

74
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
IZTACALA

MORFOLOGIA FLORAL Y SISTEMA DE
APAREAMIENTO DE CUATRO ESPECIES DEL
GENERO DATURA (SOLANACEAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A:

JUDITH ZAMUDIO PEREZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. JUAN SERVANDO NUÑEZ FARFAN



1999

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

278855



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
 IZTACALA
 JEFATURA DE LA CARRERA DE BIOLOGIA



Los Reyes Iztacala, 8 de Septiembre de 1999.

DR. FELIPE TIRADO SEGURA
DIRECTOR DE LA ENEP-IZTACALA
PRESENTE.

Atención Lic. América Landa Romero
Jefa de la Unidad de Administración Escolar.

Los abajo firmantes, miembros de la Comisión Dictaminadora del trabajo de
 (X) Tesis de Investigación Tesis de experiencia Profesional ()
 Titulado "Morfología floral y sistema de apareamiento de cuatro especies del género Datura
(Solanaceae)."

Registrado en la jefatura de carrea con fecha 28 de junio de 1998.

Que presenta la pasante de Bióloga JUDITH ZAMUDIO PEREZ

Para obtener el título de Biólogo.

Consideramos que la tesis reúne las características académicas suficientes para que el
 alumno presente su examen profesional, razón por la cual otorgamos nuestros **votos**
aprobatorios.

GRADO	NOMBRE	FIRMA	CARGO
M en C.	Daniel Tejero Diez		Presidente
Dr.	Juan Núñez Farfán		Vocal
Biol.	Leonor Abundiz Bonilla		Secretario
M en C	Silvia Aguilar Rodriguez		Suplente
M en C	Carlos E. Rojas Zenteno		Suplente

Atentamente

"Por mi raza hablará el espíritu"

M en C Sergio Vaca Pacheco
 Jefe de la Carrera

VoBo Dr Felipe Tirado Segura
Director de la ENEP-Iztacala

A la memoria de Ruffo Leguizamo Milián
Por su amor incondicional.
“ La verdad es que no puedo echarte de menos
porque estoy llena de ti. Si lo hiciera sería como
reconocer que al marcharte te quedaste fuera.”
Gracias por hacerme tan feliz.

A mi Madre.
Por su amor, fortaleza, respeto, comprensión y
libertad que me ha brindado incondicionalmente
durante este largo camino de la vida.

ÍNDICE

	Página
Resumen	I
Agradecimientos	II
1.Introducción General	1
1.1 Sistemas de Cruza	2
1.2 Depresión por Endogamia (δ)	8
1.3 Evolución de los Sistemas de Cruza	10
1.4 Morfología Floral	16
1.5 Asignación Sexual	21
2. Objetivos	27
3. Sistema de Estudio	28
3.1. Descripción del género <i>Datura</i>	28
3.1.1 <i>Datura discolor</i>	32
3.1.2 <i>Datura stramonium</i>	32
3.1.3 <i>Datura pruinosa</i>	33
3.1.4 <i>Datura ferox</i>	34
4 Método	39
4.1 Morfología Floral	40
4.2 Depresión por Endogamia (δ)	42
4.3 Asignación Sexual	44
5. Resultados	46
5.1 Morfología floral	46
5.1.1 Variación intraespecífica en el tamaño de las flores	46
5.1.2 Variación interespecífica en el tamaño de las flores	46
5.1.3 Correlaciones morfológicas	47
5.2 Depresión por endogamia (δ)	47
5.3 Asignación Sexual	48
6. Discusión	70
6.1 Morfología floral	70
6.2 Depresión por endogamia y sistemas de cruza	73

6.3 Asignación Sexual y sistemas de apareamiento	77
7. Conclusiones	82
8. Literatura citada	83

Resumen

En este trabajo se caracterizó el sistema de apareamiento en cuatro especies del género *Datura*: *D. discolor*, *D. stramonium*, *D. pruinosa*, *D. ferox*. Una de las razones por las que se seleccionó el género *Datura* es que las especies más utilizadas para el estudio de la evolución de sistemas reproductivos son aquellas que combinan simultáneamente dos formas de reproducción. En el género *Datura* todas las flores de las especies son hermafroditas por lo que el sistema de apareamiento puede ser autogamo y alogamo. Basados en algunos de los factores que intervienen en la evolución de los sistemas reproductivos se analiza la magnitud de la depresión endogámica en la fecundidad (producción de semillas de cada tipo de cruce). En *D. discolor* y *D. stramonium* se tuvieron valores de depresión endogámica significativos, en cambio *D. pruinosa* y *D. ferox*, no presentaron estos efectos nocivos.

La hercogamia es considerada un factor que intervienen en la evolución de estos sistemas y que es favorecido por selección por razones diferentes, por lo que se consideró en el presente estudio. La hercogamia se midió como la diferencia entre el largo de anteras con relación al estigma. El nivel de hercogamia está relacionado con el grado de depresión endogámica que presentan las diferentes especies.

Se hizo un análisis de la asignación relativa de recursos a las diferentes estructuras florales (estimada como masa seca) y del sistema de apareamiento. Las estructuras florales analizadas fueron: corola, cáliz, androceo, y gineceo. Los resultados indican que, en términos relativos, las especies *D. discolor* y *D. stramonium* asignan más recursos a las estructuras de atracción que las otras dos especies. Los patrones de asignación están relacionados con el sistema de apareamiento.

AGRADECIMIENTOS

Debo comenzar por agradecer al Dr. Juan Nuñez por la oportunidad que me dio de trabajar con él. por su apoyo, entusiasmo y consejos que me ofreció para la realización de este trabajo y. ¿ porque no ?También por su amistad.

Especialmente quiero dar las gracias por las muestras de cariño y todos los buenos momentos que me brindaron mis amigos de la carrera: Alberto, Arcelia, Erika,. Ernesto, Fabiola, Imelda.Maribel, Miriam, Nayeli, Susana, y todos los demás.

A mis amigos del LIPA por todos esos artículos proporcionados y esas cuestiones resueltas sobre mi tesis, así como esas visitas sorpresa al invernadero a Raúl, Lalo y Gina.

Sin duda alguna a mis compañeros y amigos del famoso laboratorio de Genética Ecológica y Evolución por todos aquellos momentos compartidos: Ana, Amelia, Bety, Eneida, Jesús, Juan F., Juan N, Lidia, María, Martín, Pedro, Raúl, Rosa, Roberto,. y los niños del Taller.

Sin herir susceptibilidades, quiero agradecer a Fabiola por todo lo que me ha enseñado y compartido conmigo (incluso el gusto por la lectura y el Jazz), pero sobre todo porque a pesar de mis locuras nuestra amistad dure toda nuestra vida y más.....

A Juan Fornoni quien siempre tuvo tiempo de resolver mis dudas existenciales sobre mi tesis y esas pequeñas clases de estadística.

A Jesús Vargas por su disponibilidad y el apoyo técnico que me ofreció durante la realización de esta tesis.

A esos seres maravillosos que han compartido mi estancia en el Instituto y otras tantas cosas, y todo lo que desata ese fenómeno conocido como Amistad: a Angeles, César, Miguel, Nayeli, Paty Salo, Rafa y Rocío.

A Aurora Milián y a Juan Carlos Leguizamo por ese cariño y apoyo que me han brindado durante todos estos años.

A esos tres seres que forman parte de mi Historia, con quien he crecido compartiendo juegos, pleitos, reconciliaciones, sueños e ilusiones y mucho amor. A mis hermanos José, Minerva, y Miguel, por creer en mi y quererme tanto. A mis Abuelos, Mi Papá y al resto de mi amada familia. Gracias.

A mis sobrinos Lesli, Joce, Cris, Luis y Abril por arrancarme una sonrisa cada vez que preguntan cualquier cosa sobre los “bichos” que encuentran a su paso.

Agradezco a las personas que contribuyeron directa o indirectamente para la realización de esta tesis.

A Dios y a la vida por darme más de lo que merezco.

Este trabajo se realizo gracias al apoyo económico de CONACYT (Proyecto de investigación 0154P-N y 25662N).

1. INTRODUCCION

Los evolucionistas han tenido gran interés en las causas e implicaciones evolutivas de los sistemas de cruce en plantas. Dentro de la diversidad de los sistemas de cruce que presentan las plantas con flores se han reconocido tradicionalmente dos grupos principales: el entrecruzamiento o polinización cruzada y la autogamia o autofecundación (Barrett y Eckert, 1990).

El sistema reproductivo no es una propiedad estática de los individuos, poblaciones o especies. Los patrones de apareamiento son dinámicos y están sujetos a modificaciones por muchas fuerzas que operan tanto ecológica como evolutivamente y deberían pensarse como un continuo de posibilidades más que de formas estrictas (Jain 1984). Estos cambios son de gran interés debido a las importantes consecuencias que pueden tener en la estructura genética de una población, la respuesta selectiva y la especiación (Barrett y Eckert, 1990). El tipo de sistema de cruce en una población es de suma importancia (Richards, 1986) debido a que determina de gran manera las características genéticas de la descendencia que será sujeto de selección durante las siguientes generaciones.

Entre los factores que contribuyen a la evolución de los sistemas de cruce se encuentra la depresión endogámica, los atributos biológicos como la presencia de néctar, el tamaño de las flores o la separación temporal y espacial de los órganos sexuales (hercogamia y dicogamia), así como la asignación relativa de recursos que ha sido relacionada con el sistema de apareamiento. Predicciones teóricas han sido probadas en numerosos estudios, mostrando que especies con sistemas de entrecruzamiento asignan relativamente más energía y nutrientes a órganos reproductivos masculinos que especies altamente autógamas. (Cruden, 1976, 1977; Cruden y Lyon, 1985, Charlesworth & Charlesworth, 1987, Lovett Doust y Cavers, 1982; Mckone, 1987, Shoen, 1982,).

1.1 SISTEMAS DE CRUZA.

Un aspecto interesante en el estudio de las angiospermas es la evolución de su morfología floral y el sistema de apareamiento. En las plantas con flores el sistema de cruce puede definirse como el esquema reproductivo que tiene un organismo que se reproduce sexualmente (Hedrick, 1987); es decir, la estrategia que tienen una planta para dejar descendencia en las generaciones siguientes. En un sentido estricto el sistema de cruce incluye todos los aspectos de la expresión del sexo en las plantas y que afecta la contribución genética relativa a la siguiente generación del individuo dentro de la población (Bawa y Beach, 1981).

El sistema de apareamiento de las plantas representa uno de los factores que controlan la cantidad de recombinación por generaciones y que afectan directamente la fecundidad y el componente de adecuación en poblaciones naturales (Grant, 1975).

La adecuación puede definirse como la contribución promedio que un fenotipo o grupo de fenotipos hace a la población reproductiva proporcional a la contribución de otros fenotipos (adecuación darwiniana) (Endler, 1986).

El sistema de apareamiento involucra aquellos atributos que gobiernan cómo los gametos se unen para formar cigotos (Barrett y Eckert, 1990). El sistema de cruce es una propiedad dinámica sujeta a evolución por la influencia de varias fuerzas operando a escalas ecológica y evolutiva.

Las plantas magnolophytas presentan todo un continuo de sistemas y combinaciones reproductivas, aparentemente la mayor complejidad en la biología reproductiva de las plantas se debe a que: 1) son sésiles y requieren de vectores para la transferencia de polen (gametofito masculino) entre individuos; esta necesidad promueve la evolución en la diversidad floral y adaptaciones asociadas con un agente particular para dispersar el polen (viento, agua, animales). 2) La mayoría de las plantas tienen flores hermafroditas y presentan entrecruzamiento y son capaces de autopolinizarse 3) Los gametos femeninos y masculinos se encuentran empaquetados en arreglos y combinaciones estructurales y temporales en la flor (Barrett y Harder,

1996). Debido a la transferencia de gametos por medio de vectores y sistemas sexuales elaborados el apareamiento en plantas puede ser altamente promiscuo con individuos apareándose con diversas parejas sexuales y consigo mismo. Una parte fundamental en el estudio de sistemas reproductivos consiste en el análisis teórico y empírico de los aspectos ecológicos de la reproducción y sus consecuencias sobre la adecuación.

Existen razones biológicas por las cuales la evolución de la polinización ha llamado tanto la atención: 1) El efecto de la autogamia y polinización cruzada en la adecuación a través de la depresión endogámica y la heterosis. 2) La frecuencia del entrecruzamiento determina la estructura genética de la población, afectando tanto la diversidad genética dentro y entre poblaciones. 3) La adquisición de la autofertilización influye sobre la evolución floral, afectando el diseño floral y la asignación de recursos sexual a la función masculina y femenina. (Barrett y Hardert, 1996).

Dos tipos de datos son requeridos para describir el sistema de apareamiento de una población de plantas:

- 1) Medida de fertilidad. La fertilidad involucra la contribución relativa de individuos a la siguiente generación a través de gametos masculinos como femeninos.
- 2) La estimación del tipo de eventos de apareamiento que ocurren. Los eventos de apareamiento se clasifican de acuerdo a si las semillas se originan a partir de entrecruzamiento o autogamia (Barrett y Hardert, 1996).

Dentro de la diversidad de sistemas de apareamiento que presentan las angiospermas se han reconocido tradicionalmente tres grupos principales:

- 1.-La polinización cruzada, (t) que implica el movimiento de polen y la fertilización de gametos entre flores de distintos individuos.
- 2.- La autogamia definida como la autofertilización que ocurre en una flor hermafrodita. Dentro de esta pueden darse posibilidades intermedias en las que se incluye:

2.1 La geitonogamia: Es la fecundación entre flores de la misma planta que involucra la transferencia de polen entre flores de un mismo individuo y requiere del mismo mecanismo de polinización que el entrecruzamiento y tienen las propiedades genéticas de autofertilización. La cantidad de geitonogamia no sólo está influenciada por el despliegue floral temporal dentro de individuos, sino por factores que afectan el grado de transporte de polen.

2.2 La autopolinización facilitada. Se lleva a cabo cuando los polinizadores que visitan diferentes flores pueden causar algo de autogamia así como geitonogamia. La autopolinización facilitada sucede al mismo tiempo que el entrecruzamiento. Este tipo de polinización es muy posible que se presente en especies autocompatibles cuando hay flores que presentan polen maduro y estigmas receptivos durante la misma visita a menos que exista un mecanismo que asegure que el contacto con el estigma en una flor preceda al contacto con el polen (por ejemplo hercogamia). La cantidad de autofecundación facilitada que los polinizadores pueden causar en su visita varía mucho dependiendo del hábito de forrajeo de los polinizadores y la posición de la antera y el estigma.

2.3 La cleistogamia, se da en flores cerradas con estructuras especializadas para la autofertilización y que no se entrecruzan. Es un tipo de autogamia que tiene ventajas sobre el entrecruzamiento ya que presentan un costo menor para la planta ya que no necesitan atraer y recompensar polinizadores.

Las formas autónomas de autogamia, ocurren antes, durante y después de la oportunidad para entrecruzarse y sucede sin la presencia de un agente externo. (Lloyd y Shoen, 1992).

2.4 Autopolinización previa: se da cuando la dehiscencia de anteras y el estigma es receptivo antes de la anthesis, y las dos superficies de polinización se encuentran en posición y orientación de tal forma que existe un contacto entre ellas en los botones sin abrir.

2.5 Autopolinización competitiva, es semejante a la facilitada y se lleva a cabo durante el mismo intervalo que el entrecruzamiento. La autopolinización competitiva se lleva a cabo por medio de gran variedad de mecanismos. Puede suceder debido a una gran proximidad del polen y el estigma durante la anthesis, en flores que abren y cierran diariamente por varios días se puede llevar a cabo autopolinización competitiva cuando los pétalos se mueven o cuando la flor esta cerrada.

2.6 Autogamia retardada sucede cuando la fertilización de óvulos no tienen una previa fertilización cruzada, el movimiento de las partes de la flor al final de la anthesis permite el contacto entre el polen y el estigma.

3. Sistemas mixtos mezcla de autopolinización y entrecruzamiento.

Grant (1975) indicó que muchas especies tienen sistemas reproductivos intermedios, brindando una mezcla de autofecundación y entrecruzamiento.

Las especies que presentan un sistema de apareamiento mixto obtienen una cantidad intermedia y variable de cruce a través de una mezcla de autopolinización y polinización cruzada. Los sistemas mixtos de apareamiento encontrados en muchas especies de plantas (Allard, 1975, Jain, 1976) permanecen como un enigma tanto como una oportunidad en la biología evolutiva. El sistema mixto más común incluye entrecruzamiento con niveles variables de autofecundación (Fryxell, 1957, Jain, 1976, Stebbins 1970,). Un sistema de apareamiento mixto puede ser evolutivamente estable (Yahara, 1992).

El sistema de cruce de las plantas tiene consecuencias importantes sobre la adecuación de los individuos reproductivos, así como la de su descendencia. Desde Darwin (1859), se conoce que en general la progenie producida por cruces entre individuos emparentados o por autopolinización es menos vigorosa y fecunda que aquella producida por entrecruzamiento.

