: 900 pb/ 950 pb.

## V. DISCUSION



## 5.1 INTERPRETACIÓN GENÉTICA DE LOS ZIMOGRAMAS

La interpretación genética de los zimogramas constituye uno de los aspectos más relevantes para poder alcanzar unos resultados coherentes en el análisis isoenzimáticos. En general, la interpretación realizada en ambas especies de *Phoenix* coincide con las establecidas por otros autores. Torres & Tisserat (1980), Bennaceur *et al.* (1991) y Booij *et al.* (1995) identificaron el mismo número de loci para la alcohol deshidrogenasa (Figura 7) y la shiquímico deshidrogenasa (Figura 15) en *P. dactylifera*, que los detectado en el presente trabajo. Así mismo, la existencia de dos loci en la Fosfoglucomutasa (Figura 10) concuerda con los trabajos anteriores realizados por Sosa *et al.* (1998) en *P. canariensis* y *P. dactylifera*. Sin embargo, otros autores (Torres & Tisserat, 1980; Bennaceur *et al.*, 1991) sólo detectan un locus en *P. dactylifera* para este sistema enzimático. La presencia de un alelo nulo en el locus *Pgm-1* en poblaciones de palmera datilera analizadas por esos últimos autores podría explicar las diferencias observadas.

Por otro lado, otras interpretaciones no coinciden con las descritas por otros autores. Torres & Tisserat (1980), Booij *et al.* (1995) y Sosa *et al.* (1998) detectan únicamente la presencia de dos loci para la PGI, mientras que nosotros detectamos tres loci que fue interpretado como la existencia de una duplicación (Figura 9) en este sistema enzimático. Duplicaciones similares, y en el mismo sistema enzimático se han descrito en otras especies vegetales (Gottlieb, 1983). Además, esta interpretación se ve apoyada por la existencia de un fuerte de desequilibrio gamético encontrado entre estos loci (*Pgi-2* y *Pgi-3*), lo cual es un indicativo, que probablemente se encuentran próximos y en un mismo cromosoma. Finalmente, Sosa *et al.* (1998) detectaron un único locus monomórfico para la enzima málico mientras que en el presente trabajo hemos detectado hasta cinco alelos para este locus. Probablemente el mayor tamaño muestral del presente trabajo explicaría la diferencia de resultados detectada. De hecho, Purdy & Bayer (1996) detectaron polimorfismo para este locus en *Achillea millefolium ssp. megacephala*.



Según nuestros conocimientos es la primera vez que se analizan en *P. canariensis* y *P. dactylifera* las enzimas aconitasa y malato deshidrogenasa, detectándose en éstas uno y tres loci, respectivamente. Estos resultados coinciden en el número de loci detectados en estudios realizados en otras especies vegetales (Purdy & Bayer, 1996; Shapcott, 1998; Kephart, 1990).

Igualmente a la existencia de una misma enzima con diferentes estructuras cuaternarias (monómero y dímero) se ha descrito también en glutamato oxalacetato transaminasa (GOT) de *Phoenix dactylifera* (Torres & Tisserat, 1980).

## 5.2 NIVEL DE DIVERSIDAD GENÉTICA

Uno de los principales condicionantes de la detección del nivel de diversidad genética de las poblaciones naturales es el tamaño muestral de las mismas, ya que existe una relación directa entre el número de individuos analizados y la diversidad genética (Ellstrand & Elam, 1993), siendo el número medio de alelos por locus, el índice que más se ve afectado por el tamaño muestral.

El número de individuos analizados por población se encuentra en la zona de estabilización de la curva de tendencia del número medio de alelos por locus (Figura 16), y por lo tanto un aumento del tamaño muestral en estas poblaciones no supondría un incremento significativo de la diversidad genética observada. La población del Acantilado de La Culata (Tenerife) es la única que se sitúa por debajo de esta zona de estabilización, lo cual nos indica que probablemente la escasa diversidad genética detectada en ésta población es debido al tamaño muestral, y muy posiblemente los niveles de diversidad genética de esta población sean en realidad mayores de los detectados.

El nivel de diversidad genética de una especie depende de varios factores tales como su biología reproductiva, tipo de cruzamiento (autofecundación o reproducción cruzada), o dispersión de polen y semillas (por el viento, por animales, por insectos, por gravedad). También influye si la planta es perenne o anual, del porte de la misma, si es arbórea o arbustiva, y de la distribución de

la especie, es decir, si está ampliamente distribuida o si presentan una distribución restringida (endémica) (Frankel *et al.*, 1995; Hamrick & Godt, 1990). *Phoenix canariensis* es una especie monocotiledónea, endémica, con una reproducción cruzada mediada por el viento y al mismo tiempo perenne. Con estos antecedentes esperaríamos disponer de unos niveles de diversidad genética considerables (Hamrick & Godt, 1990), quizás un tanto atemperados por su reducida distribución natural. Sin embargo, los resultados medidos a través de los distintos índices (Tabla 8), muestran que las poblaciones de palmera canaria analizadas presentan un grado de diversidad genética superior a los niveles descritos para especies de forma de vida similar (Hamrick & Godt, 1990). Igualmente, superan los niveles encontrados en otras especies de la familia Araceae como *Pinanga aristata*, *P. brevipes*, *P. dumetosa*, *P. tenella*, *P. vetichii* (Shapcott, 1999); *Carpentaria acuminata* (Shapcott, 1998) y *Washingtonia filifera* (McClenaghan & Beauchamp, 1986). Estos resultados coinciden con los encontrados por varios autores (Francisco-Ortega *et al.*, 2000; Batista *et al.*, 2000; Sosa, 2001) en los cuales se describe que las especies vegetales endémicas de la Región Macaronésica presentan unos niveles de variabilidad genética superiores a los detectados en otras islas oceánicas.

Francisco-Ortega *et al.* (2000) consideran que ésta elevada diversidad genética puede deberse a diferentes circunstancias. Por un lado, las especies macaronésicas pueden ser representantes de viejos linajes que se refugiaron en la región durante los periodos de glaciación y desertificación ocurridos en Europa y Norte de Africa después del Mioceno. Dada las considerables edades geológicas de algunas islas, que oscilan entre 20 millones de años para Fuerteventura y 7500.000 años para el Hierro (Carracedo, 1984, 1994), la variación genética encontrada mediante isoenzimas aumentaría con el tiempo a través de mutaciones u otros procesos, y por lo tanto aquellos taxones más antiguos serían más diversos (Writter & Carr, 1998; Francisco-Ortega, *et al.*, 2000). Sin embargo, algunas citas históricas (Reyes- Betancort *et al.*, 1999) indican la gran escasez de vegetación (incluyendo palmerales) en islas antiguas como Lanzarote. Además, las filogenias moleculares establecidas en otras especies macaronésicas muestran que la mayoría de sus endemismos ocupan posiciones derivadas de sus parientes mediterráneos (Francisco-

Ortega *et al.*, 2000). Por ello, posiblemente la palmera canaria no parece ser una especie ancestral. Por otro lado, se ha descrito que *P. canariensis* podría proceder de un proceso de especiación reciente de *P. dactylifera* (o un ancestro común) ampliamente distribuido en el Norte del continente Africano (Morici, 1998). Además, la filogenia establecida tanto en base a caracteres morfológicos como a marcadores moleculares (secuencias espaciadoras 5S) por Barrow (1998) muestra que ambas especies se encuentran estrechamente relacionadas.

Precisamente, la reciente especiación de un progenitor ampliamente distribuido, como *P. dactylifera* o similar, podría explicar la elevada diversidad genética encontrada en la palmera canaria como se ha descrito ampliamente por diversos autores en especies relacionadas (Gottlieb, 1973; Crawford & Smith, 1982; Crawford *et al.*, 1985; Loveless & Hamrick, 1988; Pleasants & Wendel, 1989; Pudry & Bayer, 1996;). En este sentido, una especie recientemente derivada presentaría las siguientes características: Primero, una menor diversidad genética que su progenitor, como muestran los resultados del presente trabajo (Tabla 9). Segundo, albergaría una parte de la diversidad alélica encontrada en el progenitor con pocos o ningún alelo exclusivo. Esto se manifiesta en el análisis de la diversidad genética por locus de las poblaciones de palmera canaria y palmera datilera, donde se observa que el número de alelos detectados para todos los loci estudiados en *P. canariensis* es siempre igual o menor a los observados en *P. dactylifera*. Tercero, una alta similaridad genética con el taxon progenitor (Gottlieb, 1973; Crawford & Smith, 1982; Crawford *et al.*, 1985; Loveless & Hamrick, 1988; Pleasants & Wendel, 1989), lo cual también se cumple entre ambas especies de *Phoenix*. De hecho, la especie endémica de Canarias presenta una menor diversidad genética que la especie cosmopolita, y se ajusta igualmente a lo descrito para otras especies con localización estrecha en relación con sus congéneres ampliamente distribuidos (Hamrick & Godt, 1990). A esto se une la circunstancia de que ambas especies de *Phoenix* hibridan de forma natural (Kunkel & Kunkel, 1974; Ceballos & Ortuño-Medina, 1976; Montesinos, 1979; Delgado, 1986; Morici, 1998; Niebla-Tome, 1990; Del Cañizo, 1991; Naranjo & Cardona, 1995) y como se ha descrito con anterioridad presentan un conjunto importante de caracteres morfológicos comunes, lo cual constituye un argumento más a favor de que la

palmera canaria y la palmera datilera han divergido recientemente, y no han tenido tiempo de crear mecanismos de aislamiento reproductor precigóticos.

Otra posible explicación a la alta diversidad genética observada en el endemismo Canario, no excluyente con la anterior, es que éste se originó por múltiples introducciones del taxon continental (Francisco-Ortega *et al.*, 2000). A ello se une, las posibles fluctuación en la distribuciones históricas o en la diversidad de hábitat de *Phoenix canariensis*, lo cual estaría en concordancia con las múltiples citas históricas de la amplia distribución original de la palmera canaria en el archipiélago (Oliva-Tacoronte, 1985; González-Henríquez *et al.*, 1986; Morici, 1998). De forma similar Karron *et al.* (1988) encuentran una alta diversidad genética en *Astragalus* (Fabaceae) debido a las fluctuaciones históricas que han sufrido las poblaciones de esta especie.

Además, la alta variabilidad ecológica y morfológica que parece existir en la palmera canaria (Quintero, 1985; Morici, 1998) apoyaría la gran variabilidad genética detectada electroforéticamente.

Finalmente, las especies endémicas con distribución restringida pero localmente comunes, como es el caso de la palmera canaria, se asemejan más a sus congéneres ampliamente distribuidos, en cuanto a los caracteres ecológicos y a la variabilidad genética (Holsinger & Gottlieb, 1991), lo cual parece ser para *Phoenix canariensis*.

Sin embargo, la diversidad genética encontrada en las poblaciones de *Phoenix dactylifera* analizadas es menor que la descrita por otros autores en poblaciones cultivadas (Bennaceur *et al.*, 1991). En este sentido, las poblaciones de palmera datilera analizadas en este trabajo proceden en su mayoría de la región mediterránea (Elche y Alicante) y posiblemente de viveros o empresas de jardinería que las han obtenido igualmente en cultivo. Como consecuencia de ello, aunque mantienen un grado de diversidad genética superior a la *P. canariensis*, también pueden haber sufrido procesos de deriva o endogamia fruto del cultivo antes de su llegada artificial a las islas.

Por otro lado, aquellas poblaciones definidas como mixtas, por presentar individuos de *P. canariensis*, *P. dactylifera* e individuos morfológicamente intermedios, presentan niveles de diversidad genética mayores que los detectados en las poblaciones de palmera canaria, lo cual se puede deber a la introducción de nuevos genes o complejos de genes en las mismas

procedentes de ambas especies consecuencia de la hibridación que parece existir.

Cuando analizamos, mediante los distintos parámetros de diversidad genética, el nivel de la variabilidad genética por islas, observamos que Gran Canaria, Fuerteventura y Lanzarote ostentan mayor diversidad genética, mientras que La Gomera y La Palma albergan las poblaciones con una menor diversidad genética (Tabla 17). Existe por lo tanto, una tendencia general de la diversidad genética a disminuir desde las islas orientales hacia las occidentales, o lo que es lo mismo una tendencia a disminuir a medida que nos alejamos del continente. Aunque este sentido este-oeste es el que se presupone en un proceso de colonización natural de las islas de especies procedentes del continente Africano (Francisco-Ortega *et al.*, 2000), la falta de documentación respecto al origen natural o seminatural de muchas de las poblaciones analizadas, nos impide concluir si esta direccionalidad oriente-occidente del nivel de variación genética detectado es fruto de un proceso natural o antropogénico. Además su demostración, pasa necesariamente por un incremento considerable del número de poblaciones analizadas en cada una de las islas.

Sin embargo, el hecho de que las islas orientales sean las que presentan una mayor distribución y presencia de *P. dactylifera* (Kunkel & Kunkel, 1974) y por ende, poblaciones mixtas explicaría la distribución y el incremento de la diversidad genética entre islas observada.

#### 5.4 DIFERENCIACION GENETICA ENTRE POBLACIONES

Inicialmente podemos considerar que las poblaciones de palmera canaria se encuentran considerablemente diferenciadas, ya que el valor medio de  $F_{ST}$  fue de 0.292. Sin embargo, gran parte de ésta diferenciación es debido a dos de las poblaciones de La Gomera analizadas (Las Hayas y Vegaipala) y a la población de Vega de Río Palma de Fuerteventura. Los valores de  $F_{ST}$  detectados en estas poblaciones son elevados, superando la mayoría de las veces  $F_{ST} = 0.400$  (Tabla 14), lo cual se refleja también tanto en el

dendrograma UPGMA como en el Análisis de componentes principales (Figuras 18 y 21).

El aislamiento genético que parecen ostentar estas tres poblaciones se aprecia igualmente en los valores de identidad genética (Tabla 12) que en general son inferiores a los detectados entre otras poblaciones de *P. canariensis*.

Un fuerte grado de diferenciación genética puede deberse a distintas razones: En primer lugar, la existencia de un escaso flujo genético interpoblacional consecuencia de un aislamiento geográfico (o de otra índole) incrementaría la diferencias genéticas con respecto a otras poblaciones. También es posible que estas poblaciones hayan sufrido procesos de deriva, y consecuentemente hayan generado la diferenciación genética observada. Este parece ser el caso de la población de Vegaipala cuyos niveles de diversidad genética son los más bajos detectados en todas las poblaciones en todas las poblaciones analizadas (Tabla 8). Es posible que ésta población haya pasado por un cuello de botella cuyas consecuencias se han traducido en una fuerte diferenciación genética y una disminución del nivel de variabilidad isoenzimática, efectos muy comunes después de un proceso de deriva y que han sido constatados en innumerables especies vegetales (Shapcott, 1995b; Batista *et al.*, 2001).

En el caso de Vega de Río Palma es posible que la población esté constituida por individuos híbridos con un importante componente datilero. Por un lado, y aunque morfológicamente se hayan caracterizado como poblaciones mixtas, los resultados isoenzimáticos muestran que ésta población siempre se encuentra en una posición intermedia en el dendrograma UPGMA y es la población más diferenciada de las consideradas mixtas (Figura 18).

Más difícil es explicar la diferenciación genética observada en las poblaciones de Las Hayas ya que el nivel de diversidad genética en ésta población está en la media de todas las poblaciones de *P. canariensis* (Tabla 8), por lo que no es probable que haya sufrido procesos de deriva genética recientes.

Sin embargo, es también importante destacar la gran similitud genética que ostentan ambas poblaciones de La Gomera (Las Hayas y Vegaipala). De hecho, son las poblaciones más parecidas isoenzimáticamente de todas las

analizadas ( $I = 0.999$  y  $F_{ST} = 0.003$ ), y siempre, exceptuando en el Análisis de componentes principales aparecen juntas en las figuras de ordenación.

Dado que ambas poblaciones se encuentran muy cercanas una a la otra geográficamente hablando (12.5 Km), es probable que exista un flujo genético importante entre las mismas, que se ve reflejado en su elevada similitud genética. No obstante, y dada la fuerte diferenciación genética de ambas poblaciones de La Gomera no descartamos que estas y quizás otras poblaciones de *Phoenix canariensis* de ésta isla se encuentren aisladas genéticamente hasta el punto de constituir una variedad o subespecie diferente de *P. canariensis*. De hecho, más de la mitad de la diferenciación genética detectada entre las poblaciones de palmera canaria es debido a las diferencias de éstas dos poblaciones gomeras. Así, eliminando las mismas del análisis del coeficiente de diferenciación genética entre todas las poblaciones de *P. canariensis*, éste índice se reduce hasta 0.198, señalando que las demás poblaciones de palmera canaria se encuentran muy próximas entre sí. Sería necesario estudiar y analizar nuevas poblaciones de la isla colombina para poder confirmar la fuerte diferenciación genética de sus poblaciones.

También y en general, se intuye un flujo genético importante entre diversas poblaciones localizadas en la misma isla. Así, por ejemplo, y además de las ya mencionadas poblaciones de La Gomera, las poblaciones de La Palma (Mirca y Zumacal) y de Gran Canaria (Acusa y Sorrueda) también presentan una elevada identidad genética que se ve reflejada en el dendrograma UPGMA y en el análisis de componentes principales, donde se agruparon en el mismo cluster (Figura 18). Sin embargo, las poblaciones de Tenerife y Lanzarote no se asocian por la isla donde se muestrearon. Estos resultados parecen indicar la existencia de un flujo genético artificial y mediado quizás por el hombre, que ha hecho que estas poblaciones se encuentren relacionadas genéticamente a pesar de estar localizadas en islas diferentes. Estos resultados se ven avalados por la inexistencia de correlación entre la distancia genética y la distancia geográfica (Figura 23). El trasiego y movimiento de individuos de palmeras entre las islas ha sido un acontecimiento muy común desde épocas pretéritas (Santana & Toledo, 1997). Así, parece que los Fenicios introdujeron ejemplares de *P. dactylifera* en aquellos puertos de las islas donde arribaron, como Gran Tarajal o la zona de Vega de Río de Palma en Fuerteventura (Santana &

Toledo, 1997). También, la presencia de palmerales en Haría no parece ser de origen natural, sino más bien cultivado a la llegada del hombre, ya que no aparece una cita de estos hasta el siglo XVIII, a pesar de que existen referencias sobre la vegetación de la isla de Lanzarote ya desde 1402 en donde se habla de escasa vegetación de la isla (Reyes-Betancourt, 1999).

Por otro lado, en las poblaciones naturales (o seminaturales) de *P. canariensis* estudiadas parece existir un importante flujo genético intrainsular quizás debido a la gran capacidad de migración del polen de ésta especie a través del viento. A ello se une un trasiego y movimiento de individuos y poblaciones, mediado por el hombre, sobretodo entre islas que ha hecho que no exista correlación entre la distancia genética y la distancia geográfica de las poblaciones analizadas. Finalmente, la existencia de estructuras genéticas intrapoblacionales es debido muy probablemente a la dispersión local y reducida de las semillas que está generando al mismo tiempo el desequilibrio de Hardy-Weinberg observado.

Las poblaciones de palmera canaria presentaron unos valores de identidad genética superiores a 0.90 en el 83% de los casos, siendo las poblaciones de Las Hayas y Vegaipala las que mayor diferenciación genética presentaron (Tabla 12).

En cuanto a *P. dactylifera* hay que señalar que las poblaciones de esta especie analizadas presentaban una baja identidad genética entre ellas ( $\bar{I}=0.864$ ), mostrando el 83% identidades inferiores a 0.9. Esto puede deberse al pequeño tamaño de las poblaciones (error estocástico), o a que estamos analizando diferentes variedades de palmera datilera, lo cual parece más probable.

A pesar de la diferenciación genética existente entre las poblaciones de *Phoenix canariensis*, la mayor parte de la diversidad genética de la especie, revelada mediante los índices de diversidad de Nei (1973), se encuentra mantenida dentro de las poblaciones (Tabla 11). Esta distribución de la variabilidad genética es característica de especies con reproducción cruzada, y de especies con dispersión de semillas a través de animales (Hamrick & Godt, 1989). La reproducción cruzada favorece el aumento de la heterocigosidad de la población, incrementándose el componente de diversidad genética contenido dentro de las poblaciones. Además, el flujo genético entre individuos de



diferentes poblaciones, provoca la homogeneización de las mismas, disminuyendo la diversidad genética mantenida entre las poblaciones.

Además, la especie canaria mostró una mayor proporción de diversidad genética intrapoblacional que *P. dactylifera* y el conjunto de poblaciones definidas como mixtas. Estos resultados se pueden deber a que, en las poblaciones en las que se han introducido individuos de palmera datilera o híbridos (poblaciones mixtas) la variabilidad genética aumenta. La diversidad genética debida a la diferenciación entre poblaciones en *P. canariensis* y *P. dactylifera* es mucho mayor que la descrita por Bennaceur *et al.* (1991) para cultivos de palmera datilera en Algeria. En donde el 93.3% de la variabilidad genética está contenida dentro de los cultivos, y solamente el 6.7% de la diversidad genética total se debe a diferenciación genética entre los cultivos de palmera datilera.

## 5.5 DIFERENCIACION GENETICA ENTRE ESPECIES

La estrecha relación filogenética existente entre *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera* una vez más se manifiesta en la matriz de distancias genéticas (Tabla 12). La identidad genética media entre ambas especies es de 0.874, lo cual es considerablemente elevado entre congéneres y constituye un nuevo argumento que corrobora la reciente divergencia de ambos taxones (Gottlieb 1979, 1981; Crawford, 1983; Edwards & Wyatt, 1994), y estaría en concordancia con lo observado en el estudio de loci diagnóstico y sobre la base de las frecuencias alélicas observadas (Tabla 6 y 15). Sin embargo, y a pesar de ésta estrecha relación se observa paralelamente una clara diferenciación entre las dos especies. Así, las poblaciones de *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera* constituyen dos grupos separados en el dendrograma UPGMA y en el análisis de componentes principales (Figura 18 y Figura 21), independientemente del lugar de procedencia de las poblaciones analizadas. Estos resultados corroboran la separación y diferenciación genética detectada entre *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera* mediante el coeficiente de diferenciación genética ( $F_{ST}$ ) cuyo valor medio entre ambas especies fue de 0.445 (Figura 22).

Sin embargo, llama la atención la fuerte asociación existente entre las poblaciones de palmera canaria y aquellas poblaciones clasificadas como mixtas. De hecho, ambos tipos de poblaciones son indistinguibles y aparecen entremezcladas permanentemente en las diferentes formas de agrupación empleadas (UPGMA y PCA; Figura 18 y Figura 21). Inicialmente y de una forma ideal, esperaríamos que las poblaciones mixtas aparecieran reunidas en un grupo con una posición intermedia entre las poblaciones canarias y las datileras. Sin embargo, y como hemos discutido estas poblaciones mixtas están mucho más relacionadas con las poblaciones canarias que con las datileras (Figura 18 y Figura 21). De hecho, el coeficiente de diferenciación genética entre las poblaciones canarias y las poblaciones mixtas es de 0.097 mientras que entre estas últimas y las poblaciones datileras fue de 0.307 (Figura 22). Resultados similares se obtuvieron con la identidad genética de Nei (Tabla 12).

Estos resultados pueden deberse a diversas razones. Por un lado, se han clasificado mediante caracteres morfológicos un porcentaje variable (entre 15 y 72.2%) de individuos canarios en las poblaciones mixtas, y en general éste porcentaje es mayor que el de individuos caracterizados como *P. dactylifera*.

Por otro lado, las poblaciones mixtas presentan individuos con morfologías canaria y datilera, así como individuos sin determinar o con morfología intermedia (Figura 5). Sin embargo, y en la mayoría de las poblaciones (con excepción de Maspalomas) el porcentaje de individuos considerados canarios es superior al porcentaje de individuos clasificadas como datileras (Figura 5). Ello podría explicar, al menos en parte, la fuerte identidad genética existente entre las poblaciones mixtas y canarias. Sin embargo, no constituye la única razón que explica esta asociación, porque parte de las poblaciones mixtas, con un número de individuos caracterizados como datileros (ej. Fataga) se encuentran íntimamente relacionadas con poblaciones canarias puras (Acusa y Sorrueda, Figura 18). Además, la población de Maguez que inicialmente no parece presentar individuos datileros, se encuentra en el mismo grupo que la población de Maspalomas, la cual dispone de más de un 50% de individuos con morfología datilera. En estas circunstancias, es lógico pensar que al menos un porcentaje importante de los individuos indeterminados (o morfológicamente intermedios) son individuos canarios, o individuos híbridos con un fuerte

componente genético de la especie canaria, y por ello se agrupan juntos en el dendrograma. La fuerte relación filogenética existente entre ambas especies y la posibilidad de cruzamiento entre las mismas puede haber generado una progenie híbrida que como consecuencia de múltiples cruzamientos y generaciones han dado lugar a los individuos mixtos (intermedios) con características morfológicas más próximas a la especie canaria que a la datilera. Es lógico, pensar, y así consta en diferentes citas históricas, que en las diferentes islas del archipiélago la palmera canaria y los palmerales eran considerablemente abundantes y se encontraban ampliamente distribuidos. La importación de un número indeterminado de palmeras datileras y (probablemente menor a la existente de manera natural) y su posterior cruzamiento con las palmeras canarias originales dieron lugar a los individuos intermedios. Resultados similares se han descrito en otras especies (Reiseberg *et al.*, 1989). Sin embargo, tampoco podemos descartar que los individuos intermedios pertenezcan a la especie *Phoenix canariensis*, la cual dispone de una amplia variación morfológica y una extensa plasticidad fenotípica que no se ve reflejada en la variación isoenzimática.

La disyunción entre la variabilidad de los marcadores isoenzimáticos y la variabilidad de los caracteres morfológicos constituye un resultado muy común en especies vegetales localizadas en islas oceánicas que han sido sometidas a procesos de vicarianza y evolución radiativa (Franciso-Ortega, 1992). Así, se ha comprobado que las fuertes diferencias morfológicas existentes en diferentes especies y subespecies surgidas mediante procesos adaptativos no tienen el mismo reflejo en la variación de los marcadores moleculares, los cuales en muchas ocasiones disponen de una escasa diferenciación.

La presencia de individuos morfológicamente y/o anatómicamente intermedios entre las dos especies, que carecen de un fenotipo isoenzimático híbrido es notable. Este hecho puede tener varias explicaciones posibles: i) la apariencia morfológica y anatómica intermedia es el resultado de los factores ambientales, de forma que estos individuos son en realidad ecotipos de la palmera canaria, o ii) estas plantas pueden ser la progenie híbrida de la generación  $F_2$  o posteriores, que han perdido los alelos procedentes de *P.*

*dactylifera* con retrocruzamiento con *P. canariensis* pura, como se ha descrito en otras especies (Rieseberg et al., 1989). Por lo tanto, las diferencias y características morfológicas utilizadas en la asignación de un individuo (o grupo de individuo) a una u otra especie no se ven reflejados en la diferenciación isoenzimática detectada en cada especie. Así, la separación de los individuos de las poblaciones de Fataga y Río Palma sobre la base de sus características morfológicas, en subpoblación canaria y subpoblación datilera no provocó la separación de dichas subpoblaciones en el dendrograma UPGMA, manteniéndose muy próximas genéticamente una a la otra (Figura 19).

El hecho de que mediante la electroforesis isoenzimas no se detectaran marcadores moleculares, que nos permitieran diferenciar entre individuos de las dos especies, y si los detectáramos con los RAPD está de acuerdo con el hecho de que los marcadores isoenzimáticos usualmente, presentan una tasa de mutación menor que los marcadores basados en ADN (Yan et al., 1999). Además, esto apoya la hipótesis de que *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera* son dos especies, que en tiempo evolutivo, divergieron recientemente. Esto se ve apoyado por el hecho de que de 53 cebadores ensayados solamente dos de ellos proporcionaron productos de amplificación susceptibles de ser utilizados como marcadores moleculares entre las dos especies.

Los fragmentos exclusivos para la palmera canaria y la palmera datilera obtenidos en la amplificación del ADN de muestras de dichas especies utilizando los primer OPM-8 y OPK-14 como cebadores de la Taq polimerasa, pueden discriminar de forma objetiva y sin necesidad de que el individuo alcance el estado adulto, y adquiera los caracteres morfológicos de una u otra especie, para diferenciarlos. Y por lo tanto pueden ser utilizados como pruebas de tipificar genética.

La existencia de individuos que presentan los marcadores moleculares de las dos especies, supone una prueba de la existencia de individuos híbridos entre las dos especies de *Phoenix* presentes en el archipiélago. Para aclarar esta duda, la única posibilidad es secuenciar los fragmentos de amplificación que hemos utilizado como marcadores moleculares y comprobar que estos son los mismos en aquellos individuos que hemos denominados como híbridos por presentar ambos marcadores moleculares.

El hecho de que solamente un 13.6% de los individuos definidos morfológicamente como datileros en la población de Maspalomas, presentasen el marcador de *P. dactylifera*, mientras que un 68.2% mostraban los marcadores moleculares de ambas especies y el 18.2% restante se revelara como *P. canariensis* en el análisis molecular (Figura 21), explicaría por que el grupo de individuos caracterizados morfológicamente como datileros en esta población no se agruparan con el resto de poblaciones de palmera datilera en el árbol de distancia genética (Figura 19). Sin embargo, al realizar el mismo árbol de distancia genética en el que los individuos de las poblaciones analizadas mediante RAPD se han caracterizado mediante marcadores moleculares, los individuos de Maspalomas caracterizados como *P. dactylifera*, aparecen juntos con el resto de poblaciones de palmera datilera, mientras que los individuos de la misma población caracterizados como *P. canariensis* e híbridos se encuentran agrupados con las poblaciones de palmera canaria. Esto sugiere que mediante marcadores moleculares si hemos sido capaces de separar los individuos de una y otra especie, lo cual no conseguíamos con caracteres morfológicos. Debido a que en la caracterización en base a caracteres morfológicos de esta población se estaban considerando como palmera datilera individuos híbridos (68.2%) e incluso individuos de *Phoenix canariensis* (18.2%), como revelan los fragmentos de amplificación de estos individuos (Tabla 21).

Interesantemente, son las poblaciones mixtas (Maspalomas y Tafira), en las que se identificaron individuos de una y otra especie, aquellas que presentan una mayor diferencia en cuanto a la asignación de individuos a una u otra especie en base a las características morfológicas y a los marcadores moleculares detectados mediante RAPD. Lo que apoya la idea de la hibridación entre las dos especies de *Phoenix* en estas poblaciones. Además los híbridos de la primera generación se caracterizan por presentar un amplio abanico de fenotipos de los parentales, por lo que es lógico que la asignación de individuos a una u otra especie basada en estos caracteres morfológicos puede llevar a error.

Además el hecho de que los individuos caracterizados como *P. canariensis* e híbridos se encuentren juntos, confirma una de las hipótesis que nos

habíamos planteado en el cluster, que los individuos híbridos son más similares a la palmera canaria que a la palmera datilera, por fuerza de la herencia materna o por que son la progenie  $F_2$  o superiores. Aunque el hecho de que en la población de Mirca si se separen completamente los individuos definidos como *P. canariensis* de aquellos definidos como híbridos es un indicativo de que, en esta población no hay una  $F_2$  sino una  $F_1$  y los individuos híbridos presentan una posición intermedia.

#### 4.3 ESTRUCTURACION GENETICA INTRAPOBLACIONAL

El estudio de la desviaciones de las frecuencias alélicas del equilibrio de Hardy-Weinberg mediante un test de probabilidad (Tabla 16), reveló valores de  $F_{IS}$  significativamente diferentes de cero para todas las poblaciones analizadas, indicando la ausencia equilibrio Hardy-Weinberg, es decir, ninguna de las poblaciones se comportaba como una unidad panmítica.

Por un lado, ciertas poblaciones (Acusa, La Sorrueda, Maguez, Haría, Río Palma, Tafira, Fataga, Maspalomas y Gran Tarajal) todas localizadas en las islas orientales, exhibían un defecto de heterocigóticos ( $F_{IS} > 0$ ). Por otro lado, se detectaron poblaciones (B. Angostura, Rambla de Castro, Acantilado de La Culata, Tamargada, Las Hayas, Vegaipala, Zumacal, Mirca y Elche) que mostraban valores de  $F_{IS}$  significativamente menores de cero, indicando un exceso de heterocigóticos (Tabla 16). La desviación de una población del equilibrio de Hardy-Weinberg se debe principalmente a cuatro factores: selección, mutación, tipo de reproducción y flujo genético-migración. Es difícil asociar e identificar las consecuencias y manera de actuar de la selección natural con respecto a la variación de los marcadores moleculares, considerando además su naturaleza neutral mayoritaria (Hillis *et al.*, 1996; Hart & Clark, 1997). La mutación por si sola no modifica sustancialmente las frecuencias alélicas debido, por un lado a su baja tasa ( $10^{-4}$ , por término medio) y al gran número de generaciones necesarias para que se modifiquen. Por ello, y aunque no podemos descartar la influencia ejercida por los factores anteriores, consideramos que el sistema de reproducción y la tasa de flujo genético son los principales causantes de la desviación del equilibrio de Hardy-Weinberg detectado. Así, el cruzamiento entre individuos genéticamente

emparentados da lugar a un aumento en la tasa de homocigosis cuya consecuencia final es la detección de un defecto de individuos heterocigóticos, con respecto a los esperados en Hardy-Weinberg (Ayala, 1982; Sampson *et al.*, 1988; Ellstrand & Elam, 1993; Hart & Clark, 1997). No obstante, es improbable que en las poblaciones analizadas una elevada tasa de endogamia esté dando lugar al desequilibrio de Hardy-Weinberg, ya que se ha constatado la fecundación cruzada como mecanismo de actuación mayoritario en *Phoenix* (Morici, 1998; Barrow, 1998). Además, un número considerable de loci presentan valores de  $F_{IS}$  negativos, y bajo la acción de un proceso de endogamia esperaríamos un mayor número de loci homocigóticos (Eguiarte *et al.*, 1992; Yan *et al.*, 1999).

Otra causa que puede generar un defecto de heterocigóticos es la existencia de un flujo genético restringido dentro de la población. Este flujo genético limitado generaría estructuras intrapoblacionales, de individuos genéticamente similares, de forma que el conjunto de la población puede, en realidad, comprender varias unidades panmíticas independientes dentro de la misma. El análisis conjunto de estas unidades provoca un defecto de heterocigóticos ya que estamos considerando como una única población lo que en realidad se corresponde con dos o más unidades panmíticas. Este fenómeno se denomina efecto Wahlund (Wahlund, 1928; Hart & Clark, 1997).

Precisamente, el análisis de autocorrelación espacial realizado en las poblaciones naturales (Figuras 25, 26, 27 y 28) confirmó la existencia de estructuras genéticas intrapoblacionales, donde los individuos más próximos geográficamente se encuentran también genéticamente emparentados formando estructuras familiares. La existencia de autocorrelación positiva en las primeras clases de distancia sugiere una reducida mezcla de progenie en áreas que varían de 100 a 200 metros según las poblaciones. Así, los individuos situados dentro de este radio de distancia son genéticamente más similares entre sí que aquellos que se sitúan fuera de esta distancia. Mientras que la autocorrelación negativa encontrada en las clases de distancias mayores indica la incorporación de individuos genéticamente más emparentados y por lo tanto, la entrada en otra subunidad genética de la población. La existencia de estructuras genéticas intrapoblacionales es un fenómeno muy común en las poblaciones vegetales y se ha descrito en otras

especies que, al igual que la palmera canaria presentan dispersión del polen a través del viento (Morici, 1998) y diseminación de las semillas mediante aves (Serrada *et al.*, 1988), siendo este último uno de los factores más importantes en la generación de estas estructuras genéticas intrapoblacionales (Linhart *et al.*, 1981; Sokal & Watenberg, 1983; Berg & Hamrick, 1995; Takahashi *et al.*, 2000).