Este fenómeno se conoce hoy día como la ley de Darwin - Knight (Wyatt 1983), y él propuso que el entrecruzamiento era una condición benéfica para las especies (Darwin, 1859). Por lo tanto las plantas cuentan con mecanismos que aseguran la

fecundación cruzada (por ejemplo, hercogamia, dicogamia, heterostilia, sistemas de auto-incompatibilidad genética, monoclinas y diclinas (Tabla 1) y se supone que estos mecanismos se han originado y/o mantenido por selección en contra de los individuos producidos endogámicamente, lo que se denomina depresión por endogamia (Charlesworth y Charlesworth, 1987).

Aún cuando las plantas cuentan con mecanismos que aseguran el entrecruzamiento, se ha ignorado que muchas plantas son autocompatibles y se autopolinizan, por lo que este sistema de cruce es viable y puede evolucionar en ciertas circunstancias ecológicas. La evolución de especies de autofertilización a partir de ancestros de entrecruzamiento es una de las más comunes transiciones evolutivas entre las plantas con flores (Hill y Lord, 1990, Lloyd, 1965; Stebbins, 1970; Wyatt 1983;).

Se ha sugerido que la autocruza tienen ventajas sobre el entrecruzamiento. Si existen genes que favorezcan la tasa de autofertilización, éstos se duplicarán bajo autogamia en comparación a su expansión en la población por alogamia (Charlesworth y Charlesworth 1987, Fisher 1941, en Maynard-Smith 1978, Lloyd 1979, Solbrig 1976,). Si en una población con apareamiento al azar entre sus miembros, surge un mutante que pueda autofertilizarse, éste tendrá una ventaja automática por dejar tres copias de sus genes (dos en sus hijos derivados de autofertilización, y una en sus hijos vía polen), mientras que los demás dejarán sólo dos (una cuando reciben polen, y otra cuando lo donan). Entonces, para que una población evolucione hacia el sistema de entrecruzamiento (alogamia) la ventaja en adecuación de los individuos derivados de entrecruzamiento debería ser el doble de la adecuación de los individuos derivados de autofertilización. Si esto no sucede, la población puede evolucionar hacia tasas de autopolinización mayores (Charlesworth y Charlesworth 1979, Lande y Schemske 1985).

Tabla 1. Mecanismos que promueven el entrecruzamiento. (Modificado de Willson, 1983)

Autoincompatibilidad: causa el rechazo del propio polen evitando la autopolinización	
Esporofítica: el tipo de grano de polen es determinado por el genotipo diploide de los padres (el esporofito)	Gametofítica: el tipo de grano de polen es determinado por el genotipo haploide de los gametos
Autocompatibilidad: todas las polinizaciones incluyendo la autopolinización dan como resultado la producción de frutos	
Hercogamia: Se refiere a la separación espacial entre la función masculina y la femenina en una flor perfecta	
Dicogamia: es la separación temporal de las funciones masculinas y femeninas en una misma flor	
Protandria: el polen es liberado antes de que el estigma este receptivo	Protoginia: el estigma se encuentra receptivo antes de que el polen sea liberado por las anteras
Heterostilia: es un polimorfismo genético en el cual las poblaciones de plantas se componen de dos (distilia) o de tres (tristilia) morfos que difieren recíprocamente en la altura que se encuentran las anteras y el estigma en la flor.	
Monoclinas y Diclinas: es la separación de los sexos en distintas flores dentro de la misma planta o en distintas plantas	
<p>Plantas individuales: todas las plantas de la población tienen el mismo sexo.</p> <p>-Hermafroditismo: Plantas con flores perfectas en las que están presentes estambres y pistilos funcionales en una misma flor</p> <p>-Monoicismo: Plantas con flores masculinas y femeninas de manera separada dentro del mismo individuo</p> <p>-Andromonoicas: Plantas con flores perfectas y flores masculinas dentro del mismo individuo</p> <p>-Ginomonocicas: Plantas que presentan flores perfectas y flores femeninas dentro del mismo individuo</p>	<p>Grupo de plantas: la población de plantas presenta individuos con diferente sexo</p> <p>-Dioicas: Plantas que presentan individuos masculinos y femeninos</p> <p>-Androdioicas: Con plantas masculinas y hermafroditas</p> <p>-Ginodioicas: Con plantas femeninas y hermafroditas</p>

Una hipótesis que explica la prevalencia de la autogamia como un sistema de cruzamiento en las plantas, es la ventaja que ésta representa para las especies colonizadoras o malezas que ocupan hábitats extremos temporal y/o espacialmente (Baker 1955, 1965, 1967, 1974, Grant 1975, Levin 1975, Maynard - Smith 1978, Solbrig 1976, Stebbins 1957.). En estas condiciones el tamaño de la población puede ser pequeño, y la probabilidad de entrecruzamiento se reduce. Además, en un hábitat extremo podrían estar ausentes los agentes polinizadores. En estos casos, es factible que opere la ley de Baker (1955, 1967), en el sentido de que la dispersión/colonización a grandes distancias se favorece en plantas hermafroditas autocompatibles que pueden ocupar un hábitat con un solo propágulo. Bajo esta hipótesis y la suposición de que la habilidad de autofertilizarse es un carácter bajo selección, las fuerzas selectivas responsables de la evolución de la autogamia dependen en gran medida de la forma particular de polinización (Lloyd y Schoen, 1992), estas difieren en la cantidad de garantía reproductiva que ofrecen y su influencia en la adecuación obtenida.

1.2 DEPRESION POR ENDOGAMIA

Aunque la autofertilización resulte un dispositivo de seguridad para la fertilización del óvulo por el polen en la misma planta, en caso de que no haya otro disponible se dan cruces entre individuos emparentados, fenómeno conocido como endogamia. (Falconer 1981). La más impresionante consecuencia observada de la endogamia es la disminución en la adecuación. Esta disminución en la adecuación en la progenie derivada de cruces autogamas se denomina depresión por endogamia. Esto tiene varias desventajas, aumenta la posibilidad de expresión de alelos deletéreos recesivos desventajosos de un individuo por el aumento de la homocigosis (Solbrig 1976), disminuye el vigor híbrido, afecta la estructura genética de la población particularmente con plantas que se autocruzan e influye en la evolución de los sistemas de apareamiento, aunque la depresión endogámica depende del ambiente en el cual se desarrolle la planta.

La depresión endogámica puede ser explicada por dos hipótesis: 1) Debido a genes recesivos deletéreos que en condición homociga se manifiestan fenotípicamente por la muerte de los embriones o del individuo, o bien, porque éstos no alcanzan la fase reproductiva o tienen una fecundidad baja; 2) Debido a la sobredominancia. Cuando ocurre sobredominancia, los individuos heterócigos (A_iA_j) manifiestan un valor fenotípico superior al de los individuos homócigos (A_iA_i , A_jA_j); este fenómeno se denomina heterosis o vigor híbrido. Se ha observado que las líneas altamente endogámicas reducen su adecuación, pero la cruce entre distintas líneas altamente endogámicas produce híbridos con valores fenotípicos superiores al de los progenitores endógamos (Wright, 1977). Por lo tanto en algunas especies se pueden perder las ventajas potenciales que confiere la heterosis cuando ocurre la endogamia.

Existe evidencia amplia de que la depresión por Endogamia ocurre en muchas especies de plantas y animales (Charlesworth y Charlesworth, 1987; Eguiarte y Piñero, 1990). La mayoría de las especies de autogamia expresan la magnitud de la depresión endogámica en estados tardíos del ciclo de vida, a diferencia de las especies de entrecruzamiento que expresan su depresión endogámica en estados tempranos como la producción de semillas y en fases reproductivas. (Charlesworth y Charlesworth, 1987).

No obstante se considera que la depresión por endogamia se ha subestimado, ya que se ha medido generalmente en sólo unos componentes de adecuación. En plantas cuya tasa de autofertilización es elevada, se esperarían coeficientes de depresión por endogamia menor que en plantas con niveles altos de entrecruzamiento. Sin embargo, aún en plantas autogamas se han detectado coeficientes de depresión estadísticamente significativos por endogamia (Charlesworth y Charlesworth, 1987).

La depresión endogámica puede estimarse comparando las adecuaciones relativas promedio de la progenie derivada por autofecundación y entrecruzamiento (Lande y Schemske, 1985). Evidencias recientes confirman que la magnitud de la depresión

endogámica disminuye con la autogamia continua a medida que los genes deletéreos recesivos se expresan y son purgados por medio de selección.

Muy poco se conoce acerca de los hábitos de apareamiento de las plantas con flores: ya que la mayoría de las flores llevan estructuras reproductoras tanto masculinas como femeninas, es importante conocer la producción relativa en la que ocurre la autopolinización y la fertilización cruzada. El análisis de estos sistemas involucra la relación genética de parejas sexuales y por lo tanto el grado de endogamia que practican los individuos dentro de una población.

1.3 EVOLUCION DE LOS SISTEMAS DE CRUZA

El sistema de cruce está definido en la estrategia de vida de un organismo, y está sujeto a la acción de la selección natural. El sistema de apareamiento afecta la estructura genética de una población influenciando los patrones de apareamiento y flujo génico, (Ennos y Clegg, 1982). El comprender los valores adaptativos de la autogamia y entrecruzamiento es importante para la explicación de la diversidad de sistemas de apareamiento entre especies de plantas. Por esta razón se han desarrollado una serie de modelos que explican la evolución y el mantenimiento de estos sistemas de cruce en las poblaciones. Los modelos de evolución de los sistemas de apareamiento han aumentado en complejidad a medida que se ha observado que la selección sobre patrones de apareamiento no ocurre independientes de otras características de historia de vida y de la morfología de las poblaciones (Charlesworth y Charlesworth, 1981; Holsinger, 1986; Lloyd, 1980.). Por lo que se deben considerar factores ecológicos y genéticos. Dentro de los factores que contribuyen a la evolución de los sistemas reproductivos pueden considerarse la depresión endogámica, la tasa de autofecundación y el costo del entrecruzamiento. Se mencionaran algunos modelos que tratan la evolución de la autofecundación en poblaciones donde la entrecruza es la condición inicial. (Tabla 2), el modelo de Fisher (1941); Lande y Schemske (1985), Holsinger, 1991; Uyenoyama y Waller 1991; presentan una versión crítica a la

importancia de la depresión endogámica en la evolución de los sistemas reproductivos y por último un trabajo aún no publicado, sobre la importancia de los recursos asignados a la atracción de polen en la evolución del sistema de cruce Yahara y Sakai, (manuscrito) en (Vargas y Piñero 1999).

Tabla 2. Algunos modelos sobre la evolución de los sistemas de cruce

Sistema de cruce	Modelo	Autores
Autofecundación $t^* < 0.1$	Selección Automática	Fisher (1941)
	Selección Disruptiva	Lande y Schemske (1985)
Entrecruza $t > 0.95$	Selección Disruptiva	Lande y Schemske (1985)
Mixto $0.1 > t < 0.95$	Acción de Masas	Holsinger (1991)
	Ligamiento Genético	Uyenoyama y Waller (1991)
	Asignación de Recursos	Yahara y Sakai (Manuscrito)

* t es la tasa de entrecruzamiento poblacional

1.3.1 Modelo de la selección automática de Fisher (1941).

El primer modelo sobre la evolución de los sistemas reproductivos fue el de Fisher (1941), en él establece que si aparece un mutante que permita la autofecundación en una población que se entrecruza y se cumple que no haya descuento de polen (disminución de la cantidad de polen en las flores que se autofecundan o no abren) y no haya depresión endogámica, el mutante tienen una ventaja automática ya que aporta dos genes en la autofecundación, uno como hembra (en su propio óvulo) y otro como macho (en su polen), además de un extra que manda en el polen que fecunda otra planta. En comparación con los residentes que solo aportan en el polen de entrecruza y como óvulo al recibir polen externo. El resultado es que se fija el gen de la autocruza.

Este modelo tiene un papel histórico importante ya que demuestra que la autofecundación tiene una ventaja sobre la entrecruza (costo de la meiosis) y que por lo tanto, no debería ser tan raro en la naturaleza.

Porcentaje de contribución de genes

	Exogamia	Autogamia
Progenitor óvulo	1	1
Progenitor polen	1	2 ^a
Total	2	3 ^b

^a Contribución potencialmente disminuida por descuento de polen.

^b Contribución potencialmente disminuida por depresión endogámica.

Esta ventaja 3 a 2 en la transmisión de genes, se da debido a que un organismo que se autofecunda, sin que ocurra descuento de polen (disminución en la cantidad de polen exportable en plantas que se autofecundan), tendría ventaja al aportar dos copias de sus genes por autofecundación, además de una copia vía polen que puede fecundar otras plantas, en comparación con los individuos que sólo aportan su polen para entrecruza. (fig 1)

Desventaja Holsinger (1991) demostró teóricamente que el descuento de polen por si solo es suficiente para explicar el motivo por el que la autofecundación no evoluciona siempre, y que exista un sistema reproductivo mixto. Aún cuando el descuento de polen no reduce la ventaja de autofecundación, el entrecruzamiento puede ser favorecido si la progenie de autogamia tiene una adecuación menor (W_s) relativa a los individuos de entrecruzamiento (W_o), por lo que sufren depresión endogámica ($\delta = 1 - W_s/W_o$).

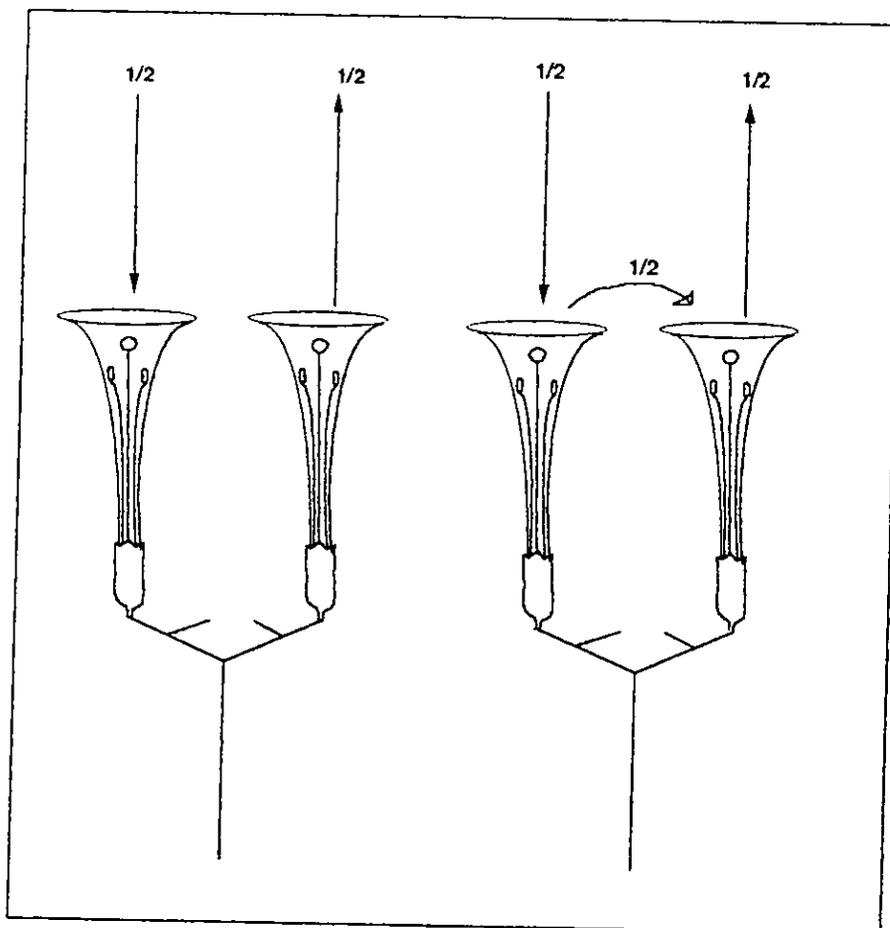


Fig. 1 Modelo de la ventaja automática de Fisher

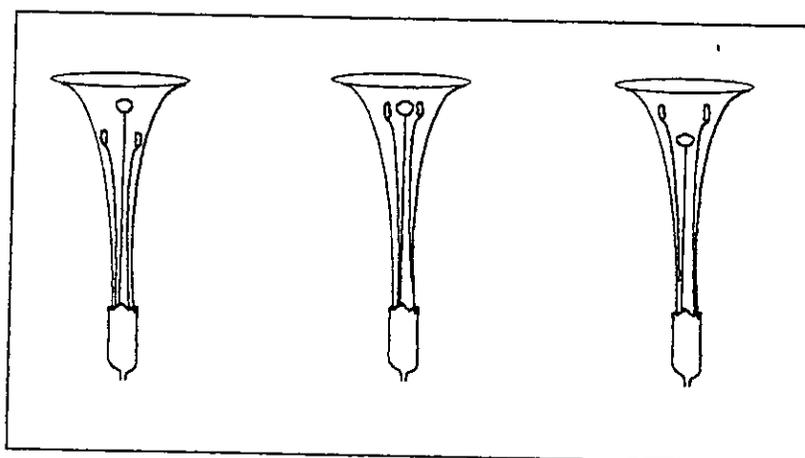


Fig. 2 Niveles de hercogamia descritos por Webb y Loyd 1986

1.3.2 Modelo de la selección disruptiva (Lande y Schemske, 1985)

En este modelo el componente principal que determina el sistema de cruza es la magnitud de la depresión endogámica, δ . Cuando este parámetro es menor de 0.5 se espera que la evolución de la población evolucione hacia la autofecundación: por el contrario cuando éste es mayor de 0.5 se espera una tendencia hacia la polinización cruzada (Tabla 3). En condiciones extremas con niveles mayores de $\delta = 0.5$ de depresión endogámica se espera que la autofecundación sea seleccionada a favor cuando los vectores de polen no están presentes aún cuando el costo sea muy elevado (Lloyd, 1979). Este modelo sugiere una distribución bimodal de los sistemas de cruza. De acuerdo con esto las plantas evolucionaran hacia plantas casi exclusivamente alogamas (entrecruzamiento) y plantas que producen descendencia básicamente por autopolinización. Esta evidencia parece estar apoyada por la evidencia empírica (Schemske y Lande 1985;1986,1987, pero ver Aide, 1986, Waller 1986,). Existen poblaciones con valores intermedios de entrecruzamiento y autopolinización (sistemas de cruza mixtos) que quizá representan fases transitorias hacia un extremo. También es posible que el sistema de cruza este limitado por restricciones de desarrollo o determinado ambientalmente (facultativo).

Tabla 3. Evolución del sistema reproductivo según el modelo de Lande y Schemske (1985). Se muestran los puntos de equilibrio que se obtienen a partir de los valores de depresión endogámica (δ).

Depresion Endogámica	Estado final
$\delta < 1/2$	Fijación de Autocruza
$\delta = 1/2$	Sistema Mixto
$\delta > 1/2$	Fijación de entrecruza

1.3.3 Modelo de acción de masas (Holsinger 1991)

Holsinger (1988,1991) consideró la competencia del polen en los estigmas para desarrollar un modelo de la evolución de los sistemas reproductivos donde la posibilidad de entrecruzamiento depende de la producción de polen y la habilidad de obtener este polen para la entrecruza y autofecundación. Este modelo contempla la interacción detallada entre el estigma y los granos de polen (Holsinger 1991) le llamó modelo de acción de masas. Este modelo es importante ya que incluye la competencia del polen en los estigmas, que no consideraron Fisher (1941) y Lande y Schemske (1985). Con este nuevo supuesto la densidad de individuos reproductivos es un factor a tomar en cuenta para predecir la evolución de los sistemas de cruza.

1.3.4 Modelo del ligamiento genético (Uyenoyama y Waller, 1991).

Uyenoyama y Waller (1991) consideran que la depresión endogámica sola no determina cuando puede evolucionar la autocruza. Ellos mencionan que la adecuación relativa de los genotipos y el ligamiento con los genes que codifican para el sistema de cruza afecta la evolución de los sistemas reproductivos.

Las predicciones de este modelo son importantes, aunque no resulta fácil medir el ligamiento genético entre los loci de adecuación y del sistema de cruza. Sin embargo, la mayor contribución, es que el ligamiento genético puede contrarrestar la fuerza de la selección natural (expresada en la depresión endogámica), dado que los genes del sistema de cruza no solamente están sujetos a selección por ellos mismos, sino que (por el ligamiento) se pueden favorecer sistemas reproductivos que se heredan juntos en una planta aún sin considerar la adecuación de los hijos de entrecruza y autocruza.

1.3.5 Modelo de la atracción de polinizadores (Yahara y Sakai)

Yahara y Sakai desarrollaron un modelo que muestra los compromisos en la asignación de recursos a las funciones femenina y masculina, a la atracción de polinizadores y captura de polen (producción de óvulos y polen, forma y color de los pétalos, producción de néctar y estigmas) para conocer como la tasa de entrecruzamiento cambia, al cambiar dichas asignaciones. Esto es que hay F óvulos

que son fertilizados por una proporción b de granos de polen j acarreados por un polinizador que fue atraído por una planta que asignó $V(A)$ recursos a la atracción de los polinizadores (si la asignación a la atracción es cero la t también, sea cero).

$$t = (bjV(A))/F$$

Yahara y Sakai presentan gráficamente la evolución del sistema para diferentes niveles de inversión de recursos y la depresión endogámica en plantas polinizadas por animales. La inversión a néctar y pétalos es mayor al aumentar la depresión endogámica y por el contrario la inversión a la función materna disminuye.

En el caso de las plantas polinizadas por viento se tiene que si la depresión endogámica es mayor a 0.5 el resultado final en el sistema reproductivo es la entrecruza. Si por el contrario la depresión endogámica es grande ($\delta \leq 1/2$) entonces la inversión a estigmas es nula y la autofecundación evoluciona.

En los modelos de Yahara y Sakai se tienen entonces que en las plantas polinizadas por viento la autofecundación evoluciona cuando la depresión endogámica es menor a 0.5. En el caso de las plantas polinizadas por animales, los modelos predicen que los sistemas mixtos son evolutivamente estables dependiendo de las asignaciones a las funciones femeninas y masculinas.

1.4 MORFOLOGIA FLORAL

La evolución de las plantas y su extensa diversidad floral es el resultado de la selección natural. Esta representa un papel primordial en el moldeamiento de las formas de las flores y su agente polinizador. La relación planta-polinizador ha generado un número elevado de adaptaciones estructurales y funcionales con particulares combinaciones. Como características para las flores y estas adaptaciones a los agentes polinizadores pueden ejercer efectivamente una presión selectiva sobre las plantas.

Forma y función floral.

Las flores de angiospermas muestran variación en muchos aspectos que van desde el color, tamaño, forma, simetría, número y partes que la componen, producción de

néctar, hercogamia, dicogamia y sexo. Debido a que las flores tienen importantes consecuencias para el éxito reproductivo de los individuos y para el sistema de apareamiento de la población, muchos trabajos de la biología reproductiva de plantas se ha enfocado y demostrado la función y/o naturaleza adaptativa de la morfología floral.

Funcionalmente una flor es un órgano compuesto de estructuras complejas adaptado a la reproducción sexual cada parte de la flor, tienen un papel especial en uno o varios eventos durante la producción y dispersión de gametos y semillas.

Faegri y Van der Pijl (1966), definen la floración como la unidad de polinización en un término ecológico y la forma de la flor en un término morfológico. A pesar de que hay una gran diversidad en sus formas, la mayoría de las flores tienen las mismas partes básicas. Una flor hermafrodita típica de las angiospermas consiste en sépalos, pétalos, estambres y carpelos. Los atractivos florales como el número de flores y el tamaño posiblemente se encuentre bajo selección porque incrementan la visita de los polinizadores y la adecuación (Bell 1985, Bertin 1982).

La variación de la forma floral entre especies es prevalente a muchos niveles: entre órganos dentro de flores, entre flores dentro de individuos, y entre individuos de una población. Debido a que la morfología floral es compleja y tienen consecuencias significativas para la reproducción, el patrón y rango de variación floral es crítico en el estudio de las especies y su sistema reproductivo. La variación floral dentro de individuos de la misma especie puede ser atribuida a la posición de las flores (Diggle, 1991; Ellstrand et al. 1984; Seburn et al., 1990 Thomson, 1989:). La variación en el tamaño de las flores puede ser asociada con diferencias en función: flores pequeñas tienen pocos óvulos y baja producción de semillas.

Evolución del tamaño de la flor

Qué factores determinan la diferencia en el tamaño de las flores entre especies?

Dos hipótesis sobre el tamaño de la flor han sido propuestas:

1) La hipótesis de la atracción del polinizador (ver Bell, 1985; Cohen y Shamida, 1993; Willson 1983:). Predice que las flores grandes atraen a los polinizadores más frecuentemente que las flores pequeñas y esto incrementa la adecuación. Sin embargo el costo de producir flores más grandes se incrementa. El tamaño de la flor es determinado por el balance entre los beneficios de incrementar el éxito reproductivo y el costo de producir flores más grandes.

Predice que la frecuencia de las visitas de los insectos polinizadores puede incrementarse como el tamaño de la flor con un decremento en la función a pesar del grupo de polinizadores. Si la atracción de polinizadores es responsable de la variación en el tamaño de las flores la selección puede favorecer el tamaño de la flor cuando las medidas de adecuación son maximizadas con la frecuencia de las visitas/tamaño de la flor. La atracción del polinizador predice que la tasa de entrecruzamiento posiblemente este correlacionada positivamente con el tamaño de la flor. (Inoue et al 1996).

2- La hipótesis forma del polinizador (Stebbins, 1970) asume que el tamaño y forma de la flor son determinada por el tamaño y forma del polinizador y la selección natural optimiza la eficiencia de la polinización por la visita del polinizador. Extremadamente flores grandes o pequeñas pueden decrecer la probabilidad de la transferencia de polen y tal vez pueda ser seleccionada en contra. Predice una correlación positiva entre el tamaño de la flor y el tamaño del insecto, y que el tamaño de la flor puede tener una función lineal con el tamaño del insecto polinizador. (Inoue et al 1996).

Sprengel (1793) describió con gran detalle como las estructuras de las flores están diseñadas para una función eficiente en la atracción de insectos polinizadores, colocar el polen y recibirlo. Darwin (1859, 1877) revisó las ideas de Sprengel y extendió sus observaciones a muchas otras especies, especialmente en *Orchidaceae*. Consideró el tema del diseño floral desde una perspectiva moderna de adaptación por medio de selección natural. Las estructuras florales que favorecen el entrecruzamiento y

reducen la autofertilización han sido estudiadas ampliamente. Después de debates considerables, se observó también que algunas plantas están adaptadas a la autofertilización regular y que tienen síndromes florales que contrastan de gran manera con aquellos asociados con entrecruzamiento (Darwin, 1876).

Considerando casos relativamente comunes de plantas con señales florales elaboradas, pero con pocos óvulos con flor como en *Laminaceae* o *Boraginaceae*, (Barrett y Harder 1996), aquí surge la pregunta del ¿porqué estas flores invierten tanto esfuerzo en la atracción de polinizadores cuando la fertilización de óvulos requiere únicamente de pocos granos de polen, los cuales podrían ser depositados por un único polinizador?. Probablemente la respuesta se ubica más en el éxito de la paternidad más que en la producción de semillas. La atracción a polinizadores beneficia siempre a la función masculina si el decremento de polen removido aumenta la proporción de granos removidos que fertiliza a los óvulos y si el mecanismo floral restringe la remoción por polinizadores individuales.

Algunas características morfológicas están relacionadas con el tipo de cruce, un tamaño floral grande y un nivel de hercogamia mayor, están relacionados con el entrecruzamiento. Se requiere de apreciaciones en la importancia de la arquitectura floral, la posición de órganos sexuales.

La hercogamia y la dicogamia, respectivamente la separación espacial y temporal de anteras y estigma, son dos características de la morfología floral que influyen en el parentesco de semillas de plantas cosexuales. La magnitud de estos parámetros influyen en la frecuencia de autopolinización y en plantas autocompatibles, la frecuencia de autofertilización. Plantas cosexuales que evitan la autofertilización generalmente presentan una o ambas características.

Webb y Lloyd (1986) describen los tipos de hercogamia que se encuentran en plantas. El tipo de hercogamia en donde el estigma sobresale más allá de la flor y generalmente se pone en contacto con los polinizadores antes que las anteras, por lo tanto hay una menor probabilidad de autopolinización de la misma flor. Este tipo de

flor es muy común, especialmente entre las angiospermas más avanzadas, y a menudo necesita de un polinizador más especializado.

Dependiendo de la posición espacial del estigma y las anteras, existen tres posibles secuencias. (1) Si el estigma está suficientemente excerto alejado de las anteras, éste no es tocado nunca por las anteras y por lo tanto la flor es incapaz de autopolinizarse. (2) El estigma se encuentra inicialmente por debajo de las anteras pero después es alcanzado por estas. (3) Las anteras se encuentran adyacentes al estigma cuando la flor abre, por esto la flor es capaz de autofecundarse en el momento de la dehiscencia de las anteras. (fig 2)

Existe evidencia que dentro de algunas especies, hay variación entre plantas en el largo del estilo, esto podría permitir que la selección incremente o disminuya la hercogamia dependiendo de la dirección de la selección. Diferentes estudios sugieren que la variación en la separación espacial entre antera y estigma (hercogamia puede influenciar el grado de autofertilización en poblaciones naturales (Barrett y Shore 1987).

De acuerdo con la morfología floral podemos inferir qué polinizadores pueden verse atraídos hacia algún tipo de flores en particular. La morfología floral de las especies de *Datura* presenta características asociadas a la polinización por esfingidos y aumentar la fecundación cruzada ya que las flores son hermafroditas, actinomorfas con corola tubular, aroma dulce, anthesis crepuscular, presentan néctar, así como el color de las flores que van de blanco a violetas (Faegri y vander pijl 1966). En el género *Datura* se han reportado algunas especies de esfingidos que visitan sus flores, como *Manduca quinquemaculata* *M. sexta* e *Hyles lineata* (Lepidoptera) (Nuñez-farfán, 1991), en estos esfingidos se ha reportado la presencia de polen en la cabeza, probocis y otras partes del cuerpo, por lo que se considera que representan un papel importante como polinizadores (Grant y Grant 1983). Para el caso particular de *D. stramonium* se ha reportado la presencia de abejas mielíferas que generalmente colectan polen, por lo que no es seguro que promuevan el

entrecruzamiento (Sharma 1972). Las relaciones espaciales entre antera y estigma (hereogamia) pueden afectar la eficiencia de la transferencia de polen durante la visita de los polinizadores. Las flores (corola y otras partes) funcionan en las especies de plantas como atrayentes hacia los animales y de hecho ofrecen "recompensas" como son el polen, néctar o aceites (Dafni 1992). Todas estas estructuras representan costos para las especies polinizadas por animales y con tasas de entrecruzamiento altas. Por lo tanto, si la evolución del sistema de cruzamiento se dirige hacia el sistema predominantemente de autopolinización, podría esperarse una reducción en el tamaño de las flores (Nuñez-Farfán 1995).

1.5 ASIGNACION SEXUAL

El estudio de la evolución de los sistemas reproductivos hace necesario el conocimiento de la asignación de recursos en las estructuras de ambas funciones sexuales involucradas en varios estados de los procesos reproductivos. Todos los organismos asignan sus recursos a varias actividades esenciales, las cuales pueden categorizarse como mantenimiento, desarrollo y reproducción. El mantenimiento incluye algunas actividades como regulación y movimiento de agua, evitar la depredación y enfermedades, metabolismo y resistencia a competidores. El desarrollo se refiere al incremento en biomasa, algunos organismo solo invierten como juveniles y otros solo en algún momento de su vida. La reproducción incluye la adquisición de pareja, transferencia de polen, producción de gametos y cuidado parental (Willson,1983).

La proporción del recurso total que un organismo destina a su reproducción se conoce como esfuerzo reproductivo. Si la asignación del recurso total es constante, un incremento a la asignación sexual produce una reducción en una o dos actividades. La selección natural se ha mostrado a favor de los patrones de asignación que han maximizado la adecuación del individuo (Willson .1983).

La teoría de la asignación sexual aplicada a plantas propuesta por Charnov (1982), trata de explicar la evolución de la asignación de recursos de las plantas a la

reproducción y, dentro de estas, cuánto corresponde a la función masculina o macho (polen y estructuras relacionadas) y cuánto a la femenina o hembra (óvulos, semillas, frutos, etc.). A partir de entonces se han hecho una serie de descripciones sobre el patrón de asignación sexual en poblaciones de plantas (Willson, 1983).

Charnov (1982), diseñó un modelo basado en las curvas de adecuación femenina y masculina como función de la proporción de recursos asignados a cada una de las funciones. Las adecuaciones relativas son de 0 si no deja ningún descendiente a 1 si producen el máximo posible de descendientes. La asignación a la función masculina la llamaremos α y a la femenina β , la suma de ambas funciones debe de dar uno, que es el total de recursos invertidos en la reproducción, (fig 3a).

Los supuestos del modelo consisten:

1) Cuándo y con qué condiciones le conviene a una planta ser hermafrodita y cuándo dioica.

2) Dentro del hermafroditismo qué fracción de los recursos puede ser asignado a la función masculina o macho (polen y estructuras relacionadas) y cuánto a la femenina o hembra (óvulos, semillas frutos, etc.).

1) Cuándo se ve favorecido el hermafroditismo y cuándo el dioicismo. Supongamos que β es el número de óvulos producido por un hermafrodita, comparado con el número de óvulos producido por una hembra y α es el número de polen producido por un hermafrodita con relación a un macho. Supongamos que α y β no son independientes y que un incremento en uno es un decremento del otro. (La consecuencia de esta interdependencia depende del tamaño de las relaciones). Cuando la producción de óvulos y polen son limitados por los mismos recursos, cada cambio en α provoca un cambio en β .

-Si $\alpha + \beta = 1$, nos da una curva de adecuación lineal y no hay una selección de órganos separados (Dioicismo).