También la disminución del tamaño poblacional acompañado de un aumento del aislamiento geográfico de las poblaciones, puede disminuir el flujo genético, generar un incremento de homocigóticos por endogamia y por tanto un defecto de heterocigóticos (Brown, 1989; Ellstrand & Elam, 1993).

No obstante, la existencia de estructuración genética intrapoblacional puede deberse también a la acción antrópica sobre los palmerales. Así, se ha encontrado en otras especies, que las poblaciones degradadas por el hombre presentan un mayor grado de estructuración genética que aquellas poblaciones naturales, debido a que una disminución de los pies reproductivos produce una reducción del grado de solapamiento entre las progenies de las diferentes madres, y por lo tanto, reduce la mezcla de diferentes progenies, incrementando la estructura genética (Knowles *et al.*, 1992; Young & Merriam, 1994; Takahashi *et al.*, 2000). En nuestro contexto podemos suponer que la estructuración genética existente en las poblaciones de palmera canaria se deba en parte a la acción que ha ejercido el hombre sobre la misma, a lo largo de los cientos de años en los que los palmerales han sido explotados y reducidos. Basta recordar la cita de Escudero en 1639 (Morales, 1984),

*“...toda la isla era un jardín, toda poblada de palmas, porque de un lugar que llaman Tamaraceite, quitamos más de sesenta mil palmitos y de otras infinitas y de todo Telde y Arucas “*

para pensar en el grado de sobreexplotación a la cual estuvieron sometidas las poblaciones naturales de *P. canariensis*.

Las importantes diferencias detectadas, en cuanto a las dimensiones de las estructuras genéticas intrapoblacionales, mediante el análisis de autocorrelación



espacial y el análisis jerárquico realizado con el coeficiente de endogamia,  $F_{IS}$  (Tabla 17), pueden ser debidas a un artefacto causado por el pequeño tamaño muestral resultante al subdividir las poblaciones en parcelas de 20, 30, 40, 60, 80 y 100 m. La baja densidad existente en las poblaciones analizadas provoca que sólo unos pocos individuos (de 3 a 6) se incluyeran en las áreas de menor diámetro (20 - 40m), reflejándose en la gran variación que presenta  $F_{IS}$  entre loci (Linhart *et al.*, 1981). Por ello, la unificación en áreas homogéneas como método para detectar las unidades panmíticas no parece ser aplicable en las poblaciones naturales de palmera canaria.

Más difícil de explicar es la existencia de un exceso de individuos heterocigóticos. La selección natural puede generar este defecto en la población, si actúa favoreciendo los individuos heterocigóticos (Linhart *et al.*, 1981; Waser, 1987; Eguiarte *et al.*, 1992). Sin embargo, que las poblaciones de las islas occidentales sean las que presentan éste fenómeno es un hecho que deberá estudiarse con mayor profundidad con el fin de poder alcanzar conclusiones coherentes.

## 5.6 CONSERVACION

Aunque la palmera canaria no se encuentra catalogada como una especie en peligro de extinción no está exenta de amenazas. Posiblemente, el principal problema que presenta esta especie para su conservación es por un lado la facilidad de hibridación con *P. dactylifera*, y por otro lado la gran dificultad de su identificación mediante caracteres morfológicos, especialmente en estados juveniles. Estas circunstancias han dado lugar a la plantación de un número importante de palmeras jóvenes, consideradas canarias, y que posteriormente han demostrado su carácter híbrido o datilero. Todo ello se ve agravado por la introducción de especies exóticas en las islas, favoreciendo la hibridación y pérdida de identidad genética de la palmera canaria.

Por otro lado, la gran reducción, en el número de poblaciones de la palmera canaria debido a la gran tala efectuada por el hombre desde la

conquista normando-castellana, hace que su distribución originaria exacta sea difícil de establecer (Gonzalez-Henriquez *et al.*, 1983).

Todas estas consideraciones hacen que una de las principales actuaciones que se debe acometer en la defensa del símbolo vegetal de la Comunidad Autónoma de Canarias, es la identificación fidedigna y sin ambigüedades de la misma mediante las técnicas moleculares. De esta forma podemos disponer de la huella molecular de nuestra especie y asegurar que las nuevas reposiciones de individuos sean auténtica palmera canaria.

Así mismo, es aconsejable evitar el trasiego de palmeras entre poblaciones. Ya que los caracteres morfológicos nos han demostrado en muchos casos no ser fiables para la correcta caracterización de individuos a una u otra especie del género *Phoenix* presentes en Canarias. A lo cual, además hay que sumarle la posibilidad de que los individuos transplantados sean híbridos entre la palmera canaria y la palmera datilera, lo que dificulta aún más su identificación mediante caracterización morfológica. Incluso el movimiento indiscriminado de individuos o semillas de palmera canaria un palmeral a otro conlleva el riesgo de depresión por "outbreeding". Esto supone la pérdida de la adaptación local y la rotura de complejos génicos coadaptados, lo cual conlleva una reducción del éxito biológico.

La hibridación entre una especie endémica y una especie ampliamente distribuida tiene dos consecuencias primordiales para la conservación biológica (Ellstrand & Elam, 1993):

1. Si los híbridos y su progenie son vigorosos y fértiles, entonces la especie con la distribución restringida esta en peligro de ser genéticamente asimilada.
2. Si la progenie híbrida es estéril o presenta un vigor reducido, entonces la especie endémica puede sufrir depresión por outbreeding.

La única solución para evitar esto es la erradicación o el transplante de la fuente de flujo genético, es decir, de los ejemplares de palmera datilera o por lo menos de los ejemplares masculinos sobre todos aquellos que se encuentren cercanos a poblaciones naturales de *Phoenix canariensis*.

El propósito de la conservación genética es preservar la máxima diversidad genética posible para permitir la evolución continua del taxon. Si todas las poblaciones no pueden ser conservadas, la protección de poblaciones de un tamaño que puedan mantener niveles apropiados de variabilidad genética y ser capaces de adaptarse a los cambios evolutivos en términos de supervivencia, es prioritario para la conservación de la especie (Sampson *et al.*, 1988).

Debido a la mayor parte de la diversidad genética observada en *Phoenix canariensis* se encuentre contenida dentro de las poblaciones, la reducción del tamaño de los palmerales conlleva una elevada pérdida genética y el riesgo de deriva genética.

Mediante el valor de  $G_{ST}$  y a través de la fórmula general ilustrada por Hamrick *et al* (1991) se puede estimar el número de poblaciones muestreadas necesarias para capturar el 95% de la diversidad total de la especie, a la hora de realizar medidas de conservación así como bancos de semillas o germoplasma. Así mediante la fórmula: % Diversidad de la especie =  $1 - (G_{ST})^n$ , donde n representa al número de poblaciones de la especie, observamos que solamente se necesitarían dos poblaciones para capturar el 94.2 % de la diversidad genética de *Phoenix canariensis*. El muestro de una tercera aumentaría la variabilidad genética capturada de la especie al 98.6%. Pero este método de estimar el número de poblaciones muestreadas requeridas para capturar un determinado porcentaje de variabilidad de la especie presenta varios inconvenientes. El primero de ellos es que no es adecuado en especies donde las poblaciones presentan gran variabilidad en cuanto a la diversidad genética, como vemos que ocurre en las poblaciones de la palmera canaria, en ese caso determinar que poblaciones mantienen la mayor diversidad es crítico. Siendo las poblaciones de *Phoenix canariensis* con mayor diversidad genética: Acusa (Gran Canaria), La Sorrueda (Gran Canaria) y Rambla de Castro (Tenerife). Pero, otro problema se presenta en este método cuando los valores de  $G_{ST}$  varían considerablemente entre loci, en tal caso se podría dar erróneamente una infravaloración del número de poblaciones necesarias para alcanzar un nivel fijo de diversidad genética de la especie. Lo que implica que, determinar el número de poblaciones necesarias para mantener una

determinada diversidad genética de la especie en *P. canariensis*, por este método puede conllevar a errores.

La conservación "*in situ*" debe ser la principal vía para mantener la diversidad genética de la palmera canaria. Ya que los caracteres morfológicos no nos ofrecen garantías de la pureza de las poblaciones, realizar reforestaciones a partir de material procedente de otras poblaciones resulta muy arriesgado. Además, aunque la fuente de origen de los individuos reforestados sea realmente *P. canariensis*, se corre el peligro de sufrir depresión por outbreeding. Esto supone la pérdida de la adaptación local y la rotura de complejos génicos coadaptados, lo cual conlleva una reducción del éxito biológico.

Por otro lado, a la hora de realizar una recolección de semillas, para la creación de un banco de semillas, debemos tener en cuenta las dimensiones del área homogénea que hemos definido mediante el análisis de autocorrelación espacial. Para recoger en el muestreo la mayor cantidad de diversidad posible.



## **VI. CONCLUSIONES**



## CONCLUSIONES

1. La especie *Phoenix canariensis* presenta unos elevados niveles de diversidad genética medidos mediante electroforesis isoenzimática, a pesar de ser una especie endémica con una distribución geográfica restringida y corrobora el hecho de que las especies vegetales endémicas de Canarias albergan niveles de diversidad genética superiores a los existentes en otras islas oceánicas.
2. El grado de diferenciación genética existente entre las poblaciones de *Phoenix canariensis* del archipiélago Canario es considerable, existiendo una escasa correlación entre la distancia geográfica y el nivel de diferenciación genética de las mismas, lo cual indica un importante flujo genético interinsular, probablemente consecuencia de un trasiego de individuos por el hombre.
3. Las poblaciones de *Phoenix canariensis* del archipiélago Canario no se encuentran en equilibrio Hardy-Weinberg debido a la existencia de una importante estructuración genética intrapoblacional.
4. Los elevados niveles de identidad genética detectados entre *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera* confirman que ambas especies se encuentran filogenéticamente muy relacionadas y posiblemente la primera se originó a partir de la segunda o de un ancestro común de ambas.
5. La mayor proporción de la diversidad genética en *Phoenix canariensis* (aprox. 76%) está contenido dentro de las poblaciones.
6. La presencia de individuos híbridos entre *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera* parece confirmarse mediante el uso de marcadores moleculares.



7. La variación molecular detectada mediante la técnica de RAPD diferencia claramente las especies de *Phoenix canariensis* y *P. dactylifera* e identifica los individuos híbridos.
8. Los cebadores moleculares OPM-8 y OPK-14 generan fragmentos específicos para cada una de las especies de *Phoenix* estudiadas y parecen confirmar la existencia de individuos híbridos entre ambas especies de *Phoenix*.

## **VII. ANEXO**



Tabla 1. Genotipos de los individuos de las diferentes poblaciones analizadas para los distintos sistemas enzimáticos estudiados. ACO: Aconitasa, ADH: Alcohol deshidrogenasa, ME: Enzima málica, PGI: Fosfoglucoisomerasa, PGM: Fosfoglucomutasa, 6PGDH: 6-Fosfogluconico deshidrogenasa, G6PDH: Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa: IDH: Isocitrico deshidrogenasa, MDH:Málico deshidrogenasa, SKDH: Shikimato deshidrogenasa.

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
<b>Acusa</b>																		
AC1	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC2	C/C	C/C	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	B/C	B/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC3	C/C	C/C	A/A	C/C	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC4	C/C	C/C	A/A	C/C	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC5	C/C	C/C	A/A	C/C	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC6	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC7	C/C	C/C	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
AC8	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC9	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC10	C/C	B/B	A/A	?/?	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC11	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC12	C/C	C/C	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC13	C/C	C/C	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
AC14	C/C	C/C	A/A	C/C	A/B	B/D	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/D	A/A	A/B	A/A
AC15	C/C	C/C	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
AC16	C/C	C/C	A/A	C/C	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
AC17	C/C	C/C	A/A	C/C	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC18	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC19	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC20	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC21	C/C	B/B	A/A	C/C	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC22	C/C	C/C	A/A	C/C	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC23	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC24	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
AC25	C/C	C/C	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/B	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
<b>La Sorrueda</b>																		
LS1	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	E/E	A/A	B/C	B/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS2	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/A
LS3	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS4	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/B	B/C	B/B	B/D	A/A	A/B	A/A
LS5	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/C	B/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B
LS6	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/C	B/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS7	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS8	C/C	B/B	A/A	C/C	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
LS9	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS10	C/C	C/C	A/A	C/C	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS11	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS12	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	A/A	B/D	A/A	A/B	A/A
LS13	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	E/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS14	C/C	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	E/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS15	C/C	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	E/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS16	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS17	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B
LS18	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/A	A/B	A/A
LS19	C/C	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	B/B	B/D	A/A	A/B	A/A
LS20	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/A	A/B	A/B
LS21	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS22	C/C	B/B	A/A	B/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS23	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS24	C/C	B/B	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	E/E	A/A	B/B	B/B	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS25	C/C	B/B	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	E/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS26	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
LS27	C/C	B/B	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS28	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	B/B	B/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/A
LS29	C/C	B/B	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
LS30	C/C	?/?	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	B/B	B/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS31	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	E/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS32	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS33	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS34	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	E/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS35	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	E/E	A/A	B/B	B/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS36	C/C	C/C	A/A	C/C	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
LS37	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS38	C/C	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS39	C/C	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS40	C/C	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS41	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/C	B/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS42	C/C	B/B	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/C	B/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS43	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
LS44	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
LS45	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
<b>Rambla de Castro</b>																		
TE1	C/C	C/C	A/A	C/D	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	B/B	A/B	A/B
TE2	C/C	C/C	A/A	C/D	A/B	A/D	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/B	A/B	A/B
TE3	C/C	C/C	A/A	C/D	?/?	A/D	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/B	A/B	A/B

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
TE4	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/B	A/B	A/B
TE5	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/D	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/C
TE6	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/D	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TE7	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	A/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TE8	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/B	A/B	A/B
TE9	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/A	A/B	A/B
TE10	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	A/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/C	A/A	A/B	B/C
TE11	C/C	B/B	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/C	A/B	A/B	A/B
TE12	C/C	B/B	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/A	A/B	A/B
TE13	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/D	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/B	A/B	B/B
TE14	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	A/B	A/A	A/A	O/O	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
TE15	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/D	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/B	A/B	B/B
TE16	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/B	A/A	A/B	B/B
TE17	C/C	B/B	A/A	C/C	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/A	A/B	B/B
TE18	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/D	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/A	A/B	B/B
TE19	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	A/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
TE20	C/C	B/B	A/A	B/B	A/A	B/D	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/A	A/B	B/B
TE21	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	A/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/A	A/B	A/B
TE22	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TE23	C/C	B/B	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/A	A/B	A/B
TE24	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	A/D	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/A	A/B	A/B



Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
<b>Hospital Materno</b>																		
HM1	A/B	B/B	A/A	B/B	A/A	E/E	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/C	A/A	A/B	A/A
HM2	A/B	C/C	A/A	B/B	A/A	E/E	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/C	A/A	A/B	A/A
HM3	A/B	C/C	A/A	B/B	A/A	E/E	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	A/B	B/C	B/B	C/C	A/B	A/B	A/B
HM4	A/B	C/C	A/A	B/B	A/A	E/E	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	B/B	C/E	A/B	A/B	A/B
HM5	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	E/E	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	B/B	C/E	A/B	A/B	A/B
HM6	A/B	C/C	A/A	B/B	A/A	E/E	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	A/B	B/B	C/C	C/C	A/A	A/B	A/B
HM7	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	E/E	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	A/B	B/B	C/C	C/C	B/B	A/B	A/A
HM8	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	E/E	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	C/C	C/E	B/B	A/B	?/?
HM9	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	E/E	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	A/B	B/B	B/B	C/C	A/A	A/B	A/A
HM10	C/C	C/C	A/A	C/C	B/B	A/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
<b>Maspalomas</b>																		
SB1	A/C	B/B	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
SB2	C/C	B/B	A/A	C/D	B/B	A/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	C/C	B/D	A/A	A/B	A/B
SB3	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/D	A/B	A/B	A/B
SB4	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	D/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/D	A/B	A/B	B/B
SB5	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
SB6	C/C	C/C	A/A	C/D	A/B	B/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	C/D	A/A	A/B	B/B
SB7	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
SB8	?/?	B/B	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	C/C	B/D	A/A	A/B	A/B

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
SB9	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
SB10	A/A	B/B	A/A	B/B	B/B	A/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/D	A/A	A/B	A/B
SB11	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/D	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	C/C	C/C	C/C	D/D	A/B	A/B	A/B
SB12	A/A	B/B	A/A	B/B	B/B	A/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/D	A/A	A/B	A/A
SB13	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	B/C	B/C	B/B	C/D	A/A	A/B	A/A
SB14	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/C	A/B	A/B	B/B
SB15	C/C	C/C	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/B	B/C	B/B	C/D	A/B	A/B	B/B
SB16	A/A	C/C	A/A	C/C	B/B	A/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/D	A/A	A/B	B/B
SB17	C/C	B/B	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	B/B	B/C	A/B	C/D	A/B	A/B	A/B
SB18	A/C	C/C	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	C/C	C/C	C/C	D/D	A/A	A/B	A/B
SB19	C/C	B/B	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
SB20	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/B	A/B	B/B
SB21	A/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/D	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
SB22	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	A/B	B/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
SB23	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	A/B	B/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
SB24	?/?	A/A	A/A	?/?	?/?	D/D	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	B/C	B/C	B/B	C/D	A/A	?/?	?/?
SB25	A/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/B	B/B	B/B	C/D	A/A	?/?	?/?
SB26	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/B	B/B	B/B	C/D	A/A	?/?	?/?
SB27	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
SB28	A/C	B/B	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
SB29	A/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	B/B