-Si $\alpha + \beta < 1$, la curva es cóncava y el dioicismo se ve favorecido, esto es que la asignación de recursos asignada es menor en la producción de polen.

-Si $\alpha + \beta > 1$, la curva es convexa, el hermafroditismo se ve favorecido, esto es que con asignaciones moderadas a cada una de las funciones se llega al máximo de adecuación y mayores asignaciones no aumentan más la adecuación, es decir, la inversión es de .05 para cada una. La habilidad de las hermafroditas para autofertilizarse puede alterar estas conclusiones (Charlesworth y Charlesworth 1981).

Cuando se ha alcanzado una Estrategia Evolutivamente Estable "EEE" (Maynard-Smith, 1982), es decir, una estrategia (en este caso sobre los patrones de asignación sexual), que al ser adoptada por todos los individuos de una población no es desbancada por ninguna otra estrategia alternativa que en este caso serían individuos con otro patrón de asignación a las funciones reproductivas. La estrategia óptima será aquella en la que se maximicen ambas adecuaciones, la masculina y la femenina. Una vez que se tiene la estrategia óptima, nos puede interesar cuánto asignar a cada función en el caso de organismos dioicos con sexos separados, lo que necesitamos saber es cuánto gastar para producir polen y cuánto para producir óvulos.

En el caso de los hermafroditas, lo que necesitamos saber es cuánto gastar en polen y estructuras anexas y cuánto en óvulos, semillas y frutos.

2. Dentro del hermafroditismo podemos considerar que la función masculina toma la siguiente forma :

$$m = r^n$$

donde r es la proporción de recursos asignados a la función macho con valores de 0 a 1 y n es un parámetro relacionado con la forma de la curva:

Si $n=1$ se le asigna la misma cantidad de recursos a la función macho y a la función hembra.

Si $n < 1$ se le asigna una cantidad moderada de recursos a la función macho, una mayor asignación no incrementa la adecuación masculina

Si $n > 1$ se le asigna una gran cantidad de recursos a la función macho (producción de polen) ya que si se produce más polen se logra polinizar más estigmas. (figura 3b tomado de Brunet, 1992)

Las formas de estas curvas dependen de muchos aspectos de la reproducción, incluyendo la disponibilidad de recursos, atracción a polinizadores, el patrón de exportación e importación del polen, procesos de post-polinización, depresión endogámica, y dispersión de semillas. Como una consecuencia, especies con diferente ecología reproductiva muestran una diferencia en la producción de polen y óvulos. (Barrett et al 1996). Las plantas hermafroditas asignan sus recursos reproductivos a diferentes funciones, la masculina, la femenina y a la atracción a polinizadores. Es importante determinar cuáles factores pueden influir en la asignación sexual o la proporción de recursos reproductivos asignados a la función masculina en plantas hermafroditas.

La teoría de la asignación sexual está basada en el supuesto de que los recursos reproductivos son limitados. Antes de 1986 los modelos de asignación subdividían los recursos reproductivos en dos categorías; función masculina y función femenina. Actualmente se han incorporado estructuras atractivas que incluyen cáliz, corola y producción de néctar, filamento y pedicelo que pueden ser clasificados como estructuras accesorio. se asume que hay un compromiso entre estas diferentes categorías. Aunque el total de recursos reproductivos puede ser dividida en varias categorías, la asignación sexual siempre es representada como la proporción de recursos reproductivos asignado a la función masculina (Brunet, 1992).

Algunas predicciones simples basadas en modelos teóricos incluyen una proporción 1:1 para las funciones masculinas y femeninas en plantas hermafroditas con cruzamiento, un sesgo hacia las funciones femeninas en proporción al nivel de autogamia y una baja asignación para las funciones masculinas en plantas polinizadas por viento en contraste a plantas polinizadas por animales esto sugiere que las plantas hermafroditas no han alcanzado un equilibrio evolutivo con respecto a los

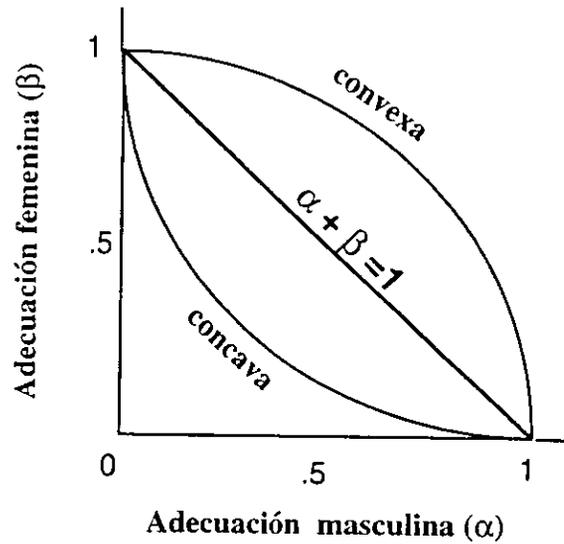


fig. 3a. Modelo de asignación de recursos a las funciones sexuales. α representa el número de polen producido por un hermafrodita en relación a un macho y β es el número de óvulos producido por un hermafrodita comparado con el número de óvulos producido por una hembra. Las forma de las curvas definen las condiciones que favorecen el dioicismo o el hermafroditismo. Modificado de Charnov et al. (1976), Wilson (1983).

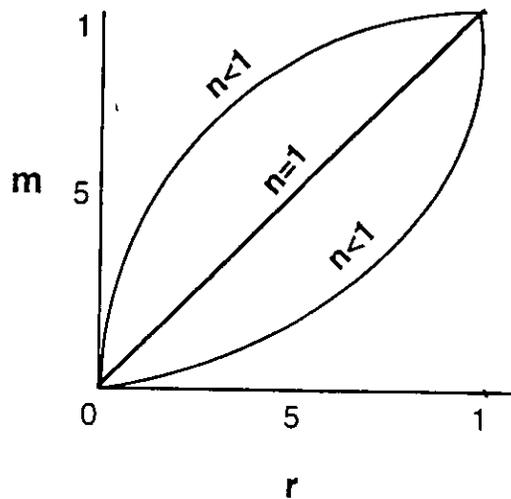


fig 3b. Asignación Optima de recursos (EEE) a la función masculina (m) en plantas hermafroditas. Donde r es la proporción de recursos asignado a la función masculina, n es un parámetro relacionado con la forma de la curva.

patrones de asignación de recursos o que hay factores selectivos que operan en el proceso del sistema de apareamiento (Golman y Willson, 1986)

Se predice que los patrones de asignación sexual pueden tener una relación con el sistema reproductivo de la planta. Todos estos modelos parte de la suposición inicial de que la población se encuentra en un equilibrio evolutivo con respecto a la expresión del sexo. (Willson, 1983).

Las plantas que generalmente se autofertilizan característicamente invierten menos recursos en caracteres florales como pétalos grandes y nectáreos que aquellas especies que se entrecruzan. (Ornduff 1969). Más aún, plantas de autofecundación producen a menudo menos polen (Ornduff 1969). La reducción del gasto en estas estructuras puede tener dos efectos. primero algunos de los recursos ahorrados pueden ser desviados para aumentar la producción de polen y óvulos (Darwin, 1877). Segundo, un menor gasto en polen y adaptaciones para la fecundación cruzada puede esperarse que reduzcan la efectividad de fertilización mediada externamente. Por lo tanto la inversión de recursos a estructuras atractivas (pétalos y corolas) a menudo es menor en especies de autofecundación (Arroyo, 1975, Grant, 1954; Lloyd, 1965; Rollins, 1963; Schoen, 1982; Vasek, 1958, 1964, 1965;).

Si durante la evolución del sistema de apareamiento en el género *Datura* han aparecido tendencias hacia los sistemas predominantemente de autofertilización, podría esperarse: (1) una reducción en el tamaño de las flores, ya que no es necesario recompensar a los polinizadores para mover los gametos (polen) a otras plantas. y (2) una reducción en el nivel de hercogamia, ya que la existencia de niveles altos de hercogamia (separación espacial entre órganos sexuales en flores hermafroditas) se esperaría para aquellas plantas que evitan la autopolinización. Si la autofertilización es practicada durante muchas generaciones, también se espera (3) una reducción en el nivel de depresión por endogamia (reducción de la adecuación). Se predice que los patrones de asignación sexual pueden tener una relación con el sistema reproductivo

de la planta y se espera (+) una disminución en la inversión de recursos para las estructuras masculinas en plantas en donde existe una evolución hacia la autogamia.

2. OBJETIVOS

En esta investigación se plantearon los siguientes objetivos.

- 1- Caracterizar los sistemas de apareamiento en cuatro especies del género *Datura* (Solanaceae) mediante factores que intervienen en la evolución de estos sistemas como depresión endógamica, hercogamia y asignación de recursos a estructuras reproductoras.
- 2- Estimar la depresión endógamica por medio de la diferencia en adecuación entre la progenie producto de autogamia y entrecruzamiento. ya que esta es una fuerza que interviene en la evolución de los sistemas de apareamiento.
- 3- Estimar los niveles de hercogamia en las especies de *Datura* ya que esta puede influir en el grado de autofertilización en poblaciones naturales.
- 4- Estimar la asignación de recursos a las estructuras reproductoras (corola, cáliz, androceo y gineceo). Por medio de peso seco, entre especies, y su relación con el sistema de apareamiento.

de la planta y se espera (+) una disminución en la inversión de recursos para las estructuras masculinas en plantas en donde existe una evolución hacia la autogamia.

2. OBJETIVOS

En esta investigación se plantearon los siguientes objetivos.

- 1- Caracterizar los sistemas de apareamiento en cuatro especies del género *Datura* (Solaneceae) mediante factores que intervienen en la evolución de estos sistemas como depresión endógamica, hercogamia y asignación de recursos a estructuras reproductoras.
- 2- Estimar la depresión endógamica por medio de la diferencia en adecuación entre la progenie producto de autogamia y entrecruzamiento, ya que esta es una fuerza que interviene en la evolución de los sistemas de apareamiento.
- 3- Estimar los niveles de hercogamia en las especies de *Datura* ya que esta puede influir en el grado de autofertilización en poblaciones naturales.
- 4- Estimar la asignación de recursos a las estructuras reproductoras (corola, cáliz, androceo y gineceo). Por medio de peso seco, entre especies, y su relación con el sistema de apareamiento.

3. SISTEMA DE ESTUDIO

El género *Datura* pertenece a la familia *Solanaceae*. Las formas de vida incluyen hierbas anuales y ocasionalmente perennes. Las flores son actinomorfas, solitarias, erectas o colgantes; poseen cáliz tubular angulosos, la corola es simpétala y tiene forma de embudo, con el limbo abierto, plegado, 5-dentado. Estambres 5, filamentos delgados insertos en el tubo de la corola, con las anteras dehiscentes por líneas longitudinales. Ovario imperfectamente 4-locular, multiovulado; estilo simple con estigma bilamelado. Fruto capsular dehiscente en cuatro valvas, lo que ayuda a la diseminación de las semillas, erecto o colgante, con pericarpio espinoso o liso. Semillas discoideas, depresas e imperfectamente reniformes, de negras a cafés. Hojas pecioladas anchas, enteras u onduladas, a veces irregularmente pinadas, glabras o pubescentes, presentan ramificaciones dicotómicas y en cada ramificación se desarrolla una yema floral. La floración se da después de que la planta alcanza su tamaño máximo y los frutos producen gran cantidad de semillas. (Matuda, 1952).

Ecología del género *Datura*

Las especies herbáceas de *Datura*, con excepción de *D. ceratocaula*, son terrestres, anuales o perennes adaptadas a situaciones a las que Anderson (1952) se ha referido como "hábitats abiertos". Estos hábitats están relativamente libres de competencia y pueden considerarse como áreas perturbadas y las plantas que invaden y sobreviven en este tipo de ambientes deben tener ciertos requerimientos y tolerancia. Estas plantas deben ser tolerantes a una exposición plena de luz solar, a cambios rápidos en el aire y composición del suelo, a un amplio rango de temperatura, efectos de erosión y a una naturaleza relativamente inestable del hábitat (Barclay, 1959). Su ciclo reproductivo es rápido y producen numerosas semillas, lo que da una ventaja a plantas que viven frecuentemente en zonas áridas o semiáridas perturbadas.

Las especies son generalmente distinguidas por su hábito de crecimiento, tamaño y margen dentado de la hoja, tamaño y color de la semilla, forma y tipo de espinas del fruto, color del tallo y pubescencia (Conklin, 1976). Las especies herbáceas del género *Datura* tienen una distribución amplia: pueden encontrarse en Asia, Europa, y América. El género *Datura* incluye 13 especies herbáceas, 11 de las cuales se encuentran en México. De las que no están en México, *D. leichardtii*, es endémica de Australia y *D. ferox* se distribuye por todo el mundo con excepción de Norteamérica.

Distribución Espacial.

Las especies de *Datura* suelen encontrarse concentrados en parches perturbados que constituyen su hábitat, por lo que a nivel interpoblacional su distribución sigue un patrón agregado. La cantidad de plantas dentro de un parche es variable y depende del área perturbada.

Dispersión y banco de semillas.

En las plantas de *Datura*, las únicas diásporas son las semillas ya que el fruto permanece en la planta. Cuando abren las cápsulas, las semillas caen por simple gravedad con cualquier movimiento sobre la planta; por lo tanto la mayoría de las semillas quedan apiñadas alrededor de la planta madre. Como las semillas pueden flotar en el agua, este elemento suele actuar como dispersor cuando hay lluvias intensas. Estas dos formas de dispersión natural tienen un alcance relativamente corto (Cabrales-Vargas, 1991).

En términos evolutivos es importante mencionar que la tendencia de las especies a distribuirse en forma de agregados distribución de las especies en manchones relativamente pequeños y aislados, junto con la tendencia de las flores a autopolinizarse, va a favorecer la endogamia, a pesar de la producción de néctar y el síndrome de esfingofilia que presentan estas flores. (Cabrales-Vargas, 1991).

Dentro del género *Datura* existe variabilidad intra e interespecífica en el tamaño de las flores y órganos sexuales, posiblemente asociado al sistema de apareamiento (fig 4). Por ello es un género de planta útil para el estudio de la evolución del sistema reproductivo y su relación con el sistema de apareamiento y factores asociados como la depresión endogámica, morfología floral (hercogamia) y asignación de recursos a estructuras reproductoras.

Para este fin, hemos elegido cuatro especies representativas del género *Datura*, dos de las cuales representan características de entrecruzamiento y las dos restantes características de autopolinización.

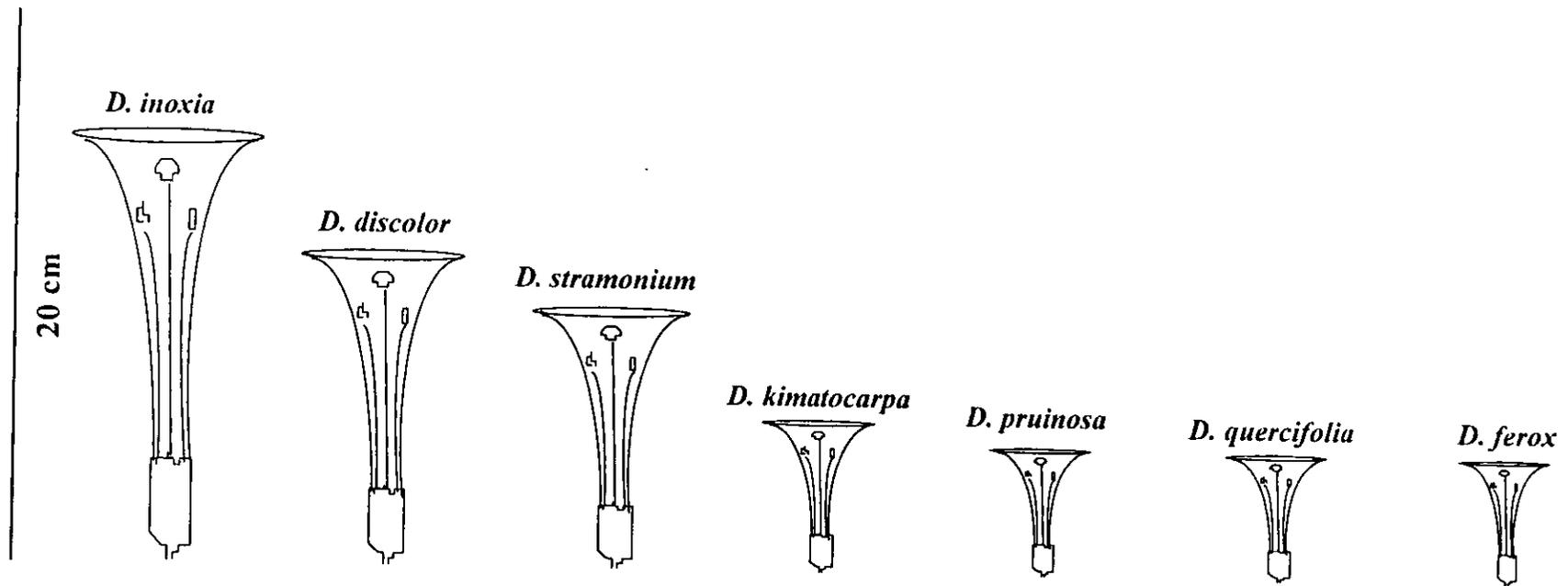


fig. 4 Variabilidad interespecífica en el tamaño de las flores dentro del género *Datura*.