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
SB30	C/C	C/C	A/A	C/D	A/B	A/D	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	B/B	B/C	A/B	D/D	A/B	A/B	A/A
SB31	C/C	B/B	A/A	C/D	A/B	B/D	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
SB32	C/C	B/B	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
SB33	A/C	C/C	A/A	?/?	B/B	A/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
SB34	A/C	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	A/B	B/C	B/B	D/D	A/B	A/B	A/A
<b>Fataga</b>																		
Ti1	C/C	C/C	A/A	C/C	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
Ti2	A/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/B	B/B	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
Ti3	A/C	B/B	A/A	?/?	?/?	B/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	A/A	B/D	A/A	A/B	A/A
Ti4	A/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/A
Ti5	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	?/?
Ti6	C/C	B/B	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	A/B	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti7	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti8	C/C	C/C	A/A	C/C	A/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/C	B/C	A/A	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti9	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	A/B	B/D	A/A	?/?	?/?
Ti10	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti11	C/C	B/B	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti12	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	A/B	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti13	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti14	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
Ti15	C/C	B/B	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti16	C/C	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti17	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti18	C/C	B/B	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti19	C/C	B/B	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti20	C/C	A/A	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	B/C	B/C	A/A	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti21	C/C	A/A	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/D	A/A	?/?	?/?
Ti22	C/C	B/B	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	C/C	C/D	A/A	?/?	?/?
Ti23	C/C	A/A	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	B/C	B/C	C/C	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti24	C/C	B/B	A/A	C/D	A/B	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	B/C	B/C	B/B	C/D	A/A	?/?	?/?
Ti25	C/C	B/B	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/C	B/C	A/A	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti26	C/C	B/B	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti27	C/C	B/B	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	C/C	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti28	C/C	B/B	A/A	C/D	A/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti29	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti30	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
Ti31	C/C	B/B	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	E/E	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti32	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/C	B/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/A
Ti33	C/C	A/A	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
Ti34	C/C	B/B	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	?/?	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
Ti35	C/C	A/A	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	A/A	B/D	A/A	A/B	A/B

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
Ti36	C/C	B/B	A/A	C/D	A/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B
Ti37	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	E/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti38	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	?/?	?/?
Ti39	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
Ti40	C/C	C/C	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B
Ti41	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B
<b>Pasito Blanco</b>																		
PB1	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/C	B/C	B/B	C/D	B/B	A/B	?/?
PB2	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/D	A/B	A/B	A/B
PB3	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	C/C	C/C	A/A	A/B	B/B
PB4	?/?	?/?	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/B	B/C	C/C	B/D	?/?	A/B	B/B
PB5	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	C/C	C/C	A/A	A/B	B/B
PB6	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/B	C/C	C/C	B/B	A/B	B/B
PB7	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/D	A/A	A/B	B/B
PB8	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	A/B	C/D	A/B	A/B	A/B
PB9	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	C/C	C/C	C/C	C/D	A/B	A/B	A/B
PB10	?/?	B/B	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/C	B/B	A/B	B/B
PB11	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	C/C	C/C	B/B	A/B	A/B
PB12	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	B/D	A/A	C/C	C/C	B/B	C/C	B/B	A/B	B/B
PB13	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/B	B/C	B/B	C/C	A/A	?/?	B/B

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
PB14	A/A	?/?	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	O/O	?/?	A/A	B/B	B/C	C/C	C/C	A/A	A/B	?/?
PB15	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/D	A/B	A/B	B/B
PB16	?/?	?/?	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	?/?	?/?	C/C	C/C	A/A	A/B	?/?
PB17	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/C	A/A	A/B	B/B
PB18	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	B/C	B/C	C/C	C/C	A/A	A/B	B/B
PB19	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	B/C	B/C	C/C	C/C	B/B	A/B	B/B
PB20	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	C/C	C/C	A/A	A/B	B/B
PB21	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	C/C	C/D	A/A	A/B	B/B
PB22	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/D	A/A	A/B	B/B
PB23	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/B	B/C	C/C	C/D	A/A	A/B	B/B
PB24	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	O/O	E/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/D	A/B	A/B	B/B
PB25	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	B/C	B/C	B/B	C/C	A/B	A/B	B/B
PB26	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/C	A/B	A/B	A/B
PB27	A/A	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	O/O	B/D	A/A	B/C	B/C	C/C	C/C	A/B	A/B	B/B
<b>Campus deTafira</b>																		
TA1	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	?/?	D/D	A/A	A/B	A/A
TA2	A/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
TA3	A/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/D	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/D	A/A	A/B	A/B
TA4	A/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/D	A/A	A/B	A/B
TA5	C/C	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	A/A	C/D	A/A	A/B	A/B

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
TA6	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	A/B	C/D	A/A	A/B	B/B
TA7	C/C	B/B	A/A	B/B	B/B	B/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/A	A/B	A/B
TA8	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/A
TA9	C/C	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
TA10	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/A
TA11	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	E/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B
TA12	A/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/A
TA13	B/C	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/A
TA14	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
TA15	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
TA16	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	B/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TA17	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TA18	C/C	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/A	A/B	A/B
TA19	?/?	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	C/C	C/C	A/B	C/D	A/A	A/B	A/B
TA20	?/?	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/B	B/B	B/D	A/A	A/B	A/A
TA21	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	?/?	B/D	A/A	A/B	A/A
TA22	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	?/?	D/D	A/A	A/B	A/A
TA23	A/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/C	?/?	D/D	A/A	A/B	A/B
TA24	A/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/D	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	C/C	C/C	?/?	?/?	A/A	A/B	A/B
TA25	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TA26	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	?/?	D/D	A/A	A/B	A/A

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
TA27	C/C	B/B	A/A	B/B	A/B	B/D	A/A	A/A	O/O	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TA28	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	?/?	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TA29	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/C	B/C	A/A	B/D	A/A	A/B	B/B
TA30	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
TA31	C/C	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TA32	C/C	B/B	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	?/?	?/?	A/A	?/?	B/B
TA33	C/C	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TA34	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
TA35	C/C	C/C	A/A	B/B	A/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TA36	A/C	C/C	A/A	B/B	A/B	B/D	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	A/B	B/D	A/A	A/B	A/B
TA37	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TA38	C/C	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TA39	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/C	B/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B
TA40	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B
TA41	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B
TA42	C/C	B/B	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B
TA43	?/?	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B
TA44	?/?	C/C	A/A	B/B	B/B	B/D	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B
TA45	?/?	?/?	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
TA46	?/?	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B



Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
<b>Vega de Río Palma</b>																		
RP1	??	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	A/B	A/A
RP2	??	C/C	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	B/D	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	A/B	??
RP3	??	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/D	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	A/B	A/A
RP4	??	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
RP5	??	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
RP6	??	C/C	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B
RP7	??	C/C	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/B	B/B	??	D/D	A/A	A/B	A/B
RP8	??	C/C	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	B/B	B/B	??	D/D	A/A	A/B	A/B
RP9	??	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	A/B	A/A
RP10	??	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
RP11	??	C/C	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	B/B	B/B	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B
RP12	??	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
RP13	??	C/C	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B
RP14	??	C/C	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
RP15	??	C/C	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
RP16	??	C/C	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
RP17	??	C/C	A/A	??	??	??	A/A	A/A	0/0	??	A/A	B/C	B/C	B/B	B/D	A/B	A/B	??
RP18	??	B/B	A/A	??	??	??	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	A/B	B/B	A/A	B/B	A/B	A/B	??
RP19	C/C	??	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	A/B	A/B	A/B	D/D	??	??	??
RP20	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
RP21	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
RP22	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	A/C	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	?/?	?/?
RP23	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/C	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	?/?	?/?
RP24	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/B	B/B	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A
RP25	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	?/?	?/?
RP26	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	?/?	?/?
RP27	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/B	B/B	A/B	B/D	A/A	?/?	?/?
RP28	A/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	D/E	A/A	B/B	B/B	A/B	D/D	A/A	?/?	?/?
RP29	A/A	B/B	A/A	?/?	B/B	B/D	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B
RP30	C/C	A/A	A/A	B/D	A/A	B/D	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	A/B	B/B	A/B	D/D	B/B	A/B	?/?
RP31	A/A	A/A	A/A	B/D	A/A	B/D	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	B/C	B/B	A/B	B/D	A/B	A/B	A/B
RP32	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	?/?	A/A
RP33	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	A/A	?/?	B/B
RP34	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	A/B	A/A
RP35	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	?/?	?/?
RP36	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	A/B	A/B	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?
RP37	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/B	B/B	A/A	D/D	A/A	A/B	A/A
RP38	C/C	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
<b>Haría</b>																		
HA1	B/B	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA2	B/B	C/C	A/A	B/B	B/B	A/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	?/?	?/?	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA3	B/B	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA4	B/B	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	B/B
HA5	A/B	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/A	A/B	A/B
HA6	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	B/B
HA7	B/B	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA8	?/?	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA9	B/B	?/?	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	E/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA10	A/B	C/C	A/A	?/?	?/?	B/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	A/A	C/D	A/A	A/B	A/B
HA11	B/B	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/C	A/A	A/B	A/B
HA12	A/B	C/C	A/A	B/B	A/A	B/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/C	B/C	?/?	C/D	A/A	A/B	A/B
HA13	B/B	C/C	A/A	C/D	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA14	B/B	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA15	B/B	B/B	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA16	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
HA17	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	?/?	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
HA18	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	?/?	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
HA19	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
HA20	C/C	?/?	A/A	?/?	?/?	?/?	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
HA21	C/C	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
HA22	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
HA23	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA24	C/C	C/C	A/A	¿/?	¿/?	B/B	A/A	A/A	O/O	¿/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA25	C/C	C/C	A/A	¿/?	¿/?	¿/?	A/A	A/A	O/O	¿/?	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	¿/?
HA26	C/C	C/C	A/A	¿/?	¿/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B
HA27	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
HA28	C/C	C/C	A/A	C/D	B/B	A/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA29	C/C	C/C	A/A	¿/?	¿/?	B/B	A/A	A/A	O/O	¿/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
HA30	C/C	C/C	A/A	¿/?	¿/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA31	C/C	C/C	A/A	¿/?	¿/?	B/B	A/A	A/A	O/O	¿/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	¿/?	A/B	¿/?
HA32	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA33	C/C	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA34	C/C	C/C	A/A	¿/?	¿/?	¿/?	A/A	A/A	O/O	¿/?	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	¿/?	A/B	B/B
HA35	C/C	C/C	A/A	¿/?	¿/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
HA36	C/C	C/C	A/A	¿/?	¿/?	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HA37	C/C	C/C	A/A	¿/?	¿/?	B/B	A/A	A/A	O/O	¿/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	¿/?
HA38	C/C	C/C	A/A	¿/?	¿/?	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	¿/?
HA39	C/C	C/C	A/A	¿/?	¿/?	¿/?	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	¿/?
HA40	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
HA41	C/C	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
<b><i>Pheonix theophrasti</i></b>																		
Pht1	?/?	C/C	?/?	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	A/A	B/E	A/A	B/C	C/C	B/B	C/C	A/A	A/B	B/C
Pht2	?/?	C/C	?/?	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	A/A	B/D	A/A	B/C	C/C	B/B	C/C	A/A	A/B	B/C
Pht3	?/?	C/C	?/?	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	A/A	B/D	A/A	B/C	C/C	B/B	C/C	A/A	A/B	B/C
Pht4	?/?	C/C	?/?	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	A/A	B/E	A/A	B/C	C/C	B/B	C/C	A/A	A/B	B/C
Pht5	?/?	C/C	?/?	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	A/A	B/C	A/A	B/C	C/C	B/B	C/C	A/A	A/B	B/C
Pht6	?/?	C/C	?/?	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	A/A	B/E	A/A	B/C	C/C	B/B	C/C	A/A	A/B	B/C
<b>Elche</b>																		
EL1	?/?	C/C	?/?	?/?	?/?	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	B/B	A/A	A/B	A/E
EL2	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	C/C	B/D	A/B	A/B	A/E
EL3	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	C/C	B/D	A/B	A/B	B/E
EL4	?/?	C/C	?/?	B/B	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/C	B/B	B/D	A/A	A/B	A/E
EL5	?/?	?/?	A/A	B/B	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	A/B	B/B	B/B	B/D	A/B	A/B	A/E
EL6	?/?	?/?	A/A	B/B	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	?/?	?/?	C/C	B/D	A/B	A/B	A/E
EL7	?/?	?/?	?/?	B/B	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	C/C	B/B	A/A	A/B	?/?
EL8	?/?	?/?	?/?	B/B	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/B	B/C	B/B	B/D	A/A	A/B	A/B
EL9	?/?	?/?	A/A	B/B	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/B	B/C	C/C	B/D	B/B	A/B	A/B
EL10	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/B	B/C	B/B	B/B	A/B	A/B	?/?
EL11	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/B	B/C	B/B	B/C	A/B	A/B	?/?
EL12	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	C/C	B/B	A/B	A/B	A/B
EL13	?/?	?/?	?/?	?/?	?/?	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	?/?	?/?	A/B	A/B	?/?
EL14	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	C/C	B/B	A/B	A/B	?/?
EL15	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	C/C	B/B	A/B	A/B	?/?

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
EL16	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	C/C	B/B	A/B	A/B	?/?
EL17	?/?	?/?	A/A	A/C	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/B	C/C	B/B	B/B	A/B	?/?
EL18	?/?	?/?	A/A	A/C	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/B	C/C	B/B	B/B	A/B	?/?
EL19	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/B	C/C	B/B	B/B	A/B	?/?
EL20	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/B	C/C	B/B	B/B	A/B	?/?
EL21	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/B	C/C	B/B	B/B	A/B	?/?
EL22	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/B	C/C	B/B	B/B	A/B	?/?
EL23	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/B	C/C	B/B	B/B	A/B	?/?
EL24	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	C/C	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	?/?	?/?	C/C	B/B	B/B	A/B	?/?
EL25	?/?	C/C	A/A	A/C	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	A/B	B/B	A/B	A/B
EL26	?/?	C/C	A/A	A/C	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	A/B	B/B	A/B	B/B
EL27	?/?	C/C	A/A	A/C	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	A/B	B/B	A/B	A/B
EL28	?/?	C/C	A/A	A/C	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	A/B	B/B	A/B	A/B
EL29	?/?	C/C	?/?	A/C	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	A/B	B/B	A/B	A/B
EL30	?/?	C/C	A/A	A/C	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	A/B	B/B	A/B	B/B
EL31	?/?	C/C	A/A	A/C	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	A/B	B/B	A/B	B/B
EL32	?/?	C/C	?/?	B/B	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	B/B	B/D	B/B	A/B	A/B
EL33	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	B/B	B/D	B/B	A/B	?/?
EL34	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	A/B	B/B	A/B	A/B
EL35	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	B/B	B/D	B/B	A/B	A/B
EL36	?/?	C/C	A/A	A/C	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	A/B	B/B	A/B	B/B
EL37	?/?	C/C	A/A	A/C	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	A/B	B/B	A/B	B/B
EL38	?/?	C/C	A/A	A/C	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	A/B	B/B	A/B	B/B
EL39	?/?	C/C	A/A	A/C	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	A/B	B/B	A/B	B/B

Población / individuo	LOCUS																		
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2	
EL40	?/?	C/C	A/A	A/C	A/A	C/C	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	A/B	B/B	A/B	B/B	
<b>Magarza</b>																			
MA1	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	?/?	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/C	B/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/A	
MA2	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B	
MA3	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A	
MA4	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B	
MA5	?/?	B/B	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B	
MA6	?/?	C/C	A/A	C/D	A/A	B/D	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B	
MA7	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	D/D	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?	
MA8	?/?	C/C	A/A	C/D	A/B	D/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A	
MA9	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	D/D	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A	
MA10	?/?	C/C	A/A	C/D	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B	
MA11	?/?	C/C	A/A	C/D	A/B	D/D	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B	
MA12	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B	
MA13	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	D/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	?/?	
MA14	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	?/?	A/B	?/?	
MA15	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	?/?	A/B	B/B	
MA16	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B	
MA17	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	?/?	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B	
MA18	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	D/D	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B	
MA19	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	D/D	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/C	B/C	?/?	D/D	A/A	A/B	A/B	
MA20	?/?	B/B	A/A	C/D	B/B	D/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A	
MA21	?/?	C/C	A/A	B/B	B/B	D/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/B	

Población / individuo	LOCUS																		
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2	
MA22	??	C/C	A/A	C/D	B/B	D/D	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	??	A/B	A/B	
MA23	??	C/C	A/A	??	??	D/D	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	A/B	
MA24	??	C/C	A/A	??	??	??	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	??	A/B	A/B	
MA25	??	??	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	??	??	
MA26	??	??	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	A/B	
MA27	??	??	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	??	A/A	
MA28	??	??	A/A	D/D	B/B	D/D	A/A	A/A	0/0	??	A/A	B/C	B/C	A/B	D/D	??	A/B	A/B	
MA29	??	??	A/A	??	??	D/D	A/A	A/A	0/0	??	A/A	B/C	B/C	A/B	D/D	??	A/B	A/B	
MA30	??	??	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/B	B/B	B/B	D/D	??	A/B	A/A	
MA31	??	??	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B	
MA32	??	??	A/A	B/B	B/B	D/D	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A	
MA33	??	C/C	A/A	B/B	B/B	D/D	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A	
MA34	??	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B	
<b>Gran Tarajal</b>																			
GT1	??	C/C	A/A	B/D	A/A	??	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/C	B/C	A/A	C/C	A/B	A/B	A/A	
GT2	??	C/C	A/A	B/D	A/A	??	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/C	B/B	A/B	A/B	
GT3	??	C/C	A/A	B/D	A/A	??	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	B/C	B/C	B/B	C/D	B/B	A/B	A/A	
GT4	??	C/C	A/A	B/D	A/A	??	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	C/C	C/C	??	A/B	A/A	
GT5	??	C/C	A/A	??	??	??	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	??	C/C	??	??	??	
GT6	??	C/C	A/A	C/D	B/B	??	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	C/C	??	A/B	A/B	
GT7	??	C/C	A/A	??	??	??	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	A/B	B/B	C/C	C/C	??	A/B	A/B	
GT8	??	C/C	A/A	??	??	??	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	C/C	??	A/B	??	
GT9	??	C/C	A/A	??	??	??	A/A	A/A	0/0	??	A/A	A/B	B/C	C/C	C/C	??	A/B	??	



Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
GT10	?/?	C/C	A/A	B/D	A/A	?/?	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	C/C	?/?	A/B	A/B
GT11	?/?	C/C	A/A	B/D	A/A	?/?	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	?/?	?/?	?/?	A/B	B/B
GT12	?/?	C/C	A/A	B/D	A/A	?/?	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	B/B	C/C	?/?	A/B	B/B
GT13	?/?	C/C	A/A	B/D	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	A/B	B/C	?/?	?/?	?/?	A/B	?/?
GT14	?/?	C/C	A/A	B/D	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	A/B	B/C	B/B	B/D	A/A	A/B	?/?
GT15	?/?	C/C	A/A	B/D	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	A/B	B/B	C/C	B/D	A/A	A/B	?/?
GT16	?/?	C/C	A/A	B/D	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	A/B	B/C	C/C	C/D	A/B	A/B	A/B
GT17	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	D/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	A/B	B/C	C/C	B/B	?/?	A/B	?/?
GT18	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	D/D	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	A/B	B/B	B/B	B/B	A/B	A/B	B/B
GT19	?/?	?/?	A/A	B/D	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	?/?	B/B	A/B	A/B	B/B
GT20	?/?	?/?	A/A	B/D	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/B	?/?	?/?	?/?	?/?	?/?
GT21	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	D/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/C	B/B	B/B	B/B	A/B	A/B
GT22	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	D/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/C	B/B	C/C	?/?	A/B	A/B
GT23	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	?/?	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/C	C/C	B/B	B/B	?/?	?/?
GT24	?/?	?/?	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/C	B/B	B/B	A/B	A/B	?/?
GT25	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	?/?	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/B	B/B	A/A	C/C	A/A	?/?	?/?
GT26	?/?	?/?	A/A	C/D	A/A	?/?	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	?/?	?/?	?/?	B/B	?/?	?/?	?/?
GT27	?/?	?/?	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/C	B/B	B/B	A/B	?/?	?/?
GT28	?/?	?/?	A/A	B/B	A/A	?/?	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	A/B	B/C	B/B	C/C	?/?	A/B	?/?
GT29	?/?	?/?	A/A	C/D	B/B	?/?	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	C/C	B/B	?/?	?/?	?/?
GT30	?/?	?/?	A/A	C/D	B/B	D/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	?/?	?/?	A/A	A/B	A/B
GT31	?/?	?/?	A/A	B/B	A/A	?/?	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/C	B/C	B/B	C/C	?/?	?/?	?/?
GT32	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	D/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	?/?	?/?	?/?
GT33	?/?	C/C	A/A	A/C	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	?/?	?/?

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
GT34	??	??	A/A	A/C	A/A	??	A/A	A/A	0/0	??	A/A	B/C	B/C	B/B	C/D	??	??	??
GT35	??	??	A/A	B/B	A/A	A/A	A/A	A/A	0/0	??	A/A	B/C	B/C	B/B	C/D	??	??	??
GT36	??	??	A/A	B/B	A/A	??	A/A	A/A	0/0	??	A/A	B/C	B/C	B/B	C/D	A/A	A/B	A/B
GT37	??	??	A/A	??	??	D/D	A/A	A/A	0/0	??	A/A	B/C	B/C	??	??	B/B	??	??
GT38	??	??	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	??	A/A	B/C	B/C	??	??	A/B	??	??
GT39	??	??	A/A	B/B	A/A	D/D	A/A	A/A	0/0	??	A/A	A/B	B/B	C/C	B/B	A/B	??	??
GT40	??	??	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	A/B	B/B	C/C	B/B	??	??	??
GT41	??	??	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	A/B	B/B	B/B	B/B	??	??	??
GT42	??	??	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	A/B	B/B	??	??	??	??	??
<b>Acantialdo Culata</b>																		
TF1	??	??	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
TF2	??	??	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
TF3	??	??	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TF4	??	??	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	??
TF5	??	??	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	??
TF6	??	??	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	??
TF7	??	??	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	??
TF8	??	??	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	??
TF9	??	??	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	??
TF10	??	??	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
<b>Tamargada</b>																		
TAM1	??	??	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
TAM2	??	??	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	A/A
TAM3	??	??	A/A	D/D	??	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	A/A
TAM4	??	C/C	A/A	B/D	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TAM5	??	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TAM6	??	C/C	A/A	D/D	??	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	A/B
TAM7	??	??	A/A	D/D	??	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	A/B
TAM8	??	??	A/A	D/D	??	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	A/A
TAM9	??	??	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	A/B
TAM10	??	??	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TAM11	??	??	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	A/A
TAM12	??	??	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TAM13	??	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TAM14	??	??	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TAM15	??	C/C	A/A	D/D	??	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TAM16	??	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TAM17	??	C/C	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TAM18	??	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	??	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
TAM19	??	??	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	A/A
TAM20	??	??	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	A/B
TAM21	??	??	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	??
TAM22	??	??	A/A	??	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	??
TAM23	??	??	A/A	D/D	??	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	A/A
TAM24	??	??	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	??	A/B	A/B
TAM25	??	??	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	A/B	B/C	B/B	D/D	??	A/B	A/A

Población / individuo	LOCUS																		
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2	
TAM26	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/B	
TAM27	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	B/B	
TAM28	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A	
TAM29	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/B	
TAM30	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A	
TAM31	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A	
TAM32	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A	
TAM33	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	?/?	
TAM34	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	?/?	
TAM35	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	?/?	
TAM36	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A	
TAM37	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A	
TAM38	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A	
TAM39	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A	
TAM40	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A	
TAM41	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A	
<b>Mirca</b>																			
Mi1	?/?	?/?	A/A	C/D	A/B	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A	
Mi2	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	?/?	
Mi3	?/?	?/?	A/A	B/B	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A	
Mi4	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	?/?	?/?	
Mi5	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	O/O	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	?/?	A/A	
Mi6	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	O/O	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?	

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
Mi7	?/?	?/?	A/A	C/D	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
Mi8	?/?	?/?	A/A	C/D	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
Mi9	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
Mi10	?/?	?/?	A/A	B/B	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
Mi11	?/?	?/?	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
Mi12	?/?	?/?	A/A	C/D	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
Mi13	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A
Mi14	?/?	?/?	A/A	B/B	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	D/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A
Mi15	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
Mi16	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A
Mi17	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	?/?	?/?
Mi18	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
Mi19	?/?	?/?	A/A	C/D	?/?	A/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/B	A/B	A/B
Mi20	?/?	?/?	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	B/B
Mi21	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
Mi22	?/?	?/?	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
Mi23	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	A/A
Mi24	?/?	?/?	A/A	B/B	B/B	A/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	?/?	?/?
Mi25	?/?	?/?	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
Mi26	?/?	?/?	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	?/?	?/?	?/?	A/B	A/A
Mi27	?/?	?/?	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
<b>Las Hayas</b>																		
HY1	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
HY2	?/?	?/?	A/A	C/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HY3	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HY4	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	B/D	A/A	?/?	?/?
HY5	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
HY6	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
HY7	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	?/?
HY8	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HY9	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HY10	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HY11	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	B/B
HY12	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/B
HY13	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HY14	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HY15	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HY16	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HY17	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/B
HY18	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
HY19	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
HY20	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
HY21	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HY22	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HY23	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/B
HY24	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	?/?	B/B
HY25	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	?/?	?/?

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
HY26	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	?/?
HY27	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
HY28	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
HY29	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A
HY30	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/B
HY31	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
HY32	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
HY33	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
HY34	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	A/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HY35	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
HY36	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
HY37	?/?	B/B	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
HY38	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
HY39	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
HY40	?/?	B/B	A/A	C/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
<b>Barranco Angostura</b>																		
BA1	?/?	?/?	A/A	B/B	A/A	B/D	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
BA2	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
BA3	?/?	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B
BA4	?/?	?/?	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	A/A	D/D	A/A	A/B	B/B
BA5	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	?/?	?/?	A/B	D/D	A/A	A/B	B/B
BA6	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
BA7	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	A/B	D/D	?/?	A/B	A/B

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
BA8	?/?	B/B	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A
BA9	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	A/A	D/D	A/A	A/B	A/B
BA10	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	?/?	?/?	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B
BA11	?/?	B/B	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
BA12	?/?	?/?	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	A/B	D/D	A/A	A/B	?/?
BA13	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/B	B/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/A
BA14	?/?	?/?	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/B	B/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B
BA15	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
BA16	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B
BA17	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
BA18	?/?	?/?	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	B/C	B/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/B
BA19	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	?/?	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/B
BA20	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	?/?	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	B/B	B/B	A/B	D/D	A/A	A/B	A/B
BA21	?/?	?/?	A/A	C/D	B/B	?/?	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	A/B	D/D	?/?	A/B	?/?
<b>Vegaipala</b>																		
VP1	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
VP2	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
VP3	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP4	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP5	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP6	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP7	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
VP8	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A



Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
VP9	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
VP10	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
VP11	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
VP12	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	B/B	A/B	A/B
VP13	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
VP14	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP15	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP16	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP17	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP18	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
VP19	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
VP20	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
VP21	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	?/?	?/?	A/A	A/B	A/B
VP22	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	?/?	?/?	A/A	A/B	?/?
VP23	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	?/?	?/?	A/A	A/B	?/?
VP24	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
VP25	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP26	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP27	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP28	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
VP29	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	B/B	A/B	?/?
VP30	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP31	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP32	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
VP33	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP34	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
VP35	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	B/B	A/B	?/?
VP36	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
VP37	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP38	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP39	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP40	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
VP41	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
<b>Zumacal</b>																		
ZU1	?/?	?/?	A/A	B/B	B/B	A/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	A/B
ZU2	?/?	?/?	A/A	B/B	B/B	A/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
ZU3	?/?	?/?	A/A	C/D	B/B	A/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
ZU4	?/?	?/?	A/A	D/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
ZU5	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	?/?
ZU6	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	?/?	A/B	?/?
ZU7	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
ZU8	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	A/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
ZU9	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
ZU10	?/?	?/?	A/A	?/?	?/?	B/B	A/A	A/A	0/0	?/?	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	?/?
ZU11	?/?	C/C	A/A	D/D	B/B	A/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
ZU12	?/?	C/C	A/A	B/B	A/A	A/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
ZU13	?/?	C/C	A/A	?/?	?/?	A/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A

Población / individuo	LOCUS																	
	ACO	ADH	G6PDH	IDH-1	IDH-2	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	ME	PGI-1	PGI-2	PGI-3	PGM-1	PGM-2	SDH	PGD-1	PGD-2
ZU14	??	C/C	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	??
ZU15	??	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
ZU16	??	C/C	A/A	??	??	B/B	A/A	A/A	0/0	A/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	B/B
ZU17	??	C/C	A/A	B/B	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
ZU18	??	C/C	A/A	C/D	B/B	A/B	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
ZU19	??	C/C	A/A	C/D	B/B	B/B	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/B
ZU20	??	C/C	A/A	D/D	B/B	A/A	A/A	A/A	0/0	C/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	A/A
ZU21	??	C/C	A/A	??	??	A/A	A/A	A/A	0/0	??	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	??
ZU22	??	C/C	A/A	B/B	??	A/A	A/A	A/A	0/0	B/E	A/A	C/C	C/C	B/B	D/D	A/A	A/B	??

Tabla 2. Matriz de presencia/ausencia de bandas obtenidas mediante RAPDs para los cebadores OPM-8 y OPK-14 en las poblaciones de *P. canariensis* y *P. dactylifera* analizadas. ?: datos perdidos, N: número de individuos que presentan la banda, P: porcentaje de presencia de la banda en la población.

CEBADORES	OPM-8					OPK-14						
	M8-450	M8-500	M8-550	M8-900	M8-1000	K14-350	K14-420	K14-450	K14-650	K14-750	K14-950	K14->1600
ACUSA												
AC1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
AC2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
AC3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC4	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
AC5	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0
AC6	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0
AC7	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC8	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
AC9	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
AC10	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC11	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC12	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC13	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC14	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC15	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
AC16	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC17	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC18	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC19	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC20	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC21	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0
AC22	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC23	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC24	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
AC25	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
N	0	0	0	0	25	4	2	6	0	25	1	0
P	0	0	0	0	1	0,16	0,08	0,24	0	1	0,04	0
TAMARGADA												
TAM1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
TAM2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
TAM3	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
TAM4	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
TAM5	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
TAM6	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
TAM7	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?
TAM8	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
TAM9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
TAM10	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?

Tabla 2 (continuación I)

CEBADORES	OPM-8					OPK-14							
	POBLACIÓN / INDIVIDUO	M8-450	M8-500	M8-550	M8-900	M8-1000	K14-350	K14-420	K14-450	K14-650	K14-750	K14-950	K14->1600
TAM11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
TAM12	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?
TAM13	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
TAM14	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
TAM15	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
TAM16	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
TAM17	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
TAM18	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
TAM19	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
TAM20	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1
TAM21	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1
TAM22	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1
TAM23	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1
TAM24	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1
TAM25	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
TAM26	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
TAM27	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
TAM28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
TAM29	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
TAM30	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	1
TAM31	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
TAM32	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
TAM33	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
TAM34	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0
TAM35	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1
TAM36	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
TAM37	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
TAM38	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
TAM39	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
TAM40	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
TAM41	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
N	0	0	0	0	0	37	0	1	4	16	34	0	20
P	0	0	0	0	0	0,902	0,000	0,024	0,098	0,390	0,829	0,000	0,488
MIRCA													
MIR1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
MIR2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0
MIR3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
MIR4	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1
MIR5	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1
MIR6	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1
MIR7	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
MIR8	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
MIR9	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
MIR10	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1

Tabla 2 (continuación II)

CEBADORES	OPM-8					OPK-14						
	M8-450	M8-500	M8-550	M8-900	M8-1000	K14-350	K14-420	K14-450	K14-650	K14-750	K14-950	K14->1600
MIR11	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
MIR12	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MIR13	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	1	1
MIR14	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?
MIR15	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?
MIR16	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
MIR17	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0
MIR18	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0
N	1	2	3	3	15	0	1	8	1	14	7	10
P	0,056	0,111	0,167	0,167	0,833	0,000	0,056	0,444	0,056	0,778	0,389	0,556
CAMPUS TAFIRA												
TA1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1
TA2	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0
TA3	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0
TA4	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
TA5	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0
TA6	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
TA7	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
TA8	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
TA9	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0
TA10	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
TA11	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
TA12	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
TA13	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
TA14	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
TA15	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
TA16	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
TA17	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
TA18	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0
TA19	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0
TA20	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
TA21	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1
TA22	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
TA23	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
TA24	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
TA25	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1
TA26	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
TA27	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
TA28	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
TA29	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
TA30	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0
TA31	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	0	1
TA32	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1

Tabla 2 (continuación III)

CEBADORES	OPM-8					OPK-14						
	POBLACIÓN / INDIVIDUO	M8-450	M8-500	M8-550	M8-900	M8-1000	K14-350	K14-420	K14-450	K14-650	K14-750	K14-950
TA33	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1
TA34	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	0	1
TA35	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1
TA36	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0
TA37	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0
TA38	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0
TA39	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0
TA40	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
TA41	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
TA42	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
TA43	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1
TA44	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
TA45	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1
TA46	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
N	3	6	0	5	41	6	10	13	5	41	21	15
P	0,065	0,130	0,000	0,109	0,891	0,130	0,217	0,283	0,109	0,891	0,457	0,326
MASPALOMAS												
MAS1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0
MAS2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
MAS3	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
MAS4	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0
MAS5	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0
MAS6	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0
MAS7	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
MAS8	1	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?
MAS9	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0
MAS10	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
MAS11	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
MAS12	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
MAS13	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
MAS14	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
MAS15	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0
MAS16	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
MAS17	?	?	?	?	?	0	1	0	0	1	0	0
MAS18	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
MAS19	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0
MAS20	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0
MAS21	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	1	0
MAS22	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0
MAS23	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	1	0
MAS24	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
MAS25	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0
MAS26	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0

Tabla 2 (continuación IV)

CEBADORES	OPM-8					OPK-14						
	M8-450	M8-500	M8-550	M8-900	M8-1000	K14-350	K14-420	K14-450	K14-650	K14-750	K14-950	K14->1600
MAS27	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
MAS28	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
MAS29	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
MAS30	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0
MAS31	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0
MAS32	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0
MAS33	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0
MAS34	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	1	0
N	3	9	6	12	26	3	28	0	4	18	24	0
P	0,088	0,265	0,176	0,353	0,765	0,088	0,824	0,000	0,118	0,529	0,706	0,000
GRAN TARAJAL												
GT1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
GT2	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
GT3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
GT4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
GT5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
GT6	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
GT7	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
GT8	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0
GT9	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0
GT10	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0
GT11	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
GT12	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	1	0
GT13	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
GT14	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	1	0
GT15	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
GT16	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
GT17	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
N	0	2	3	15	0	0	5	9	0	0	17	0
P	0,000	0,118	0,176	0,882	0,000	0,000	0,294	0,529	0,000	0,000	1,000	0,000
ELCHE												
EL1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL2	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL3	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL4	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL5	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL6	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL7	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL8	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL9	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL10	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL11	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0



Tabla 2 (continuación V)

CEBADORES	OPM-8					OPK-14						
	M8-450	M8-500	M8-550	M8-900	M8-1000	K14-350	K14-420	K14-450	K14-650	K14-750	K14-950	K14->1600
EL12	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL13	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL14	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
EL15	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL16	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL17	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL18	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL19	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL20	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL21	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL22	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL23	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL24	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL25	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL26	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL27	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL28	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL29	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL30	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0
EL31	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL32	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL33	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL34	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL35	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL36	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL37	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL38	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL39	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
EL40	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
N	6	1	12	40	0	0	23	16	0	0	40	0
P	0,15	0,025	0,3	1	0	0	0,575	0,4	0	0	1	0
TOTAL												
N	13	20	24	75	144	13	70	56	26	132	109	45
P	0,059	0,090	0,109	0,339	0,652	0,059	0,317	0,253	0,118	0,597	0,493	0,204

## **VIII. BIBLIOGRAFIA**



**BIBLIOGRAFIA**

- Al, H. A. A. 1992. Electrophoretic analysis of three selected isoenzymes of date palm pollen grains. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 33(3): 241-246.
- Al, S. Y., Saleem, M., Al-Amad, S., Al-Awadi, S. and Al-Salameen, F. 1994. Isolation and analysis of the total genomic DNA from the date palm (*P. dactylifera* L.) and related species. *Acta Biotechnol.* 14(2): 163-168.
- Allphin, L., Windham, M. T. and Harper, K. T. 1998. Genetic diversity and gene flow in the endangered dwarf bear poppy, *Arctomecon humilis* (Papaveraceae). *Am. J. Bot.* 85: 1251-1261.
- Anzizar, I., Herrera, M. Rohde, W., Santos, A., Dowe, J., Goikoetxea, P. and Ritter, E. 1998. Studies on the suitability of RAPD and ISTR for identification of palms species (Aracaceae). *Taxon.* Vol. 47 (3): 635-645.
- Avise, J. C. 1975. Diferenciación genética durante la especiación. En: *Evolución Molecular*. Cap. 7. págs. 110-127. Omega. Barcelona.
- Avise, J. C. 1980. Systematic value of electrophoretic data. *Syst. Zool.* 23: 465-481.
- Ayala, F. J. and Powel, J. R. 1972. Allozymes as diagnostic characters of sibling species of *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 69: 1094-1096.
- Ayala, F. J. 1982. *Population and evolutionary genetics. A primer.* The Benjamin/Cummings Publishing. 268 págs.

- Ayala, F. J., Tracey, M. L., Barr, L. G. McDonald, J. F. and Pérez-Salas. 1974. Genetic variation in natural populations of five *Drosophila* species and hypothesis of the selective neutrality of proteins polymorphisms. *Genetics* 77: 343-384.
- Baaziz, M. and Saaidi, M. 1988. Preliminary identification of data palm cultivars by esterase isoenzymes and peroxidase activities. *Can. J. Bot.* 66(1): 89-93.
- Balakrishnan, V. and Sanghvi, L. D. 1968. Distance between populations on the basis of attribute data. *Biometrics* 24: 859-865.
- Barrow, S. C. 1998. A monograph of Phoenix L. (Palmae: Coryphoideae). *Kew Bull.* vol. 53 n°. 3, pp. 513-575.
- Batista, F., Bañares, A., Caujapé-Castells, J., Carqué, E., Marrero, M. and Sosa, P. 1999. Isozyme variation in three endemic species of *Cistus* (Cistaceae) from the Canary Islands: implications for species delimitation and conservation. En *Seventh Congress of the European Society for Evolutionary Biology*, 24. Universita Autònoma de Barcelona. Barcelona, Spain (Abstract).
- Batista, F., Bañares, A., Caujapé-Castells, J., Carque, E., Marrero-Gómez, M. and Sosa, P. A. 2001. Allozyme diversity in three endemic species of *cistus* (Cistaceae) from the Canary Islands: Intraespecific comparisons and implications for genetic conservartio. (en prensa).
- Baverstock, P. R. and Moritz, C. 1996. Project design. En *En Hillis, D. M., Moritz, C. and Mable, B. K. (Edts). Molecular Sytematics*, second edition. Pag. 17-27.
- Beccari, O. (1890). *Revista monográfica delle species del genera Phoenix L.* Malesia 3: 345-416.

- Ben, A. A., Stiti, K., Lepoivre, P., Jardin, P. 2000. Date palm cultivar identification using random amplified polymorphic DNA RAPD markers. *Cahiers Agricultures* 9 (2): 103-107.
- Bendiab, K., Baaziz, M., Brakez, Z. and Sedra, My. H. 1993 Correlation of isoenzyme polymorphism and Bayoud disease resistance in date palm cultivars and progeny. *Euphytica* 65(1): 23-32.
- Bendiab, K., Baaziz, M. and Majourhat, K. 1998. Preliminary date palm cultivar composition of Moroccan palm groves as revealed by leaf isoenzymes phenotypes. *Biochem. Syst. Ecol.* 26:71-82.
- Bennaceur, M., Lanaud, C., Chevallier, M. H. and Bounaga, N. 1991. Genetic diversity of the date palm (*Phoenix dactylifera* L.) from Algeria revealed by enzyme markers. *Plant Breed.* 107, 56-69.
- Benslimane, A. A., Rode, A. and Hartmann, C. 1994. Characterization of two minicircular plasmid-like DNAs isolated from date-palm mitochondria. *Curr. Genet.* 26(5-6): 535-541.
- Berg, E. E. and Hamrick, J. L. 1995. Fine-scale genetic structure of a turkey oak forest. *Evolution* 49: 110-120.
- Berthelot, S. 1839. «Miscellanies canariensis». In Webb, P. B. and S. Berthelot. *Hist. Nat. Iles Canariensis*, 1 (2): 185-194. Paris.
- Bethencourt, J. 1402. En "Le Canarien". Aula de Cultura de Tenerife, 1980. pag. 123
- Black, R. and Johnson, M. S. 1979. Asexual viviparity and population genetics of *Actinia tenebrosa*. *Mar. Biol.* 53: 27-31.
- B.O.C. nº 35. Orden de Protección de la flora vascular silvestre de las islas Canarias. 18 de Marzo de 1991.

- B.O.C. nº 61. Ley 7/1991. Símbolos de la naturaleza para las islas. 10 de Mayo de 1991.
- Booij, I., Monfort, S. and Ferry, M. 1995. Characterization of thirteen date palm (*Phoenix dactylifera*) cultivars by enzymes elecrophoresis using the PhastSystem. J. Plant Physiol. Vol 145. pp. 62-66.
- Borgen, L. 1970. Chromosome numbers of Macaronesian flowering plants. Nytt. Mag. Bot. 17: 145-161.
- Borgen, L. 1996. Genctic differentiation o endemic *Lobularia* (Brassicaccae) in the Canary Islands. Nord. J. Bot. 16: 487-503.
- Bradshaw, A. D. 1972. Some of the evolutionary consequences of being a plant. Evol. Biol. 5: 25-43.
- Brewer, G. J. 1970. An introduction to isozyme techniques. Academic Press.
- Brown, A. H. D. 1978. Isoenzyme, plant population genetic structure and genetic conservation. Theor. Appl. Genet. 52, 145-157.
- Brown, A. H. D. 1979. Enzyme polymorphisms in plant populations. Theor. Popul. Biol. 15:1-42.
- Brown, A. H. D. 1989. Genetic characterisation of plant mating systems. En: Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources (eds. Brown, A. H. D., Clegg, M. T., Kahler, A. L. and Wier, B. S.) pages. 145-162. Sinauer Associates Inc. MA.
- Buchert, G. P., Rajora, OM. P., Hood, J. V. and Dancik, B. P. 1997. Effects of harvesting on genetic diversity in old-growth eastern white pine in Ontario, Canada. Conserv. Biol.. vol. 11, No. 3, pages 747-758.

- Buth, D. G. 1984. The application of electrophoretic data in systematic studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 501-522.
- Carr, B. and Jonhson, G. 1980. Polyploidy. Plant and electrophoresis. W. Lewis Edits, Polyploidy. 521-528. Plenum Press. New York.
- Carracedo, J. C. 1984. Marco geográfico. En: L. Alonso [ed.], Geografía de Canarias. Geografía física, vol. 1, 9-16. Interinsular Canaria. Santa Cruz de Tenerife.
- Carracedo, J. C. 1994. The Canary Islands: an example of structural control on the growth of large oceanic-island volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 60: 225-241.
- Caujapé-Castells, J. and Pedrola-Monfort, J. 1997. Space-time patterns of genetic structure within a stand of *Androcymbium gramineum* (Cav.) McBride (Colchicaceae). *Heredity* 79: 341-349.
- Caujapé-Castells, J., Pedrola-Monfort, J. and Membrives, N. 1999. Contrasting patterns of genetic structure in the South African species *Androcymbium bellum*, *A. guttatum*, and *A. pulchrum* (Colchicaceae). *Biochem. Syst. Ecol.* 27: 591-605.
- Cavalli-Sforza, L. L. and Edwards, A. W. F. 1964. Analysis of human evolution. En: *Proc. 11<sup>th</sup> Intl. Cong. Genet.* Págs. 923-933.
- Cavalli-Sforza, L. L. and Edwards, A. W. F. 1967. Phylogenetic analysis: Models and estimation procedures. *Amer. J. Hum. Genet.* 19: 233-257.
- Ceballos, Fernandez de Cordoba, L. y Ortuño Medina, F. 1976. Vegetación y Flora de las Canarias Occidentales. Cabildo Insular de Tenerife.



- CEPLAM, 2000. Paisaje Protegido de La Rambla de Castro. Espacios Naturales Protegidos.  
<http://www.gobcan.es/medioambiente/biodiversidad/ceplam/areasprotegidas.html>.
- Chabaud, B. 1882. Le Phoenix canariensis. Provence Agric. Hortic. Illustr. 19, 293 – 297.
- Chakraborty, R. 1992. Sample size requirements for addressing the population genetic issues of forensic use of DNA typing. Human Biol. 64: 141-159.
- Charmet, G. and Balfourier, E. 1994. Isozyme variation and species relationships in the genus *Lolium* L. (ryegrasses, Graminaceae). Theor. Appl. Genet. 87: 641--649.
- Cheney, D. P. 1985. Electrophoresis. En: Handbook of phycological methods. Ecological field methods: Macroalgae. M. M. Littler and D. S. Littler (eds). Cambridge University Press. Págs. 87-114.
- Christ, D. H. 1885. Vegetation and Flora der Canarischen Inseln. Bot. Jahrb. Syst. 6: 469.
- Clayton, J. W. and Tretiak, D. N. 1972. Amine-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis. J. Fish. Res. Board Can. 29: 1169-1172.
- Cockerham, C. C. 1969. Variance of gene frequencies. Evolution 23: 72-84.
- Coesel, P. F. M. and Menken, S. B. J. 1986. Allozyme evidence for aneuploidy in *Closterium ehrenbergii meneghini* (Desmidiaceae. Chlorophyta). Phycologia. 25 (4): 579-582.
- Comes, H. P. and Abbott, R. J. 1998. The relative importance of historical events and gene flow on the population structure of a Mediterranean ragwort, *Senecio gallicus* (Asteraceae). Evolution, 52, 355-367.

- Convention on Biological Diversity. United Nations Environment Programme (UNEP). 1992.
- Corner, E.J. H. 1966. The Natural History of Plams. University of California Press, Berkeley.
- Corniquel, B. and Mercier, L. 1994. Date palm (*Phoenix dactylifera* L.) cultivar identification by RFLP and RAPD. *Plant Sci.* 101: 163-172.
- Corniquel, B. and Mercier, L. 1997. Identification of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) cultivars by RFLP: Partial characterization of a cDNA probe that contains a sequence encoding a zinc finger motif. *Int. J. Plant Sci.* 158(2): 152-156.
- Crawley, M. J. (ed.) 1997. *Plant Ecology*, 2<sup>nd</sup> edn. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Crawford, D. J. 1983. Phylogenetic and systematic inferences from electrophoretic studies. En: *Isoenzymes in plant genetics and breeding*. S. D. Tanksley and T. J. Orton (Edts). Part A. Elsevier. págs. 257-287.
- Crawford, D. J. 1989. Enzyme electrophoresis and plant systematics, pp. 146-164. En Soltis, D. E. and Soltis, P. S. (Eds), *Isoenzymes in Plant Biology*. Dioscorides Press, Portland, Oregon.
- Crawford, D. J. 1990. *Plant Molecular Systematics*. John Wiley and Sons, New York.
- Crawford, D. J. and Smith, E. B. 1982. Allozyme divergence between *Coreopsis basalis* and *C. wrightii* (Compositae). *Syst. Bot.* 7: 359-364.

- Crawford, D. J., Ornduff, R. and Vasey, M. C. 1985. Allozyme variation within and between *Lasthenia minor* and its derivate species *L. maritima* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 72: 1177-1184.
- Del Cañizo, J. A. 1991. PALMERAS. Ediciones Mundi-Prensa.
- Delgado, G. J. C. 1986. Propagación de Árboles Canarios. Cabildo Insular de Gran Canaria.
- Dellaporta, S. L., Wood, J., and Hicks, J. B. 1983. A plant DNA miniprep, version II. *Plant. Mol. Biol. Rep.* 1: 19-21
- Dobzhansky, T., Ayala, F. J., Stebbins, G. L. and Valentine, J. W. 1983. Evolución. Ediciones Omega. Barcelona. 558 pags.
- Doyle, J. 1991. DNA protocols for plants-CTAB total DNA isolation. En G. M. Hewitt and A. Johnston [eds.], *Molecular techniques in taxonomy*, 283-293. Springer-Verlag, Berlin.
- Eanes, W. and Kohen, R. K. 1978. An analysis of genetic structure in the monarch butterfly, *Danaus plexippus*. *Evolution* 32: 784-797.
- Edwards, A. L. and Wyatt, R. 1994. Population genetics of the rare *Asclepias taxana* and its widespread sister species, *A. perennis*. *Syst. Bot.* 19(2) 291-307.
- Eguiarte, L. E., Perez-Nasser, N. and Piñero, D. 1992. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. *Heredity.* 69: 217-228.
- Eguiarte, L. E., Búrquez, A., Rodriguez, J., Martinez-Ramos, M., Sarukhán, J. and Piñero, D. 1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical *Astrocaryum mexicanum*. *Evolution*, 47(1): 75-87.

- Elisiário, P. J., Justo, E. M. and Leitao, J. M. 1999. Identification of mandarin hybrids by isozyme and RAPD analysis. *Scientia Hortic.* 81:287-299.
- Ellstrand, N. C. and Elam, D. R. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 217-242.
- Epperson, B. K. 1993. Recent advances in correlation studies of spatial patterns of genetic variation. *Evol. Biol.* 27: 95-155.
- Eperson, B. K. and Li, Q. T. 1997. Gene dispersal and spatial genetic structure. *Evolution* 51 (3): 672-681
- Falk, D. A. & K. E. Holsinger. 1991. Genetics and conservation of rare plants. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Fondevilla, A. 1987. Taxonomía y especiación. En. *Genética en auicultura*. J. Espinosa de los Monteros y U. Labarta (Edts.). CAICYT. Págs. 77-122. publicidad
- Franceschinelli , E. V. and Kesseli, R. 1999. Population structure and gene flow of the Brazilian shrub *Helicteres brevispira*. *Heredity* 82: 355-363.
- Francisco-Ortega, J. , Jackcon, M. T., Catty, J. P. and Ford-Lloyd, B. V. 1992. Genetic diversity in *Chamaecytisus proliferus* complex (Fabaceae: Genisteae) in the Canary Islands in relation to in situ conservation. *Genet. Resour. Crop Evol.* 39: 149-158.
- Francisco-Ortega, J., Crawford, D. J., Santos-Guerra, A. and Sa-Fontinha, S. 1995. Genetic diversity among Mediterranean and Macaronesian genera of tite subtribe Chrysantheminao (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 82: 1321-1328.

- Francisco-Ortega, J., Santos-Guerra, A. and Carvalho, J. A. 1996. Isozyme differentiation in the endemic genus *Argyranthemum* (Asteraceae: Anthemideae) in the Macaronesian Islands. *Plant. Syst. Evol.* 202: 137-152.
- Francisco-Ortega, J., and Jansen, R. K. 1997. Origin and evolution of *Argyranthemum* (Asteraceae: Anthemideae) in Macaronesia. En T. J. Givnish and K. J. Sytsma [eds.], *Molecular evolution and adaptive radiation*, 407-431. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Francisco-Ortega, J., Santos-Guerra, A., Kim, S. C. and Crawford, D. J. 2000. Plant genetic diversity in the Canary Islands: A conservation perspective. *Am. J. Bot.* 87 (7): 909-919.
- Frankel, O. H. 1974. Genetic conservation: our evolutionary responsibility. *Genetics*, 78, 53-65.
- Frankel, O. H. 1982. The role of conservation genetics in the rare species. En: *Species at Risk: Research Australia*. (Eds. Groves, R. H. and Ride, W. D. L.) pages, 159-162. *Aust. Acad. Sci.*: Canberra.
- Frankel, O., H., Brown, A. D. and Burdon, J. J. 1995. *The conservation of plant biodiversity*. Cambridge Univ. Press.
- Gallagher, J. C. 1980. Populations genetics of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) in Narragansett Bay. *J. Phycol.* 16: 464-474.
- Gallagher, J. C. 1982. Physiological variation and electrophoresis banding patterns of genetically different seasonal populations of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 18: 148-162.
- Gallagher, K. G., Schierenbeck, K. A. and D'Antonio, C. M. 1997. Hybridization and introgression in *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae) in California. II Allozyme evidence. *Am. J. Bot.* 84 (7): 905-911.