3.1 Descripción de las especies de *Datura*

3.1.1 *Datura discolor* Bernhardt

Planta herbácea anual con ramificación dicotómica, en cada ramificación se desarrolla una yema floral. Hojas grandes de bordes irregularmente dentados levemente pubescentes al igual que los tallos. Sus flores son solitarias hermafroditas y autocompatibles. La corola es tubular con borde pentadentado y puede medir de 14 - 16.5 cm de largo, color blanco con líneas púrpura en la garganta, el cáliz prismático pentadentado en el ápice de 4 - 6 cm de largo. La flor presenta cinco estambres libres insertados en la base de la corola de 7.5 a 12.5 cm de largo, anteras de 3.5 - 9.5 mm y líneas de dehiscencia, estilo de 9 a 16.3 cm de largo, el estigma es bilobulado de 8 a 10.3 mm de largo. El fruto es una cápsula subglobosa de 6 - 7 cm de largo y de 4 - 6 cm de ancho cubierto con una capa de espinas largas no muy tupidas, semillas reniformes negras, (Barclay, 1959). (figura5).

Distribución

Se encuentra desde el desierto del colorado California, Arizona, en USA y se extiende por todo México, en Baja California Chihuahua, Colima, Durango, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo león, Oaxaca, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán. La distribución de esta especie es limitada a áreas xéricas y coincide con zonas de vegetación cerrada.

3.1.2 *Datura stramonium* L.

Planta herbácea anual llega a alcanzar los 2 m de altura. Presenta ramificación dicotómica, y en cada ramificación se desarrolla una yema floral, con hojas grandes de bordes irregularmente dentados, color verde oscuro. Sus flores son hermafroditas y autocompatibles. La corola es tubular con borde pentadentado y puede medir de 5 - 12 cm de largo, su color es blanco o violeta; cáliz pentadentado de 4 - 5 cm de largo y de 2.2 - 3 cm de ancho. La flor presenta cinco estambres insertados en la base de la corola de 3.7 a 8 cm de largo, el estilo de 4.5 - 8.5 cm de largo, algunas veces más

corto o igual a los estambres; estigma bilobulado y la flor tienen un nectario en la base del ovario. La concentración de azúcares del néctar va del 10 al 20% (Nuñez-Farfán 1991). Las flores abren al atardecer y el estigma es receptivo hasta la mañana siguiente.

El fruto es una cápsula ovoide de 2.5 cm de largo, dehiscencia regular en 4 valvas, pericarpio cubierto de espinas iguales pubescentes de 1.5 cm de largo, semillas negras y reniformes de 2.8-4.0 mm de largo y 2.1-3.3 mm de ancho, superficie rugosa. (Barclay, 1959).

La especie *D. stramonium* presenta dos variedades que difieren en el color de la flor y el tallo (Weaver y Warwick, 1984). Esta característica se debe a un gen dominante con dos alelos que se segregan mendelianamente (Blakeslee, 1921). La variedad *stramonium* es la forma recesiva y presenta flores blancas y tallo verde, la variedad *tatula* presenta tallos rojizos y flores violetas (figura 6).

Distribución

Tiene un relativo grado de tolerancia a diferentes condiciones climáticas y tipos de suelos, en lugares abiertos, hábitat naturales perturbados por el hombre. La habilidad para ocupar tales sitios hace que tenga un rango de distribución amplio y contribuye a su dispersión, se encuentra en el Sureste de E.U. y en México en los estados de Chiapas, D.F. Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Tlaxcala, Veracruz.

3.1.3 *Datura pruinosa* Greenman.

Hierba anual ramificación dicotómica alcanza hasta un metro de altura, las ramas están cubiertas con una fina pubescencia, hojas alternadas, ovadas en el contorno alcanzan los 10 cm de largo. Las flores son erectas corola blanca plegada tubular terminación pentadentada de 5-6 cm de largo y 1-3 cm de ancho, cáliz tubiforme de 3-4 cm de longitud densamente pubescente y ocupa más de 3/4 partes del largo de la

corola. Presentan 5 estambres libres, insertados en la base de la corola, el filamento de 1.5-2.0 cm de largo, anteras de 2.7-3.5 mm de largo con líneas de dehiscencia, el estilo es igual o ligeramente más corto que el largo de los estambres, estigma bilobulado. El fruto es una cápsula colgante globosa, de 2 - 3 cm de largo, cubierto con espinas finamente pubescentes, semillas reniformes de color café de 3 - 3.7 mm de largo y de 2 - 2.7 mm de ancho. (Barclay, 1959). (figura 7)

Distribución

En México se ha localizado en los estados de Oaxaca y Puebla en la cuenca alta del río Papaloapan, ocupan regiones áridas, semiáridas y sitios perturbados.

3.1.4 *Datura ferox* L.

Planta herbácea anual con ramificación dicotómica, su altura puede ser hasta de 1 m, hojas alternas con extremos ovalados, miden hasta 12 cm de largo. Sus flores son erectas corola blanca en forma de trompeta terminando en un borde pentadentado de 4 - 6 cm de largo y de 2 - 3 cm de ancho, el cáliz es prismático pentadentado en el ápice de 1.5 - 3.6 cm de largo menor que la mitad del largo de la corola. La flor presenta 5 estambres libres epipetalos de 3 - 4.2 cm de largo a partir de la base de la corola. Las anteras blancas de 2.5 - 4.0 mm de largo y líneas de dehiscencia, estilo de 2.8 - 3.5 cm de largo más corto que los estambres, estigma bilobulado. El fruto es una cápsula ovalada erecta de 4 cm de ancho, las espinas son relativamente escasas, de diferente tamaño y aplanadas, las espinas superiores tienden a ser más largas hasta de 2.5 cm de largo, semillas negras reniformes de 2.5 a 3.5 de ancho y superficie rugosa. (Barclay, 1959). (figura 8).

Distribución

Se encuentra distribuida en el sur del continente Americano, (Norte de Argentina), particularmente en zonas áridas, terrenos cultivados y abiertos.

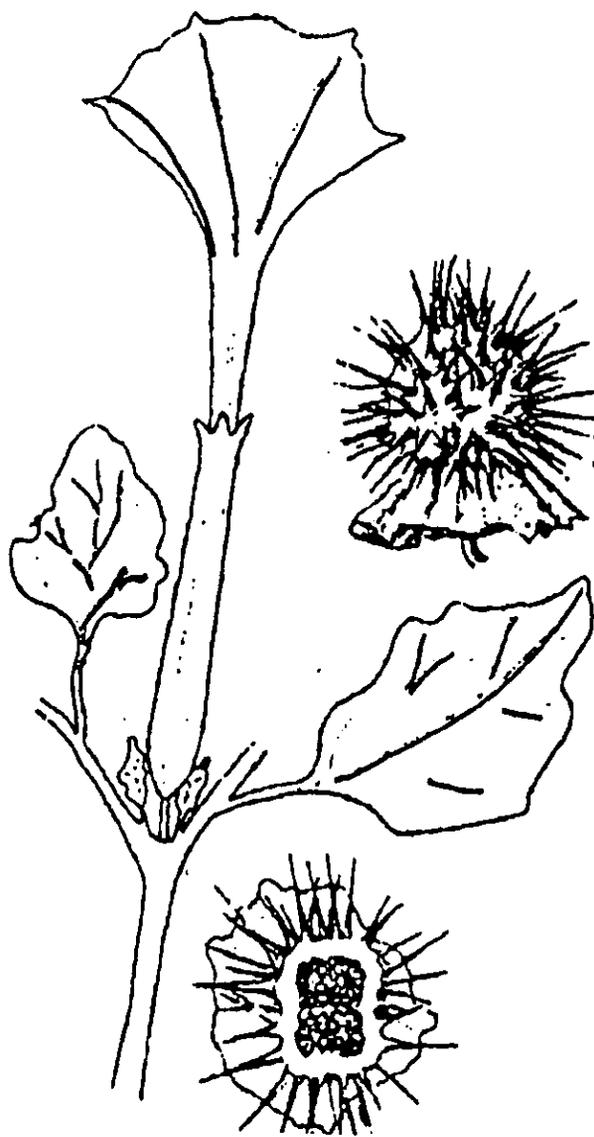


fig. 5 *Datura discolor*

Solanaceae

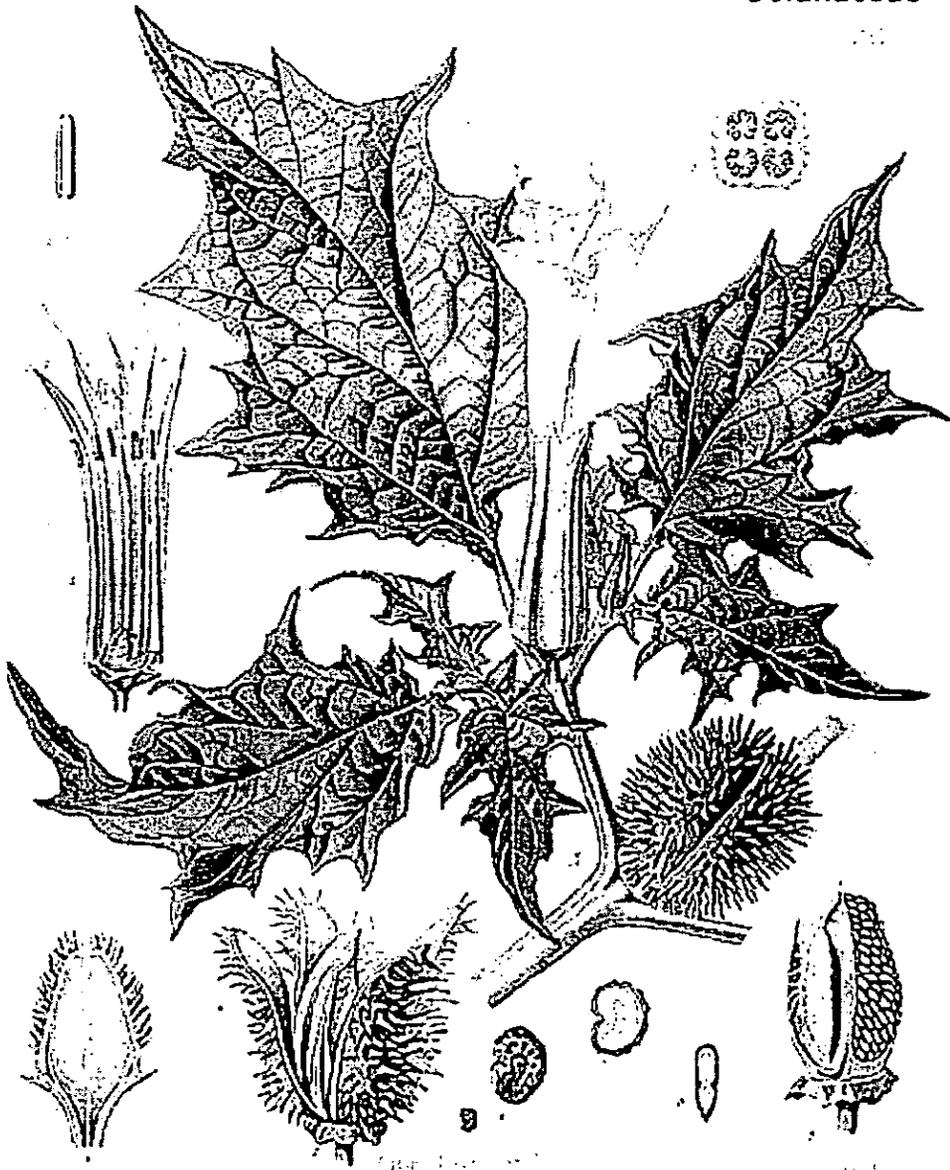


fig.6 *Datura stramonium* L.



fig. 7 *Datura pruinosa*

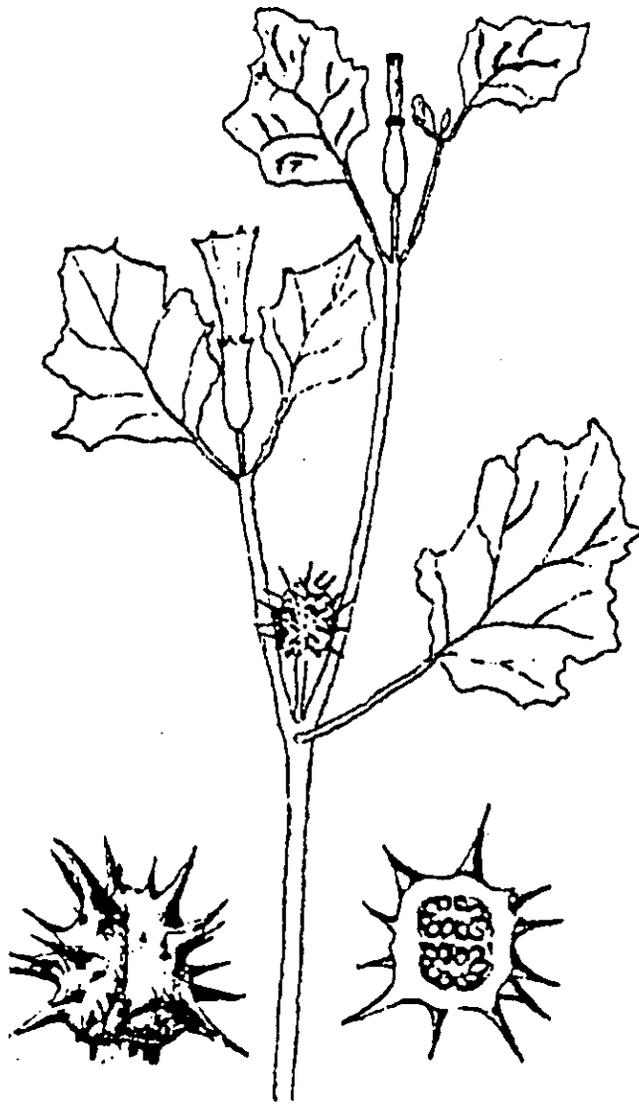


fig. 8 *Datura ferox*

4. METODO

1) Recolección de semillas de las cuatro especies del género *Datura*

a) Se colecto un mínimo de dos frutos de treinta plantas por especie. Cuando los frutos se encontraron inmaduros se colectaron y colocaron en bolsas de papel para ayudar a su maduración en un invernadero. Para las especies que se localizan en el extranjero se hicieron los contactos necesarios con investigadores y estudiantes para conseguir el material.

Especie	Población	Colector	No. de colecta	Herbario	año
<i>D. discolor</i>	Iguala-Guerrero Cañon del Zopilote 15 Km al S de Mezcala	Koch Stephen	8256	MEXU	1982
<i>D. Stramonium</i>	Ticumán -Morelos Afuera del poblado Ticuman, 961msnm.	María Rojas	24	MEXU	1988
<i>D. pruinosa</i>	Oaxaca-Mitla San Pedro Mitla, a 1 Km de Mitla.	Kitchen Suzza	91	MEXU	1986
<i>D. ferox</i>	Cordoba-Argentina. Camino,Pajas blancas	Carrizo	sn	CORD	1988

2) Condiciones de crecimiento en invernadero

a) Germinación

Se seleccionaron cinco semillas de un fruto de cada planta por especie, las semillas fueron tratadas con una solución de hipoclorito de sodio al 10% para desinfectarlas y evitar la contaminación por hongos, suele ser común la presencia de *Candida albicans*. Debido a que las semillas presentan una testa gruesa, se removió la porción que cubre la radícula para romper la latencia y acelerar la germinación. Las semillas fueron sembradas en cajas Petri estériles usando como sustrato agar bacteriológico al 1%. Las cajas se mantuvieron en una cámara ambiental con un promedio de 12 hrs luz y 12 hrs oscuridad y una temperatura promedio de 25°C.

b) Transplante

Cuando las plántulas liberaron los cotiledones de la testa se transplantó una de cada fruto por planta por especie a macetas con capacidad de 3kg usando como sustrato tierra negra y se colocaron en un invernadero.

4.1 Morfología floral

De las plantas desarrolladas en el invernadero, se extrajo el primer botón floral de todas las plantas de cada una de las especies para estimular la floración en los niveles superiores de ramificación. Se midieron las primeras tres a cinco flores producidas a partir de la segunda ramificación, de cada una de las plantas de las especies. Con un vernier digital se tomaron las siguientes medidas para cada flor.

a) Forma y tamaño de la flor

- Largo de la corola
- Largo del cáliz
- Largo de anteras
- Largo de estigma
- Ancho de la corola

El ancho de la corola se obtuvo realizando la medición a partir del punto de fusión de los pétalos más grandes en el momento de la anthesis (fig 9).

b) Hercogamia

A partir de las mediciones de largo de anteras y estigma se obtuvo la hercogamia de cada flor como la diferencia en largo entre las estructuras masculinas y femeninas. En las flores donde se encontró variación en el largo de las anteras, se realizó la medición considerando a la antera más cercana al estigma, aunque este caso es raro. Se considera una hercogamia positiva (+) cuando las anteras se encuentran por arriba del estigma y una hercogamia negativa (-) cuando el estigma esta por encima del androceo (fig 9).