- Gardner, P. R. 1997. Superoxide-Driven aconitase Fe-S center cycling. *Biosci. Rep.* 17: 33-42.
- Garnatje, T., Susanna, A. and Messeguer, R. 1998. Isozyme studies in the genus *Cheirolophus* (Asteraceae: Cardueae-Centaureinae) in the Iberian Peninsula, North Africa and the Canary Islands. *Plant Syst. Evol.* 213: 57-70.
- Gehring, J. L. and Delph, L.F. 1999. Fine-scale genetic structure and clinal variation in *Silene acaulis* despite high gene flow. *Heredity* 82: 628-637.
- Glass, G. 1764. Descripción de las islas Canarias 1764 (175 pp.). Instituto de Estudios Canarios, La Laguna, 1976.
- Godt, M. J. W. and Hamrick, J. L. 1998. Allozyme diversity in the endangered pitcher plant *Sarracenia rubra* ssp. *alabamensis* (Sarraceniaceae) and its close relative *S. rubra* ssp. *rubra*. *Am. J. Bot.* 85: 802-810.
- González Henríquez, N., Rodrigo Pérez, J.D. y Suárez Rodríguez, C. 1983. Flora y vegetación del archipiélago canario. Edirca Edts. 335 págs.
- Gordon, M., Huang, X., Pentoney, S. and Zare, R. 1988. Capillary electrophoresis. *Science*. 242: 224-228.
- Gorman, G. C. and Renzi, J. R. 1979. Genetic distance and heterozygosity estimates in electrophoretic studies: Effects of sample size. *Copeia* 1979: 242-49.
- Gottlieb, L. D. 1973. Genetic differentiation, sympatric speciation, and the origin of a diploid species of *Stephanomeria*. *Am. J. Bot.* 60: 545-553.
- Gottlieb, L. D. 1977. Systematics. *Ann. Mo. Bot. Gon.* 64: 161-180

- Gottlieb, L. D. 1979. The origin of phenotype in a recently evolved species. Pages. 264-286. En: Topics in plant population biology, eds. Solbrig, O. T., Jain, S., Johnson, G. B. and Raven, P. H. New York. Columbia Univ. Press.
- Gottlieb, L. D. 1981a. Electrophoresis evidence and plant populations. Prog. Phytochem. 7:1-46. En. Progress in Phytochemistry. Volume 7 (Edts.) L. Reinhold, J.B. Harbore and T. Swain. Programon Press.
- Gottlieb, L. D. 1981b. Gene numbers in species of Asteraceae that have different chromosome numbers. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 78: 3726-3729.
- Govindaraju, D. R. 1989. Variation in gene flow levels among predominantly self-pollination plants. J. Evol. Biol. 2: 173-181.
- Greef, B. and Triest, L. 1999. The use of random amplified polymorphic DNA (RAPD) for hybrid detection in *Scirpus* from the river Schele (Belgium). Mol. Ecol. 8: 379-386
- Guo, S. W. and Thompson, E. A. 1992. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportions for multiple alleles. Biometrics 48:361-372.
- Gutierrez, R. J., Zink, R. M. and Yang, S. Y. 1983. Genetic variation, systematic and biogeographic relationships of some Galliform birds. Auk. 100: 33-40.
- Griffiths, A. J. F., Miller, J. H., Suzuki, D. T., Lewontin, R. C. and Gelbart, W. M. 1997. Genética. McGraw-Hill•Interamericana. Pag.341-377.
- Hafner, M. S. and Nadler, S. A. 1988. Phylogenetic trees support the coevolution of parasites and their hosts. Nature 332: 258-259.
- Haldane, J. B. S. 1954. An exact test for randomness of mating. J Genet 52: 631-635.

- Hames, B. and Rickwood, D. 1982. Gel electrophoresis of proteins: A practical approach. IRL Press London: 290 págs.
- Hamrick, J. L. and Godt, M. J. W. 1990. Allozyme diversity in plant species. En: Plant populations genetics, breeding and genetic resources. Brown, H. D., Clegg, M. T., Kahler, A. L. and Weir, B. S. (eds.) Sinauer, Sunderland, MASS.
- Hamrick, J. L., Godt, M. J. W., Murawski, D. A. and Loveless, M. D. 1991. Correlation between species traits and allozyme diversity: implications for conservation biology. pages, 75-86. En: Falk, D. A. and Holsinger, K. E., eds. Genetics and conservation of rare plants. Pages: 195-208. Oxford Univ. Press, New York.
- Hamrick, J., Linhart, Y. and Mitton, J. B. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 173-200.
- Hamrick, J. L. 1983. The distribution of genetic variation within and among natural plant populations. En: Genetics and Conservation. (Eds. Schonewald-Cox, C. M., Chambers, S. M., MacBryde, B. and Thomas, W. L.) pages, 335-348. Benjamin/Cummings: London.
- Harada, T., Matsukawa, K., Sato, T., Ishikawa, R., Nizeki, M. and Saito, K. 1993. DNA-RAPDs detect genetic variation and paternity in *Malus*. *Euphytica* 65: 87-91.
- Hardy, G. H. 1908. Mendelian proportion in a mixed population. *Science* vol. 18 (5): 49-50
- Harris, H. and Hopkinson, D. 1976. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. North Holland. Amsterdam.



- Harrison, N. A., Vourne, C. M., Cox, R. L., Tsai, J. H., and Richardson, P. A. (1992). DNA probes for detection of mycoplasma-like organisms associated with lethal yellowing disease of palms in Florida. *Phytopathology* 82(2): 216-224.
- Hartl, D. L. and Clark, A. G. 1997. Principles of population genetics. Sinauer Publ., Sunderland, MA.
- Hastings, A. and Harrison, S. 1994. Metapopulation dynamics and genetics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 25, 167-188.
- Hebert, P. D. N. and Crease, T. 1983. Clonal diversity in populations of *Daphnia pulex* reproducing by obligate parthenogenesis. *Heredity* 51: 353-369.
- Hedren, M. 1997. Genetic variation and hybridization in Swedish *Schoenus* (Cyperaceae). *Pl. Syst. Evol.* 204: 21-37.
- Hedrick, P. W. 1971. A new approach to measuring genetic similarity. *Evolution.* 25: 276-280.
- Heywood, J. S. 1991. Spatial analysis of genetic variation in plant populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 22: 335-355.
- Hillis, D. M., Moritz, C. and Mable, B. K. 1996. Molecular systematics. second edition. Sinauer Publ., Sunderland, MA.
- Hodel, D. R. 1995. *Phoenix*: The date palms. *Palm. J.* 122: 14-36.
- Hogbin, P. M., Ayre, D. J. and Whelan, R. J. 1998. Genetic variation and reproductive success of road verge populations of the rare shrub *Grevillea barklyana* (Proteaceae). *Heredity* 80: 180-186.

- Holsinger, K. E. and Gottlieb, L. D. 1991. Conservation of rare and endangered plants: principles and prospects. En: Falk, D. A. and Holsinger, K. E., eds. Genetics and conservation of rare plants. Pages: 195-208. Oxford Univ. Press, New York.
- Hort, Sir. A. (1916). Theophrastus' Enquiry into Plants and minor works on odours and weather signs bk. 6, cap. 37. With an English translation by Sir Arthur Hort, Heinemann, London.
- Innes, D. J. 1987. Genetic structure of asexually reproducing *Enteromorpha linza* (Ulvaes: Chlorophyta) in Long Island Sound. *Mar. Biol.* 94: 459-467.
- International Union of Biochemistry. 1984. Enzyme nomenclature. Recommendations (1978) of the Nomenclature Committee of the International Union of Biochemistry. Academic Press. New York.
- Jaenike, J. E. D., Parker, J. and Selander, R. K. 198. Clonal niche structure in the parthenogenetic earthworm *Octolasion tyrtaeum*. *Am. Nat.* 116: 196-205.
- Jenczewski, E., Prospero, J. M. and Ronfort, J. 1999. Differentiation between natural and cultivated populations of *Medicago sativa* (Leguminosae) from Spain: analysis with random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers and comparison to allozyme. *Mol. Ecol.* 8: 1317-1330.
- Johnson, N. K., Zink, R. M., Barrowclough, G. F. and Marten, J. A. 1984. Suggested techniques for modern avian systematics. *Wilson Bull.* 96: 543-560.
- Johnson, N. K., Zink, R. M. and Marten, J. A. 1988. Genetic evidence for relationships in the avian family Vireonidae. *Condor* 90: 428-445.

- Karron, J. D., Linhart, Y. B., Chaulk, C. A. and Robertson, C. A. 1988. The genetic structure of populations of geographically restricted and widespread species of *Astragalus* (Fabaceae). *Am. J. Bot.* 75: 1114-1119.
- Kephart, S. R. 1990. Starch gel electrophoresis of plant isoenzymes: A comparative analysis of techniques. *Am. J. Bot.* 77: 693-712.
- Kilias, J. 1987. Protein characters as a taxonomic tool in lichen systematics. *Bibl. Lichenol.* 25: 445-455.
- Kim, S.-C., Crawford, D. J., Francisco-Ortega, J. and Santos-Guerra, A. 1999. Adaptive radiation and genetic differentiation in the woody *Sonchus* alliance (Asteraceae: Sonchinae) in the Canary Islands. *Plant Syst. Evol.* 215: 101-118.
- King, E. 1971. Extraction of cotton leaf enzymes with borate. *Phytochemistry* 10: 2337-2341.
- King, J. L. and Ohta, T. H. 1975. Polyallelic mutational equilibria. *Genetics* 79: 681-691.
- King, J. L. and Wilson, A. C. 1975. Evolution at two levels: Molecular similarities and biological differences between humans and chimpanzees. *Science* 188: 107-166.
- Knowles, P., Perry, D. J. and Foster, H. A. 1992. Spatial genetic structure in two tamarack [*Larix laricina* (Du Roi) K. Loch] populations with differing establishment histories. *Evolution*, 46:572-576.
- Kuehn, M. M., Minor, J. E. and White, B. N. 1999. An examination of hybridization between the cattail species *Typha latifolia* and *Typha angustifolia* using random amplified polymorphic DNA (RAPD) and chloroplast DNA markers. *Mol. Ecol.* 8 (12): 1981-1990.

- Kunkel, G. and Kunkel, M. A. 1974. Flora de Gran Canaria. Arboles y arbustos arboreos. Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria. Las Palmas de Gran Canaria. Vol 1: 4-5.
- Kyburz, R. 1995. Palms in Europe: The palms of Elche. Journal of the International Palms Society. Vol.39 (4): 215-218.
- Lázaro, A. and Aguinagalde, I. 1998. Genetic diversity in *Brassica oleraceae* L. (Cruciferae) and wild relatives ( $2n = 18$ ) using isozymes. Ann. Bot. 82: 821-828.
- Levin, D. A. and Crepet, W. L. 1973. Genetic variation in *Lycopodium lucidulum*. a phylogenetic relict. Evolution 27: 622-632.
- 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: 245-263.
- Levin, D. A. and Kerster, H. W. 1974. Gene flow in seed plants. Evol. Biol. 7: 139-220.
- Lewis, P. O. 1993. GeneStat-PC 3.31. North Carolina State University. Raleigh. North Carolina.
- Lewis, P. O. and Zaykin, D. 2001. Genetic Data Analysis: Computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d16c). Free program distributed by the authors over the internet from <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>.
- Lewontin, R. C. 1972. The apportionment of human diversity. Evol. Biol. 6: 381-398.

- Linhart, Y. B. 1974. Intrapopulation differentiation in annual plants. I. *Veronica peregrina* L. raised under non-competitive conditions. *Evolution* 28: 232-243.
- Linhart, Y. B., Mitton, J. B., Sturgeon, K. B. and Davis, M. L. 1981. Genetic variation in space and time in a population of ponderosa pine. *Heredity*. 46: 407-426
- Loomis, W. D. 1974. Overcoming problems of phenolics and quinones in the isolation of plant enzymes and organelles. En: *Methods in Enzymology*. S. Fleischer and L. Packer (Edts). Vol. 31. pages 528-545.
- Loveless, M. D. and Hamrick, J. L. 1988. Genetic organization and evolutionary history in two North American species of *Cirsium*. *Evolution*, 42: 254-265.
- Mabee, P. M. and Humphries, J. 1993. Coding polymorphic data: Examples from allozymes and ontogeny. *Syst. Biol.* 42: 166-181.
- Malinowsky, K. 1974. "*Codium fragile*": The Ecology and Population Biology of a Colonizing Species. "Ph. D. dissertation. Yale University. New Haven. Conn. 135 págs.
- Matson, R. H. 1984. Applications of electrophoretic data in avian systematics. *Auk* 101: 717-729.
- Maurer, H. R. 1971. Disc electrophoresis and Related Techniques of Polyacrylamide Gel Electrophoresis. W. De Gruyter. Berlin: página 219.
- McCauley, D. E. 1994. Contrasting the distribution of chloroplast DNA and allozyme polymorphism among local populations of *Silene alba*: implications for studies of gene flow in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 91, 8127-8131.

- McCauley, D. E. 1998. The genetic structure of a gynodioecious plant: nuclear and cytoplasmic genes. *Evolution*, 52, 255-260.
- McClenaghan, L. R. and Beauchamp, A. C. 1986. Low genetic differentiation among isolated populations of the California fan palm (*Washingtonia filifera*). *Evolution* 40(2), 315-322.
- Meizel, S. and Markert, G. L. 1967. Malate dehydrogenase isozymes of the marine snail *Ilyanassa obsoleta*. *Arch. Biochem. Biophys.* 122: 753-765.
- Montelenogo, V. 1992. El Oasis de Maspalomas: ¿Un palmeral de origen antrópico?. *Noticias del Museo Canario*, N° 3. pag. 10.
- Montesinos Barrera, J. 1979. La Palmera Canaria. Aspectos botánicos y culturales. *Aguayro*, 111.
- Moore, H. E. 1971. *Phoenix canariensis* and *P. cycadifolia*. *Principles* 15 (1): 33-35.
- Morales, F. 1984. Crónica de Escudero, 1639.
- Moran, P.A. P. 1948. The interpretation of statistical maps. *J. R. Stat. Soc. Series B*, vol. 37, pp. 243-251.
- Moran, G. F. and Hopper, S. D. 1987. Conservation of the genetic resources of rare and widespread eucalypts in remnant vegetation. En: *Nature Conservation: The Role of Remnants of Native Vegetation*. (Eds. Saunders, D. A., Arnold, G. W., Burbidge, A. A. and Hopkins, A. J. M.) pages, 151-162. Surrey Beatty and Sons: Sydney.
- Morikawa, T. and Leggett, J. M. 1990. Isozyme polymorphism in natural populations of *Avena canariensis* from the Canary Islands. *Heredity* 64: 403-411.

- Morici, C. 1998. Phoenix in the wild. *Principes*, 42 (2), pp. 85-89, 92-93.
- Mösges, G., Friedt, W., 1994 Genetic 'fingerprinting' of sunflower lines and F1 hybrids using W isozymes, simple and repetitive sequences as hybridization probes, and random primers for PCR. *Plant Breed.* 113: 114-124.
- Murphy, R. W. 1988. The problematic phylogenetic analysis of interlocus heteropolymer isozyme characters: A case study from sea snakes and cobras. *Can. J. Zool.* 66: 2628-2633.
- Murphy, R. W. 1993. The phylogenetic analysis of allozyme data: Invalidation of coding alleles by presence/absence and recommended procedures. *Biochem. Syst. Ecol.* 21: 25-38.
- Murphy, R. W., Sites, J. W., Buth, D. G. and Haufler, C. H. 1996. Proteins: Isoenzyme electrophoresis. En Hillis, D. M., Moritz, C. and Mable, B. K. (Edts). *Molecular Systematics*, second edition. Pag. 51-120.
- Murphy, R. W. 1983. Paleobiogeography and genetic differentiation of the Baja California herpetofauna. *Occ. Pap. California Acad. Sci.* 137: 1-48.
- Nagy, E. S. 1997. Selection for native characters in hybrids between two locally adapted plant subspecies. *Evolution*, 51 (5): 1469-1480.
- Naranjo Rodríguez, R. 1999. Maspalomas Espacio Natural. Ayuntamiento de San Bartolomé de Tirajana.
- Naranjo Rodríguez, R. y Cardona Sosa, M. 1995. Dunas de Maspalomas. Reserva Natural Especial. Ed. 8 Islas.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Nat.* 106: 283-292.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 70: 3321-3323.

- Nei, M., Maruyama, T. And Chakraborty, R. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 29: 1-10.
- Nei, M. 1977. *F*-statistics and analysis of gene frequency in subdivided populations. *Ann. Human Genet. London*, 41:225-233.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.
- Neubert, W. 1873. Über Palmen Deutsch. *Mag. Garten-Blumenk.* 26: 203-205.
- Nicoloso da Recco, 1341. Tomado de "Etnografía y anales de la conquista de las Islas Canarias", por B. Webb y S. Berthelot. Ediciones El Museo Canario. Las Palmas 1977. Tomo I, pag. 36-37.
- Niebla Tome, J. E., 1990. Phoenix canariensis. *La Palmera Canaria. Agricultura* 59 : 522-527.
- Oden, N. L. 1984. Assessing the significance of a spatial correlogram. *Geogr. Anal.* 16: 1-16.
- Oelshlegel, F. J. and Stahmann, M. A. 1973. The electrophoretic technique: A practical guide for its application. *Bull. Torr. Bot. Club.* 100: 260-271.
- Oliva Tacoronte, D., 1985. LA PALMERA. Cabildo Insular de Gran Canaria.. Centro de la Cultura Popular Canaria.
- Olivier, L., Bastouill, C., Ochin, I. and Louvet, J. M. 1986. Misión sobre la palmera canaria. Sin publicar.