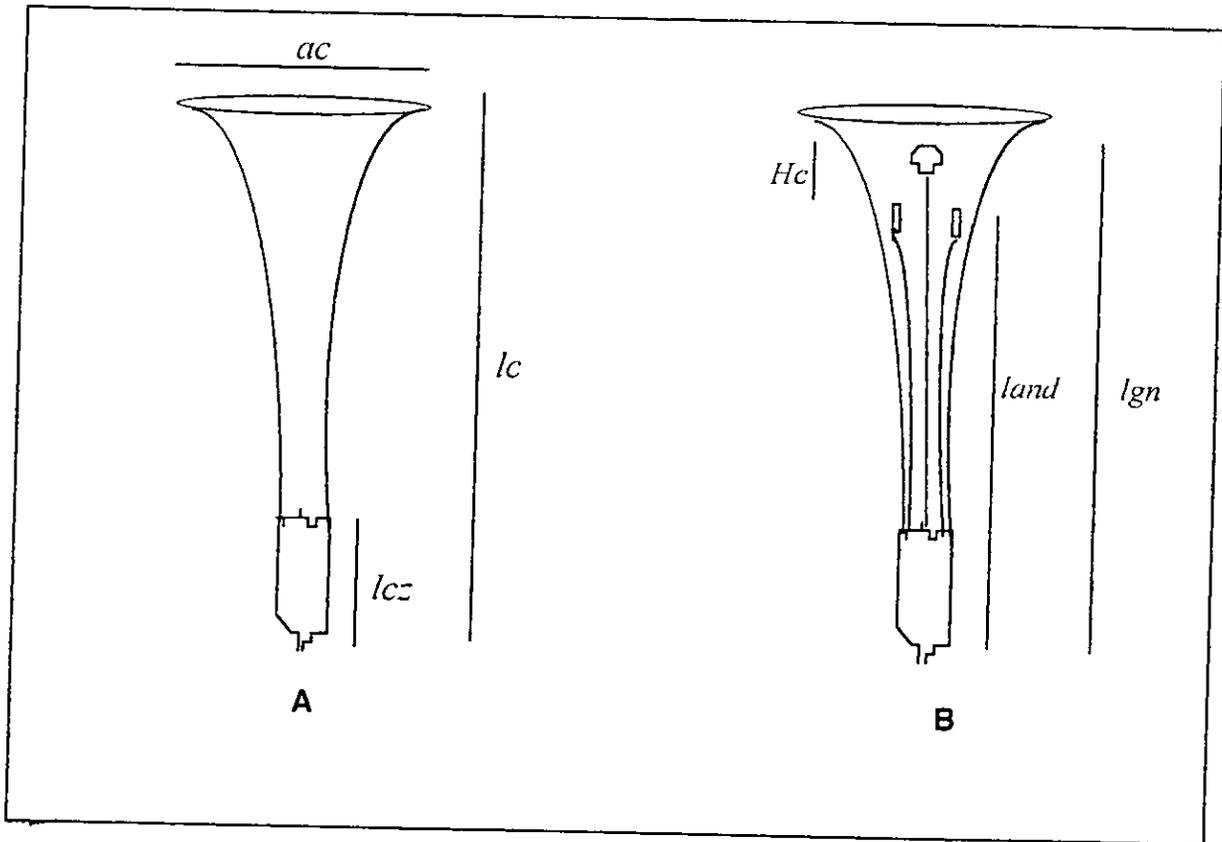


fig. 9. Diagrama de la flor de *Datura* en vista lateral (A) y corte longitudinal (B). *lc*, *lcz*, *lgn*, *lad*, Longitud de la corola, cáliz, gineceo y androceo, respectivamente. *ac*, ancho de la corola, y *Hc*, nivel de hercogamia.

La variación interespecífica e intraespecífica en los caracteres florales (largo del cáliz, largo de corola, largo de androceo y gineceo, y ancho de corola) fue analizada por medio de Análisis de Varianza (ANOVA) Univariados, con la fuente de variación especie e individuo, respectivamente. Para obtener el valor de cada carácter por planta individual se midieron de 2 a 5 flores. La prueba de Student Newman-Keuls se utilizó para realizar los contrastes *a posteriori* entre especies. El error tipo I se controló mediante la corrección de Bonferroni ($\alpha = 0.05/6 = 0.008$) (Underwood 1997). Para determinar si la variación en la hercogamia es independiente del largo de la flor se realizó un Análisis de Covarianza (ANCOVA) Anidado para cada especie. El largo de la flor se utilizó como covariable. Con el objeto de analizar el grado de covariación existente entre los caracteres florales se realizaron análisis de correlación de Pearson por especie.

4.2 Depresión por endogamia y Sistema de Apareamiento.

Experimento de Invernadero: En 1997 se cultivaron en condiciones controladas, plantas de cada especie siguiendo el procedimiento descrito para la germinación y el mantenimiento de las plantas. El cuarto de invernadero se acondicionó para evitar la entrada de polinizadores externos. En cada individuo se escogieron las primeras cuatro flores producidas entre el segundo y tercer nivel de ramificación, (el segundo tuvo dos flores y en el tercer cuatro), para realizar los tratamientos de autopolinización y entrecruzamiento manual. Debido a que la floración es secuencial, los tratamientos se asignaron a cada flor a medida que las anteras maduraban (ver descripción del sistema). La secuencia de los tratamientos se realizó comenzando con el tratamiento de entrecruzamiento manual, alternado los tratamientos en cada flor. Obteniendo al final dos frutos de autofertilización y dos de entrecruzamiento, estos alternados en cada ramificación.

Entrecruzamiento manual: se emascularon las flores antes de que las anteras maduraran y cuando el estigma era receptivo se polinizaron con polen de un

individuo de la especie elegido aleatoriamente. Se aislaron de polinizadores externos mediante embolsado.

Autofertilización manual: se embolsaron los botones antes de la anthesis para evitar la contaminación con polen de otros individuos.

En ambos tratamientos se colectaron los frutos una vez que estos maduraron. Para cada fruto se cuantificó el número de semillas por fruto, el número de semillas abortadas por fruto. El número de semillas abortadas se cuantificó utilizando una lupa estereoscópica. Se consideraron semillas abortadas a aquellas que no presentaron evidencias de maduración. Se calculó el número de óvulos de cada fruto sumando el número de semillas y abortos, con el fin de determinar que el número de semillas y abortos difiere por el tipo de cruce y no por el número de óvulos en cada fruto. Hay que considerar que las semillas abortadas eran muy pequeñas, lo que hizo difícil el conteo y quizá debido a ello se presentan diferencias en el promedio de óvulos en cada especie.

Depresión por Endogamia: Se estimaron los coeficientes de depresión endogámica (δ) como:

$$\delta = 1 - \frac{\bar{\omega}_s}{\bar{\omega}_c},$$

donde $\bar{\omega}_s$ es la adecuación relativa promedio de las progenies derivadas de autofertilización, y $\bar{\omega}_c$ es la adecuación relativa promedio de las progenies derivadas de entrecruzamiento. Esta definición depende únicamente de la adecuación relativa de la descendencia de ambos tipos de cruce, no depende de sus genotipos.

El coeficiente de depresión por endogamia, δ , se calculó utilizando el número de semillas del tratamiento de autofertilización y entrecruzamiento artificial. La comparación entre especies se realizó mediante ANOVA mixto, de dos vías, siendo el sistema de cruce el efecto fijo, y el individuo y la interacción sistema de cruce x familia los efectos aleatorios (Mitchel-Olds y Waller 1985; Núñez-Farfán et al. 1996). Las variables analizadas fueron el número de semillas maduras y abortadas por

fruto por individuo, en cada especie. El mismo análisis se realizó para el número de óvulos (estimado a partir de la suma del número de semillas maduras y abortadas).

4.3 Asignación Sexual.

De las mismas plantas utilizadas para morfología floral las flores que no fueron utilizadas para los tratamientos de endogamia a partir del tercer nivel de ramificación se colectaron un mínimo de tres flores completas un día antes de la antesis, de un mínimo de 30 plantas por cada especie. Cada flor se separó en: cáliz, corola, androceo y gineceo. Cada una de las partes se colocó en sobres de papel aluminio y fueron secadas en una estufa a 60° C durante una semana hasta alcanzar un peso constante. El peso seco de cada estructura se obtuvo utilizando una balanza analítica. Se obtuvieron los patrones de asignación a las diferentes estructuras como porcentaje de la biomasa seca. Se usó el peso seco de las estructuras reproductivas como una medida de asignación por dos razones: 1) Son fáciles de obtener y 2) los resultados obtenidos son equivalente a los obtenidos por calorimetría (Evenson 1983; Hickman y Pitelka 1975).

La proporción de biomasa seca asignada a cada estructura floral se comparó entre especies mediante un Análisis de Variancia Multivariado (MANOVA). Posteriormente se realizaron ANOVAs univariados anidados para determinar el/los caracteres responsables de las diferencias en el MANOVA. El componente intraespecífico de la variación para cada carácter se consideró mediante la anidación de los individuos dentro de las especies. Las comparaciones entre especies, para cada carácter, se realizaron utilizando la prueba de Student Newman-Keuls, previo a la corrección de Bonferroni ($\alpha = 0.008$). Los datos de la proporción de biomasa seca asignada a cada estructura floral fueron transformados (arcoseno $\sqrt{\text{proporción}}$), para corregir la normalidad (Sokal y Rohlf 1981).

Asignación a las estructuras florales y depresión por endogamia

Con los valores promedios por especie se correlacionó la asignación de recursos para cada estructura reproductiva con los niveles de depresión por endogamia ($n = 7$). Para este análisis se utilizaron además los datos correspondientes de *Datura inoxia*, *D. kimatocarpa* y *D. quercifolia* obtenidos por A. L. Cruz Escalante (datos no publicados).

5. RESULTADOS

5.1 Morfología floral

5.1.1 Variación interespecifica

Se obtuvieron diferencias interespecificas en todos los caracteres florales en las cuatro especies del género *Datura* con una $P = .0001$. Para el largo de la corola las cuatro especies difieren con valores de 106.74 a 44.82 mm, en el ancho de la corola entre *D. discolor* y *D. stramonium* no difieren, con valores de 33.7 a 33.17 mm: en *D. pruinosa* y *D. ferox* no hay diferencias con valores de 10.74 a 10.52 mm respectivamente. El largo de anteras y estigma todas las especies difieren de 96.70 a 33.52 mm y de 88.18 a 30.66 mm respectivamente. En cuanto al largo del cáliz *D. discolor* presenta el valor más alto de 53.34, *D. stramonium* y *D. pruinosa* no difieren de 33.64 a 32.50 mm respectivamente y *D. ferox* con el valor menor de 22.57. El grado de hercogamia varia: de 8.52 mm para *D. discolor* en *D. stramonium* 1.176 mm, en *D. pruinosa* y *D. ferox* 2.29 y 2.85 mm respectivamente. (tabla 4 y 5, figura 10).

5.1.2 Variación intraespecifica en cada una de las especies.

Se encontró variabilidad intraespecifica en cada uno de los caracteres florales medidos dentro de cada una de las especies. (figura 11-16). Para *D. discolor* el más significativo fue el largo del gineceo, con una $P = .0001$ en el cáliz no se encontro significancia. En *D. Stramonium* la diferencia significativa de la variabilidad dentro de la especie fue para el largo del androceo y gineceo con una $P = .0001$. En *D. ferox* se encontraron diferencias significativas en la variabilidad intraespecifica en todos los caracteres medidos con una $P > .05$. En *D. pruinosa* fueron significativas con una $P > .05$ el largo de la flor, androceo y gineceo, y el ancho de la flor. el largo de cáliz tuvo una $P = .0001$. En cuanto a los resultados de hercogamia en ninguna de la especies se encontró variabilidad intraespecifica significativa. (tabla 6.)

5.1.3 Correlaciones Morfológicas

Las correlaciones indican el grado en que dos caracteres covarian de forma simultánea. En el caso de los caracteres florales en *Datura* se obtuvieron en general que entre el largo del cáliz y ancho de la corola no hay una correlación significativa. En contraste, las correlaciones entre el largo de la corola, androceo y gineceo presentaron valores más altos lo cual sugiere que la variación en los órganos reproductivos es relativamente dependiente del tamaño de la flor (tabla 7). En cuanto a la hercogamia, las correlaciones no fueron significativas con los caracteres restantes. Debido a que la hercogamia puede ser relativamente dependiente del largo de la flor se realizó un ANCOVA usando como covariable el largo de la flor y como variable dependiente la hercogamia, en ninguno de los casos es significativa por lo que podemos concluir que la hercogamia es independiente del largo de la flor (tabla 8).

5.2 Depresión por Endogamia.

Los resultados obtenidos en el presente estudio se presentan en la tabla 6. El análisis de varianza indica que hay diferencia significativa entre la producción de semillas, abortos y el tipo de cruza, la interacción entre la cruza y el individuo no muestran diferencias significativas en ninguna de las especies.

Los valores promedio para cada carácter analizado en ambos tipo de cruza, indica que el número de semillas fue más alto en el entrecruzamiento para *D. discolor* y *D. stramonium*, en comparación a las producidas por autopolinización; el número de abortos fue mayor en autopolinización y menor en entrecruza. Para *D. pruinosa* y *D. ferox* el valor promedio más alto fue en el número de semillas producto de autopolinización que en el de entrecruza, en cuanto al número de abortos fue mayor en los frutos producto de entrecruza (tabla 9 y 10, figura 17). Los resultados promedio de depresión endogámica (δ) para cada una de las especies fueron los siguientes en *D. discolor* $\delta = 0.242$, *D. stramonium* $\delta = 0.16$, *D. pruinosa* $\delta = -0.64$ y *D. ferox* $\delta = -0.204$ (figura 18).

5.3 Asignación Sexual

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre especies en la asignación a cada una de las estructuras florales (tabla 11 y figura 19). Las especies de flores más grandes asignan proporcionalmente más a la función masculina (corola y androceo) mientras que las especies de flores pequeñas asignan más a la función femenina (gineceo y cáliz) (figura 19).

Variación intraespecífica

En *D. discolor* y *D. stramonium*, que son las especies con la flor de mayor tamaño, la estructura reproductiva a la que se asigna mayor porcentaje es la corola (47.51% y 41.74%) respectivamente, al gineceo (18.99% y 26.80%) al cáliz se le asigna un 18.80% y 14.26%) y al androceo 14.71% y 17.80%. En *D. pruinosa* y *D. ferox* que son las especies con la flor de menor tamaño, la estructura reproductiva a la cual se asigna mayor porcentaje es el gineceo de 42.57% y 39.24% respectivamente, la menor asignación es a androceo de 10.44% y 13.44%. Al cáliz se le asigna 18.57% y 15.20% y para la corola se asigna un 28.40% y 13.44% respectivamente para cada especie. (fig 20).

Se encontró una relación lineal positiva entre (I) la asignación a corola (fig 21 a) y (II) androceo con la depresión endogámica (δ) (fig 21b), y negativa entre la asignación a gineceo y la depresión endogámica (fig 21c). De manera interesante y como se esperaría, el cáliz no tienen una relación con la depresión (fig 21d).

Tabla 4. Valores promedio de varios caracteres florales en cuatro especies del género *Datura*. C.V. coeficiente de variación. N = Tamaño de la muestra.

Largo de corola	Promedio (mm)	Error Estandar	C.V. (%)	N (flores)
<i>D. discolor</i>	106.743	1.339	17.96	205
<i>D. stramonium</i>	83.898	0.723	11.63	182
<i>D. pruinosa</i>	48.748	0.625	12.62	97
<i>D. ferox</i>	44.828	0.500	13.74	152
Ancho de corola	Promedio (mm)	Error Estandar	C.V. (%)	N (flores)
<i>D. discolor</i>	337.67	1.181	44.89	205
<i>D. stramonium</i>	33.170	0.384	15.62	182
<i>D. pruinosa</i>	10.749	0.294	26.97	97
<i>D. ferox</i>	10.528	0.240	29.08	152
Largo de cáliz	Promedio (mm)	Error Estandar	C.V. (%)	N (flores)
<i>D. discolor</i>	53.349	2.538	68.10	205
<i>D. stramonium</i>	33.649	0.326	13.07	182
<i>D. pruinosa</i>	32.502	0.478	14.47	97
<i>D. ferox</i>	22.579	0.347	18.96	152
Largo de anteras	Promedio (mm)	Error Estandar	C.V. (%)	N (flores)
<i>D. discolor</i>	96.763	1.086	16.07	205
<i>D. stramonium</i>	64.966	0.528	10.96	182
<i>D. pruinosa</i>	39.025	0.488	12.30	97
<i>D. ferox</i>	33.244	0.335	12.31	152
Largo de estigma	Promedio (mm)	Error Estandar	C.V. (%)	N (flores)
<i>D. discolor</i>	88.183	0.960	15.58	205
<i>D. stramonium</i>	63.786	0.527	11.15	182
<i>D. pruinosa</i>	36.433	0.429	11.59	97
<i>D. ferox</i>	30.664	0.302	12.15	152
Hercogamia	Promedio (mm)	Error Estandar	C.V. (%)	N (flores)
<i>D. discolor</i>	8.529	0.621	104.25	205
<i>D. stramonium</i>	1.176	0.388	444.98	182
<i>D. pruinosa</i>	2.292	0.299	113.58	97
<i>D. ferox</i>	2.859	0.182	78.62	152

Tabla 5. Análisis de varianza de la morfología floral entre las 4 especies de *Datura*.

Largo de la corola					
Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Especie	3	424636.96	141545.65	880.09	.0001
error	632	101644.464	160.83		

Ancho de la corola					
Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Especie	3	96208.51	32069.50	309.70	.0001
error	632	65442.30	103.54		

Largo del Cáliz					
Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Especie	3	90391.12	30130.37	68.56	.0001
error	632	277715.38	439.42		

Largo del androceo					
Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Especie	3	421098.22	140366.07	1402.09	.0001
error	632	63270.76	100.11		

Largo del gineceo					
Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Especie	3	349993.74	116664.58	1431.56	.0001
error	632	51504.38	81.494		

Hercogamia					
Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Especie	3	6020.04	2006.681	55.91	.0001
error	632	22681.09	35.88		

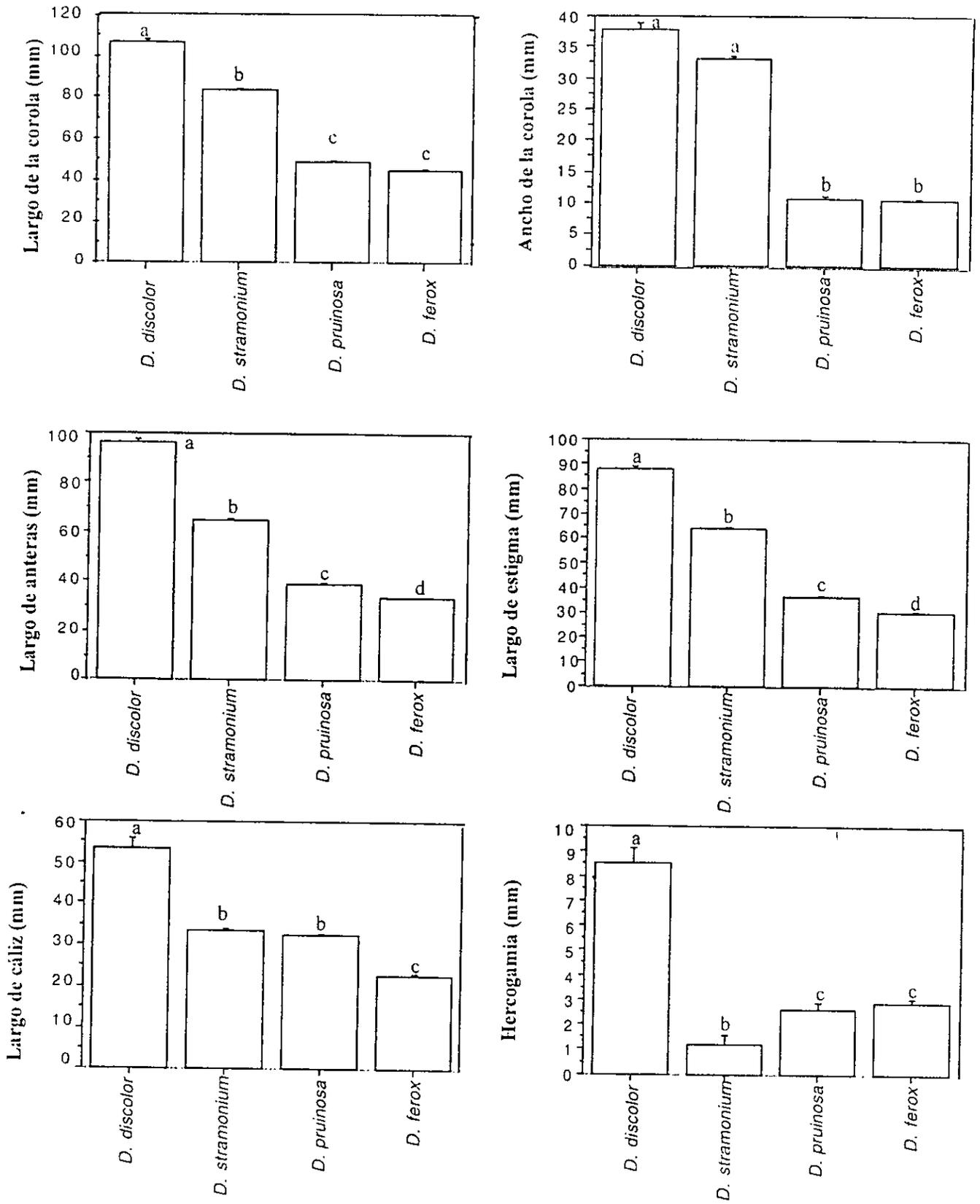


fig. 10. Valores promedio de rasgos florales entre las especies de *Datura*. Las letras diferentes arriba de cada barra indica diferencias significativas con un α de 0.05 (SNK).

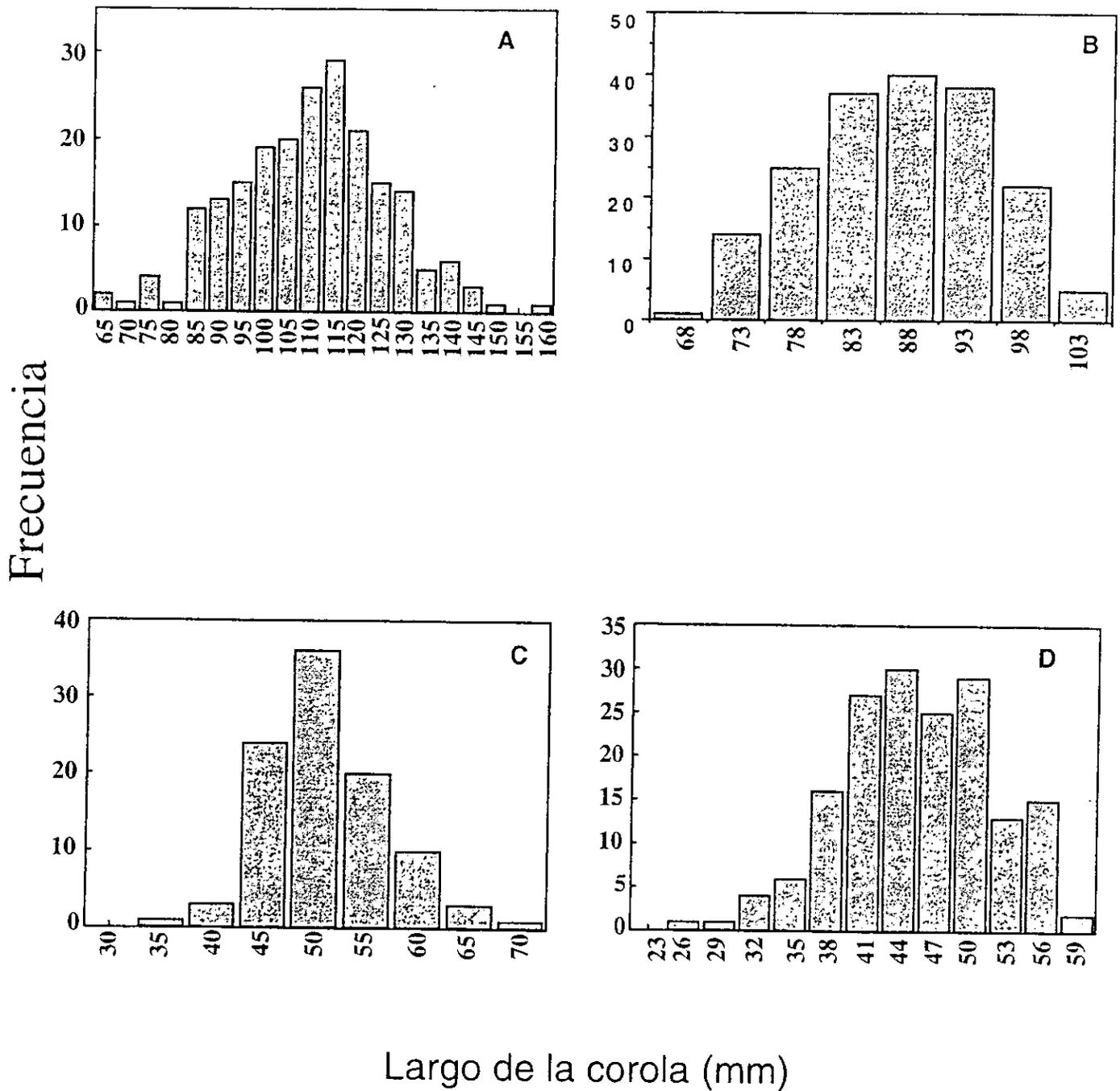


fig.11 Distribución de frecuencias del largo de la corola para cada una de las especies de *Datura*
 A) *D. discolor* N=205 B) *D. stramonium* N=182 C) *D. pruinosa* N= 97 D) *D. ferox* N= 152

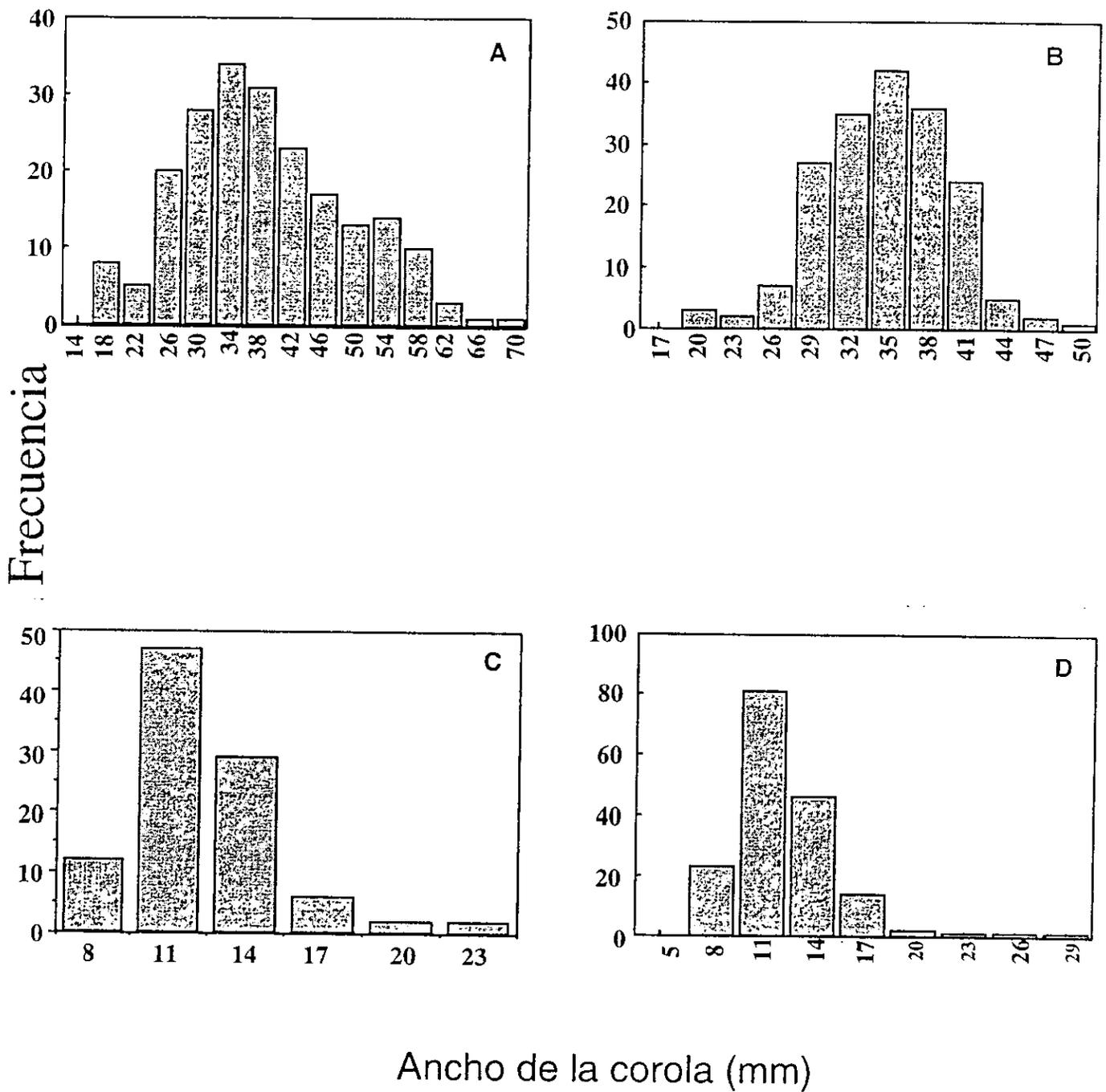
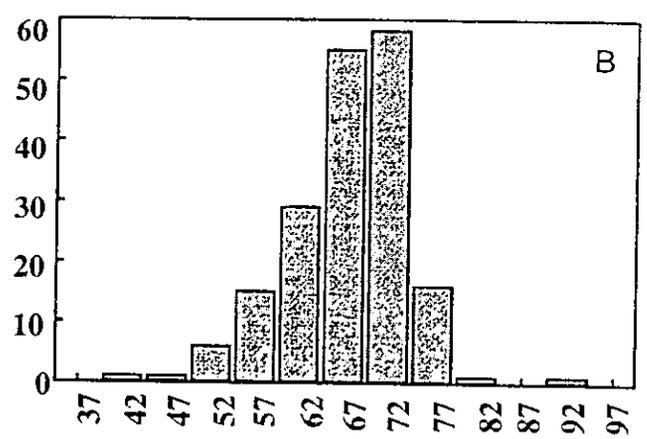
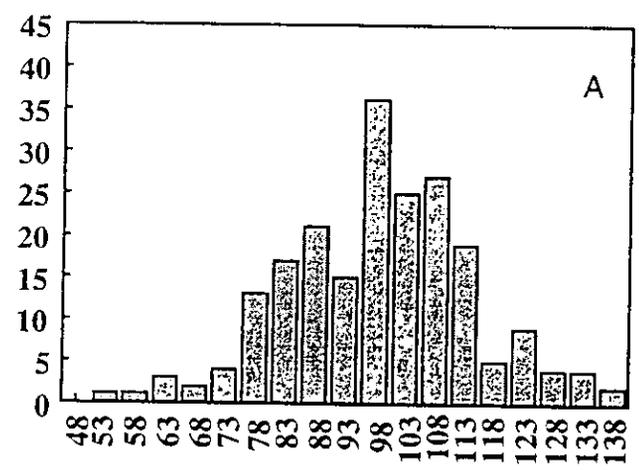
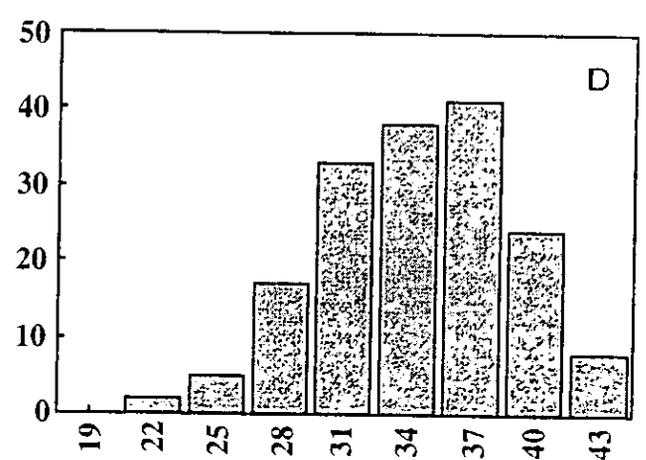
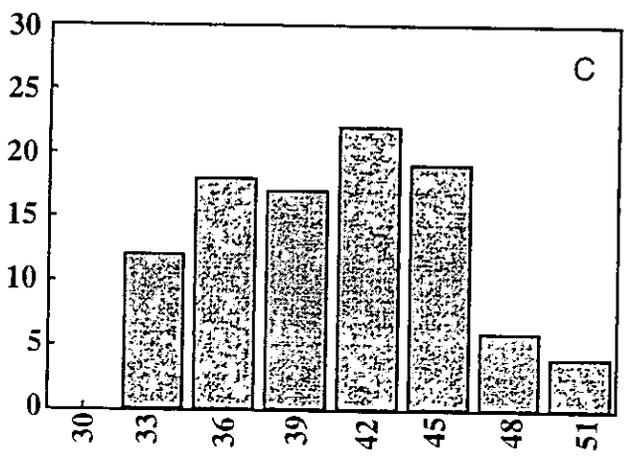


fig.12 Distribución de frecuencias del ancho de la corola para cada una de las especies de *Datura*
 A) *D. discolor* N=205 B) *D. stramonium* N=182 C) *D. pruinosa* N= 97 D) *D. ferox* N= 152