- Oliveira, J. A., Ariiones, E. and Bregu, R. 1995. Diversidad genética en poblaciones naturales de *Lolium canariensis*. En Actas de la XXXV reunión científica de la Sociedad Española para el Estudio de Pastos. 21-24. Centro de Investigación y Tecnología Agrarias
- Ouborg, N. J., van Treuren, R. and van Damme, J. M. M. 1991. The significance of genetic erosion in the process of extinction II. Morphological variation and fitness components in populations of varying size of *Salvia pratensis* L. and *Scabiosa columbaria* L. *Oecologia* 86: 359-367.
- Ozaki, T., Shimada, T., Nakanishi, T., Yamamoto, J., Yoshida, M., 1995. RAPD analysis for parentage determination in *Prunus mume* Sieb. et Zucc. *J. Jpn. Soc. Hortic. Sci.* 64(2): 235-242.
- Paredes, G. R. y De Saá R. L. 1993. Naturaleza Canaria. Una historia natural ilustrada. Gobierno de Canarias.
- Pedrola-Monfort, J. and Caujapé-Casrells, J. 1994. Allozymic and morphological relationships among *Androcymbium gramineum*, *A. europeum* and *A. psammophilum* (Colchicaceae). *Plant Syst. Evol.* 191: 111-126.
- Pedrola-Monfort, J. and Caujapé-Casrells, J. 1996. Genetic and morphological divergence in *Androcymbium gramineum* complex (Colchicaceae). *Plant Syst. Evol.* 201: 149-162.
- Pleasants, J. M. and Wendel, J. F. 1989. Genetic diversity in a clonal narrow endemic, *Erythronium propullens*, and its progenitor, *Erythronium albidum*. *Am. J. Bot.* 76: 1136-1151.
- Pooler, M. R., Scorza, R., 1995. Aberrant transmission of RAPD markers in haploids, doubled haploids, and F1 hybrids of peach: observations and speculation on causes. *Scientia Hort.* 64: 233-241.

- Poulik, M. D. 1957. Starch gel electrophoresis in a discontinuous system of buffers. *Nature* 18: 1477-1479.
- Prevosti, A. 1974. La distancia genética entre poblaciones. *Miscellanea Alcobé*. Págs. 109-118.
- Prout, T. 1981. A note on the Island Model with sex dependent migration. *Theor. Appl. Genet.*, 59, 327-332.
- Prober, S. M., Tompkins, G., Moran, F. and Bell, J. C. 1989. The conservation of *Eucalyptus paliformis* L. Johnson et Blaxel and *E. parviflora* Cambage, two rare species from south-eastern Australian. *Aust. J. Bot.* 79-95.
- Purdy, B. G. and Bayer, R. J. 1996. Genetic variation in populations of the endemic *Achillea millefolium* ssp. *megacephala* from the Athabasca sand dunes and the widespread ssp. *lanulosa* in western North America. *Can. J. Bot.* 74: 1138-1146.
- Quintero, L. A. 1985. MIEL Y PALMA. Gobierno Autónomo de Canarias.
- Raymond, M. and Rousset, F. 1997. GENEPOP. Version 3.1. Laboratoire de Génétique et Environnement. Université de Montpellier II. Montpellier. France.
- Regel, E. 1879. *Phoenix cycadifolia* h. Athen. *Gartenflora* 28: 131.
- Reyes Betancort, J. A., Wilpret de la Torre, W., y Leon Arencibia, M. C. 1999. El paisaje vegetal de Lanzarote a partir de fuentes escritas (siglos XV-XX). *Estudios Canarios. Anuario del Instituto de Estudios Canarios*.
- Rieseberg, L. H., Zona, S., Abernomb, L. and Martin, T. D. 1989. Hybridization in the island endemic, Catalina Mahogany. *Conserv. Biol.* 3(1):52-58.

- Rodríguez, T. J. M., Santana, S. A. and Moreno, M. C. 1997. Distribución actual de las comunidades de palmera en Gran Canaria. En: Second International Symposium on Ornamental Palms and other Monocots from the Tropics. Islas Canarias.
- Rogers, J. S. 1972. Measures of genetic similarity and genetic distance. En: Studies in Genetics VII. Págs. 145-1453. University of Texas.
- Rohlf, F. J. 1988. NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system version 1.50. Setauket: Exeter Software.
- Saker, M. M., Bekheet, S. A., Taha, H. s., fahmy, a. s. and Moursy, h. a. 2000. Detection of somaclonal variations in tissue culture-derived date palm plants using isoenzyme analysis and RAPD fingerprints. Biol. Plant. 43(3): 347-351.
- Samarawira, I. 1988. Genetic analysis of traits related to seed germination among provenances of date palm (*Phoenix dactylifera*, L.). Silvae Genet. 37 (5-6): 171-175.
- Sampson, J. F., Hopper, S. D. and James, S. H. 1988. Genetic diversity and the conservation of *Eucalyptus cruces* Maiden. Aust. J. Bot. 36: 447-460.
- Sanghvi, L. D. 1953. Comparison of genetical and morfological methods for a study of biological differences. Amer. J. Phys. Anthrop. 11: 385-404.
- Santana, S. A. 1992. Paisajes históricos de Gran Canaria. Cabildo Insular de Gran Canaria.
- Santana, S. A., Rodríguez T. J. R. y Moreno, M. C. J. 1997. Cartografía de los palmerales de Gran Canaria. Cabildo Insular de Las Palmas de Gran Canaria.

- Santana, S. A. and Toledo, R. J. M. 1997. Introducción and dispersión de *Phoenix dactylifera* en el archipiélago canario: elementos de discusión. En: Second International Symposium on Ornamental Palms and other Monocots from the Tropics. Islas Canarias.
- Sahuquillo, E. and Lumaret, R. 1995. Variation in the subtropical group *Dactylis glomerata* L. 1. Evidence from allozyme polymorphism. *Biochem. Syst. Ecol.* 23: 407-418.
- Schaal, B. A. 1974. Balancing selection and population structure in *Liatris cylindraceae*. Ph. D. Dissertation. Yale University, New Haven. 210 pags.
- Schaal, B. A. 1975. Population structure and local differentiation in *Lyatris cylindracea*. *Am. Nat.* 109: 511-528.
- Schick, J. M. and Lamb, A. N. 1977. Asexual reproducing and genetic population structure in the colonizing sea anemone *Haliplanella luciae*. *Biol. Bull.* 153: 604-617.
- Schnabel, A. and Hamrick, J. L. 1990. Organization of genetic diversity within and among populations of *Gleditsia triacanthos* (Leguminosae). *Am. J. Bot.* 77 (8): 1060-1069.
- Schnabel, A., Laushman, R. H. and Hamrick, J. L. 1991. Comparative genetic structure of two co-occurring tree species: *Maclura pomifera* (Moraceae) and *Gleditsia triacanthos* (Leguminosae). *Heredity* 67: 357-364.
- Schoen, D. J. 1982. Genetic variation and the breeding system of *Gilia achilleifolia*. *Evolution.* 36:361-370.
- Schoen, D. J. and Latta, R. G. 1989. Spatial autocorrelation of genotypes in populations of *Impatiens pallida* and *Impatiens capensis*. *Heredity* 63: 181-189.

- Sedra, M. H., Lashermes, P., Trouslot, P., Combes, M. C. and Hamon, S. 1998. Identification and genetic diversity analysis of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) varieties from Morocco using RAPD markers. *Euphytica* 103(1): 75-82.
- Sekhar, K. N. C. and D. A. Demason (1988). Quantitative ultrastructure and protein composition of date palm (*Phoenix dactylifera*) seeds: A comparative study of endosperm vs. embryo. *Am. J. Bot.* 75(3): 323-329.
- Serrada, J., Pascual, L., Díaz, G., Marrero, A. y Suárez, C. 1988. Enciclopedia de la Naturaleza de España. Año Europeo del Medio Ambiente. Ed. Debate/Circulo. Pag.: 50-62.
- Shapcott, A. 1994. Genetic and Ecological variation in *Atherosperma moschatum* and the implications for conservation of its biodiversity. *Aust. J. Bot.* 42: 663-686.
- Shapcott, A. 1995a. The spatial genetic structure in natural populations of the Australian temperate rainforest tree *Atherosperma moscatum* (Labill.) (Monimiaceae). *Heredity* 74: 28-38.
- Shapcott, A. 1995b. The patterns of genetic diversity in *Carpentaria acuminata* (Aracaceae), and rainforest history in northern Australia. *Mol. Ecol.*, 7, 833-847.
- Shapcott, A. 1998. The patterns of genetic diversity in *Carpentaria acuminata* (Arecaceae), and rainforest history in northern Australia. *Mol. Ecol.* 7, 833-847.
- Shapcott, A. 1999. Comparison of the population genetics and densities of five *Pinanga* palm species at Kuala Belalong, Brunei. *Mol. Ecol.* 8, 1641-1654.

- Shields, C. R., Orton, T. J. and Stuber, C. W. 1983. An outline of general resource needs and procedures for the electrophoretic separation of active enzymes from plant tissue. En : Isozymes in plant genetics and breeding. S. D. Tanksley and T. J. Orton (Edts). Part A. Elsevier.. Amsterdam. pages 443-468.
- Siedlewska, A and Prus-Glowascki, W. 1994. Allozyme variability of putative hybrid swarm (*Pinus mugo* Turra x *P. sylvestris* L.) from Topielisko peat-bog near Zieleniec. Genet. Pol. 35 (4), pp. 285-302.
- Schierwater, B. and Ender, A. 1993. Different thermostable DNA polymerase may amplify different RAPD products. Nucleic Acids Research, 21: 4647-4648.
- Skulachev, V. P. 1999. Mitochondrial physiology and pathology; concepts of programmed death of organelles, cells and organisms. Mol. Aspects Med. 20: 139-184.
- Slatkin, M. 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. Evolution 39: 53-65.
- Smith, J.F., Burke, C.C., Wagner, W.L., 1996. Interspecific hybridization in natural populations of *Cyrtandra* (Gesneriaceae) on the Hawaiian Islands: evidence from RAPD markers. Pl. Syst. Evol. 200: 61-77.
- Smith, M. W., Aquadro, C. F., Smith, M. H., Chesser, R. K. and Ethes, W. J. 1982. Bibliography of electroforetic studies of biochemical variation in Natural vertebrate population. Texas Tech Press, Lubbock.
- Sokal. R. R. and Oden, N. L. 1978. Spatial autocorrelation in biology. 2. Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest. Biol. J. Linn. Soc. 10: 229-249.
- Sokal, R. R. 1979. Testing statistical significance of geographical variation patterns. Syst. Zool. 28: 227-232.

- Sokal, R. R. and Wartenberg, D. E. 1983. A test of spatial autocorrelation analysis using an isolation-by-distance model. *Genetics* 105: 219-237.
- Soltis, D. E., Haufler, C. H., Darrow, D. C. and Gastony, G. J. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: A compilation of grinding buffers, Gel and electrode buffers, and staining schedules. *Amér. Fern. J.* 73: 9-27.
- Soltis, P. S. and Soltis, D. E. 1988. Genetic variation and population structure in the fern *Blechnum spicant* (Blechnaceae) from western north america. *Am. J. Bot.* 75(1):37-44.
- Sosa, P. A. 2001. Genes, poblaciones y especies. Martín Esquivel y Fernández Palacios [edts.], Editorial Turquesa. (en prensa).
- Sosa, P. A., Bouza, N., Cabrera-Pérez, M. A. and Luque, A. 1998. Genetic variation in *Phoenix canariensis* and *P. dactylifera* (Arecaceae) populations of Gran Canaria using isozyme electrophoresis. *Bol. Mus. Mun. Funchal, Sup. no. 5*:443-448.
- Soulé, M. E. and Simberloff, D. 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves?. *Biol. Conserv.* 35, 19-40.
- Stegemann, H., Afify, A. E. M. R. and Hussein, R. F. 1987. Identification of date (*Phoenix dactylifera*) cultivars by protein patterns. *Phytochemistry*. Vol. 26 (1): 146-153.
- Stuber, C. W. and Jhonson, F. W. 1977. Genetic control and racial variation of  $\beta$ -glucosidase isozymes in maize (*Zea mays* L.). *Biochem. Genet.* 15: 383-394.
- Suomalainen, E., Saura, A. and Lokki, J. 1976. Evolution of parthenogenetic insects. *Evol. Biol.* 9: 209-257.

- Swofford, D. L. and Selander, R. B. 1981. BIOSYS-1: a computer program for the analysis of allelic variation in genetics. Release 1. User's manual. University of Illinois, Urbana, Ill.
- Sytsma, K. J. and Schaal, B. A. 1985. Genetic variation, differentiation, and evolution in a species complex of tropical shrub based on isozymic data. *Evolution*. 39(3):582-593.
- Takahashi, M. Mukouda, M. and Kono, K. 2000. Differences in genetic structure between two Japanese beech (*Fagus crenata* Blume) stands. *Heredity* 84: 103-115.
- Tanksley, S. D. and Orton, T. J. 1983. *Isoenzymes in Plant Genetics and Breeding*. Elsevier, Amsterdam.
- Tarayre, M., Saumitou-Laprade, P., Cuguen, J., Couvet, D. and Thompson, J. D. 1997. The spatial genetic structure of cytoplasmic (cpDNA) and nuclear (allozyme) markers within and among populations of the gynodioecious *Thymus vulgaris* (Labiatae). *Am. J. Bot.*, 84, 1675-1684.
- Thorpe, J. P. 1979. Enzyme variation and taxonomy: The estimation of sampling errors in measurements of interspecific genetic similarity. *Biol. J. Linn. Soc.* 11: 369-386.
- Thorpe, J. P. 1982. The molecular clock hypothesis: Biochemical evolution, genetic differentiation and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 139-168.
- Torres, A. M., Soost, R. K. and Diederhoben, U. 1978. Leaf isozymes as genetic markers in citrus. *Am. J. Bot.* 65: 869-881.
- Torres, A. M and Tisserat, B. 1980. Leaf isozymes as genetic markers in date palms. *Am. J. Bot.* 67(2):162-167.



- Torriani, L. 1599. Descripción e Historia del reino de las Islas Canarias antes Afortunadas, con el parecer de sus fortificaciones, 1599 (298 pp.). Imprenta Goya. Santa Cruz de Tenerife, 1978.
- Trifi, M., Rhouma, A. and Marrakchia, M. 2000. Phylogenetic relationships in Tunisian date-palm (*Phoenix dactylifera* L.) germplasm collection using DNA amplification fingerprinting. *Agronomie* 20(6): 665-671.
- Turner B. J. 1974. Genetic divergence of Death Valley pupfish species. Biochemical versus morphological evidence. *Evolution* 28: 281-294.
- Van der Bank, H., Van der Bank, M. and Van Wyk, B. E. 2000. A review of the use of allozyme electrophoresis in plant systematics. *Biochem. Syst. Ecol.* 29: 469-483.
- Wahlund, S. 1928. The combination of populations and the appearance of correlation examined from the standpoint of the study of heredity. *Heredity* 11: 65-106.
- Wartenberg, D. 1989. SAAP version 4.3. Spatial autocorrelation Analysis Program. Distributed by the author.
- Waser, N. M. 1987. Spatial genetic heterogeneity in a population of the montane perennial plant *Delphinium nelsonii*. *Heredity*. 58: 249-256.
- Webb, P. B. and Berthelot, S. 1847. Histoire Naturelle des Iles Canaries 3 (2): 289. Paris.
- Weeden, N. F., and Wendel, J. F. 1989. Genetics of plant isoenzymes. En D. Soltis and P. Soltis (Edts). *Isozymes in plant biology*. Dioscorides Press. Portland.
- Weir, B. S. and Cockerham, C. C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38(6):1358-1370.

- Weir, B. S. 1990. Genetic data analysis. Sinauer Publ., Sunderland, MA.
- Weir, B. S. 1996. Genetic data analysis II. Sinauer Publ., Sunderland, MA.
- Weir, B. S. 1996. Intraespecific differentiation. En Hillis, D. M., Moritz, C. and Mable, B. K. (Edts). Molecular Systematics, second edition. Pag. 385-394.
- Wendel, J. F. and Weeden, N. F. 1983. Isozymes in plant biology. Department of Botany, Washington State University, vol.4, pages 5-45.
- Werth, C. R., Guttman, S. I. and Eshbaugh, W. H. 1985. Electrophoretic evidence of reticulate evolution in the Appalachian *Asplenium* complex. *Syst. Bot.* 10: 184-192.
- Werth, C. 1989. The use of isozyme data for inferring ancestry of polyploid pteridophytes. *Biochem. Syst. Ecol.* 17: 117-130.
- Writter, M. S. and Carr, G. D. 1988. Adaptive radiation and genetic differentiation in the Hawaiian silverword alliance (Compositae: Madiinae). *Evolution* 42: 1278-1287.
- Williams, J. K., Kubelik, A. R., Livak, K. J., Rafalski, J. A. and Tingey, S. V. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful genetic markers. *Nucleic Acids Research* 18: 6531-6535.
- Wolfe, A. D. and A. Liston. 1998. Contributions of PCR based methods to Plant Systematics and Evolutionary Biology. Pp. 43-83 in D. Soltis, P. Soltis and J. Doyle (eds.) *Plant Molecular Systematics II*. Chapman and Hall, New York.
- Worman, P. L. and Niswander, J. D. 1970. Populations studies on Southwestern Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. *Amer. J. Hum. Genet.* 22: 24-49.

- Wright, S. 1922. Coefficients of inbreeding and relationship. *Am. Nat.* 56: 330-338.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16:97-159.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.* 15: 323-354.
- Wright, S. 1978. *Evolution and the Genetics of Populations, Vol 4: Variability within and among Natural Populations.* University of Chicago Press, Chicago, 565 pp.
- Xie, C.Y., Dancik, B. P. and Yeh, F.C. 1992. Genetic structure of *Thuja orientalis*. *Biochem. Syst. Ecol.* 20: pp. 433-441.
- Yan, G., Romero-Severson, J., Walton, M., Chadee, D. D. and Severson, D. W. 1999. Population genetics of the yellow fever mosquito in Trinidad: comparisons of AFLP and RFLP markers. *Mol. Ecol.* 8 (6) 951-964.
- Young, A. G. and Merriam, H. G. 1994. Effects of forest fragmentation on the spatial genetic structure of *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. *Heredity*, 72: 201-208.
- Young, E. 1970. A comparison of the soluble proteins in various species of algae by disc electrophoresis in polyacrilamide gels. *Phytochem.* 9: 2167-2174.
- Yu, K. and Pauls, K. P. 1992. Optimization RAPD analysis. *Nucleic Acids Research*, 20. 2606.
- Zapata, C. 1987. La variabilidad genética de las poblaciones. En: *Génética en acuicultura.* J. Espinosa de los Monteros y U. Labarta (Edts.). CAICYT. Págs. 33-53.