Frecuencia



Largo de anteras en (mm)

fig 13 Distribución de frecuencias de largo de anteras para cada una de las especies de *Datura*.
 A) *D. discolor* N=205 B) *D. stramonium* N=182 C) *D. pruinosa* N= 97 D) *D. ferox* N= 152

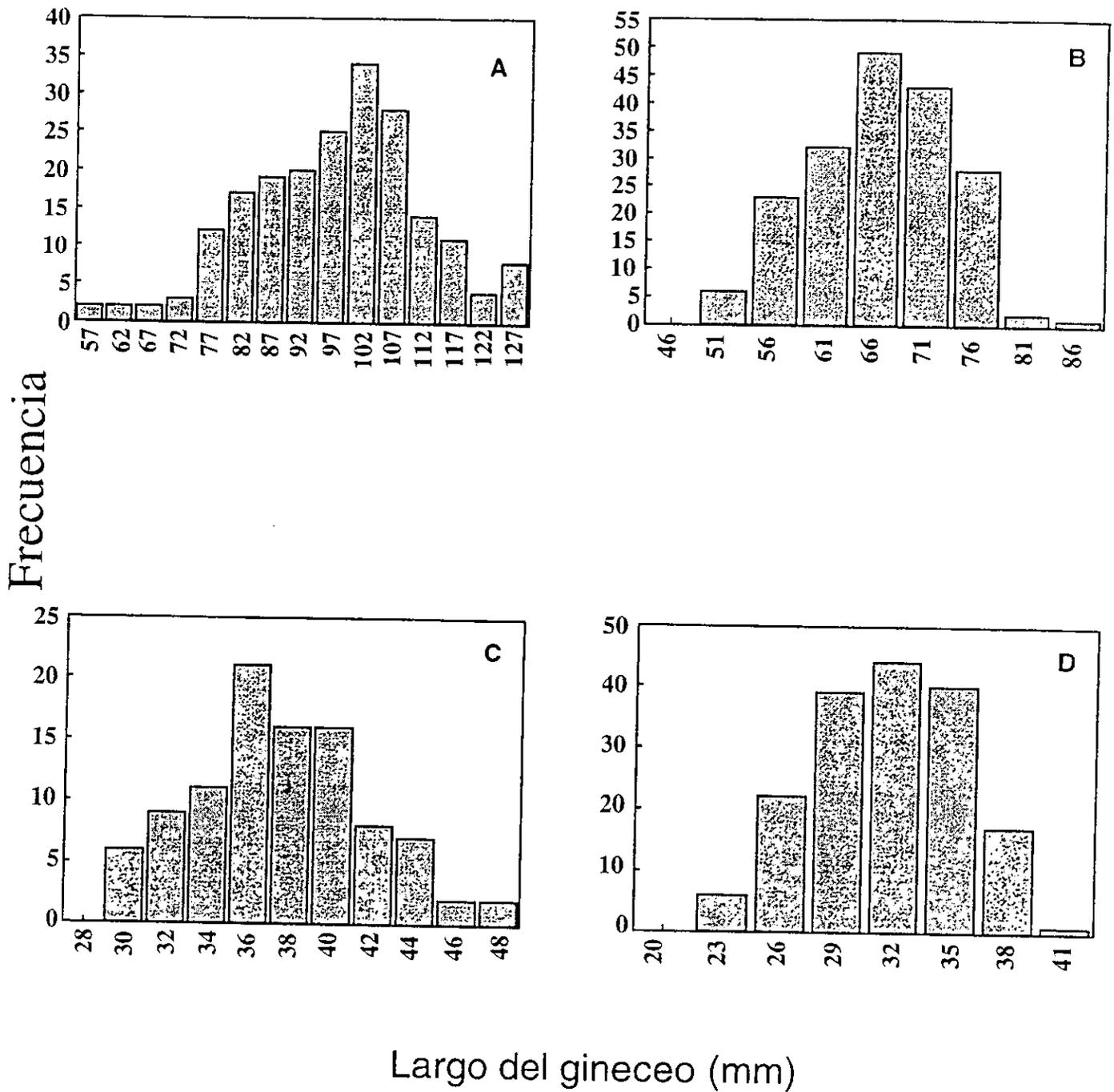


fig.14 Distribución de frecuencias del largo de gineceo para cada una de las especies de *Datura*
 A) *D. discolor* N=205 B) *D. stramonium* N=182 C) *D. pruinosa* N= 97 D) *D. ferox* N= 152

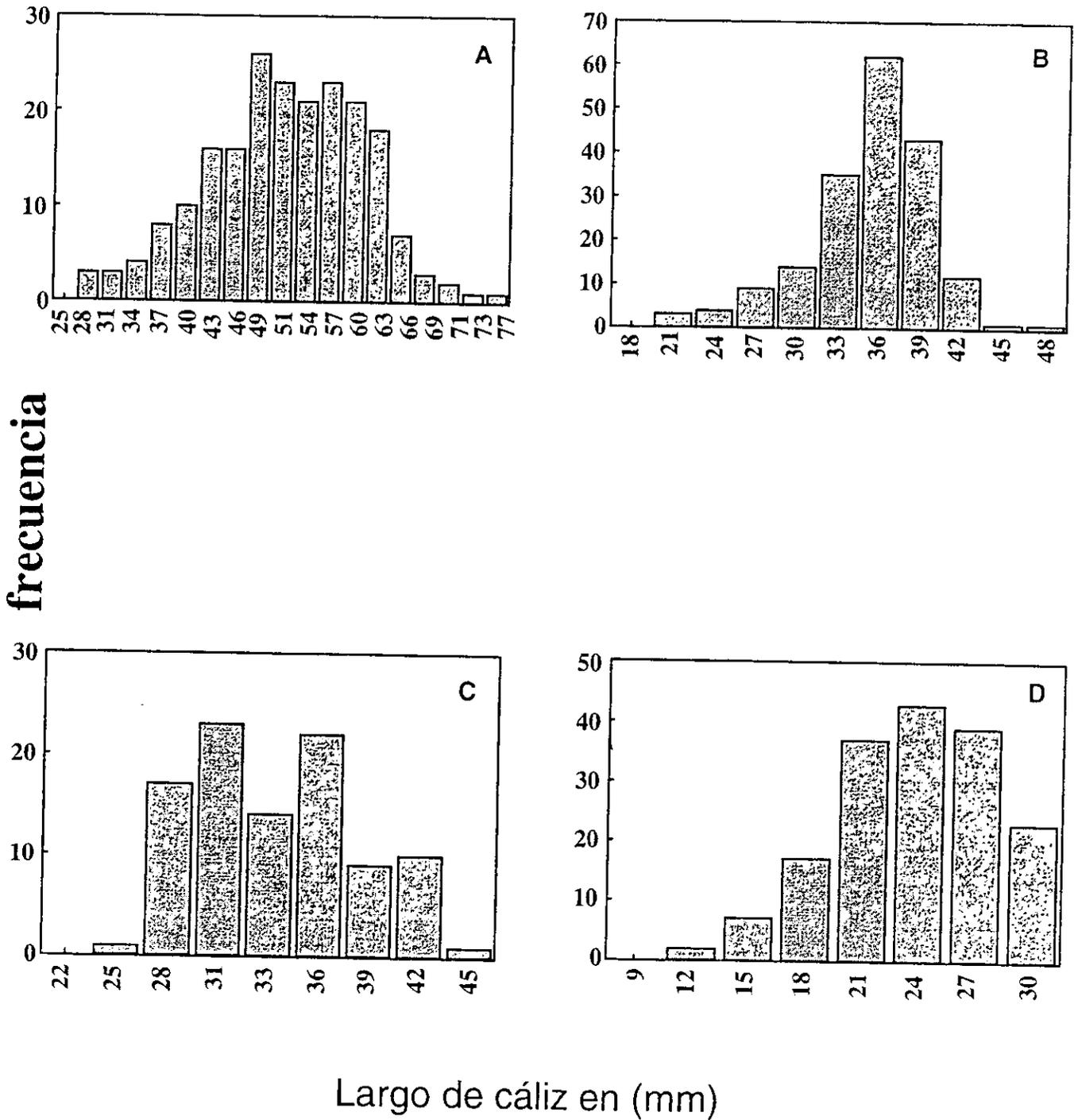
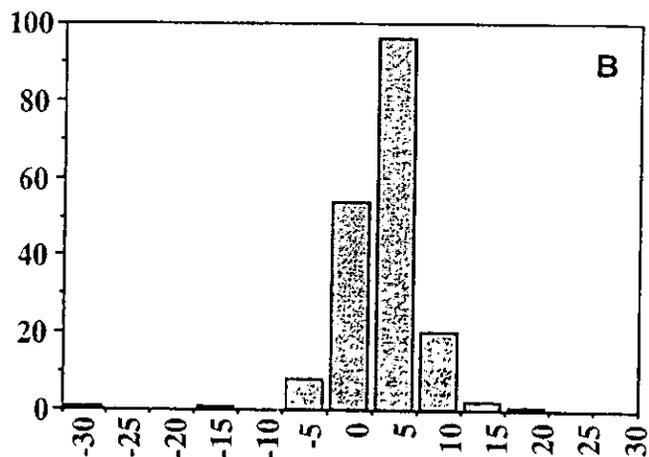
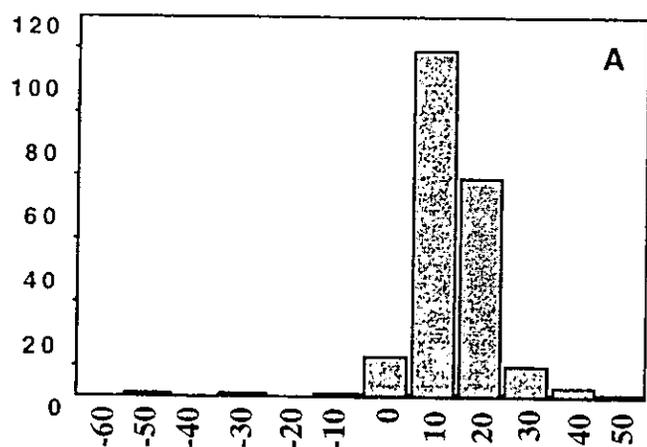
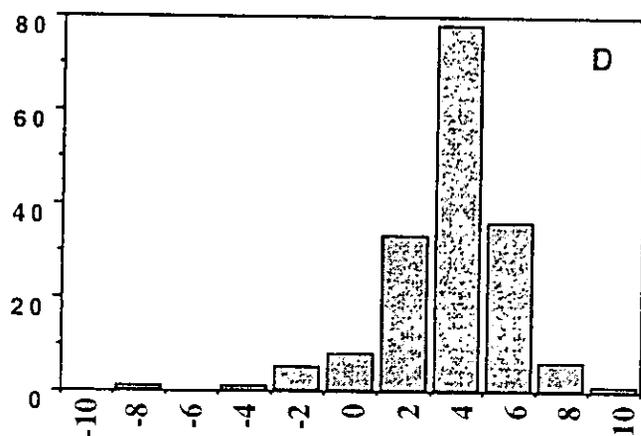
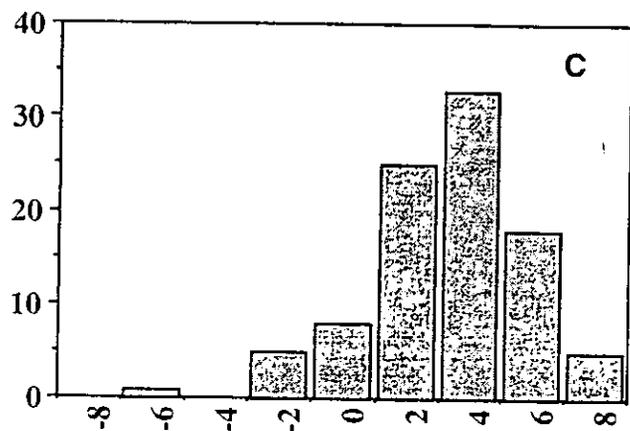


fig.15 Distribución de frecuencias del largo del cáliz para cada una de las especies de *Datura*
 A) *D. discolor* N=205 B) *D. stramonium* N=182 C) *D. pruinosa* N= 97 D) *D. ferox* N= 152



Frecuencia



Hercogamia en (mm)

fig.16 Distribución de frecuencias del nivel de herkogamia para cada una de las especies de *Datura*
 A) *D. discolor* N=205 B) *D. stramonium* N=182 C) *D. pruinosa* N= 97 D) *D. ferox* N= 152

Tabla 6. Análisis de varianza intraespecífica de los caracteres florales medidos en cada una de las especies del género *Datura*.

D. discolor

Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Largo					
individuo	32	15586.20	487.06	1.652	.0222
error	175	51581.62	294.75		
Ancho					
individuo	32	14282.98	446.34	1.76	.0116
error	175	44370.59	253.54		
Cáliz					
individuo	32	51439.89	1607.49	1.287	.1549
error	175	218520.04	1248.68		
Androceo					
individuo	32	13373.12	417.91	1.990	.0027
error	175	36758.97	210.05		
Gineceo					
individuo	32	12904.60	403.26	2.658	.0001
error	175	26548.34	151.70		
hercogamia					
individuo	32	3032.73	94.77	1.257	.1780
error	175	13194.50	75.39		

D. stramonium

Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Largo					
individuo	31	5498.94	177.38	2.277	.0005
error	152	11840.06	77.89		
Ancho					
individuo	31	1493.95	48.19	2.143	.0013
error	152	3418.18	22.48		
Cáliz					
individuo	31	1036.00	33.41	2.018	.0029
error	152	5507.07	16.55		
Androceo					
individuo	31	3681.56	118.76	3.278	.0001
error	152	5507.07	36.23		
Gineceo					
individuo	31	4665.54	150.50	5.092	.0001
error	152	4492.74	29.55		
hercogamia					
individuo	31	1030.06	33.22	1.282	.1647
error	152	3938.13	25.90		

Continuación de la Tabla 6. Análisis de varianza intraespecífica de los caracteres florales medidos en cada una de las especies del género *Datura*.

D. pruinosa

Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Largo					
individuo	18	1058.01	58.77	1.777	.0434
error	78	2579.74	33.07		
Ancho					
individuo	18	342.89	19.05	3.197	.0002
error	78	464.70	5.95		
Cáliz					
individuo	18	1151.27	63.96	5.126	.0001
error	78	973.20	12.47		
Androceo					
individuo	18	706.28	39.23	2.030	.0172
error	78	1507.36	19.32		
Gineceo					
individuo	18	371.06	20.11	1.20	.2751
error	78	343.49	17.05		
hercogamia					
individuo	18	232.74	12.93	1.682	.0608
error	78	599.53	7.68		

D. ferox

Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Largo					
individuo	29	1765.57	60.88	1.654	.0291
error	139	5115.25	36.80		
Ancho					
individuo	29	454.87	15.68	1.872	.0088
error	139	1164.50	8.37		
Cáliz					
individuo	29	698.54	24.08	1.476	.0716
error	139	2267.80	16.31		
Androceo					
individuo	29	1024.60	35.33	2.074	.0028
error	139	2368.30	17.03		
Gineceo					
individuo	29	787.81	27.16		
error	139	1935.64	13.92	1.951	.0056
hercogamia					
individuo	29	132.79	4.57	.941	.5583
error	139	676.66	4.86		

D. discolor

variable	largo de corola	ancho de corola	largo de caliz	largo de androceo	largo de gineceo	hercogamia
largo de corola	1.0	0.47	0.38	0.88*	0.88*	-0.00
ancho de corola		1.0	0.03	0.52*	0.49*	0.08
largo de caliz			1.0	0.22	0.29	-0.16
largo de androceo				1.0	0.88*	0.24
largo de gineceo					1.0	-0.23
hercogamia						1.0

D. stramonium

variable	largo de corola	ancho de corola	largo de caliz	largo de androceo	largo de gineceo	hercogamia
largo de corola	1.0	0.39	0.53*	0.80*	0.77*	-0.10
ancho de corola		1.0	0.55*	0.32	0.11	0.36
largo de caliz			1.0	0.58*	0.57*	-0.11
largo de androceo				1.0	0.86*	0.04
largo de gineceo					1.0	-0.45
hercogamia						1.0

D. pruinosa

variable	largo de corola	ancho de corola	largo de caliz	largo de androceo	largo de gineceo	hercogamia
largo de corola	1.0	0.40	0.77*	0.86*	0.87*	0.41
ancho de corola		1.0	0.31	0.60*	0.39	0.53
largo de caliz			1.0	0.56*	0.84*	-0.01
largo de androceo				1.0	0.78*	0.73
largo de gineceo					1.00	0.14
hercogamia						1.0

D. ferox

variable	largo de corola	ancho de corola	largo de caliz	largo de androceo	largo de gineceo	hercogamia
largo de corola	1.0	0.12	0.67*	0.85*	0.87*	0.19
ancho de corola		1.0	0.14	-0.62*	0.07	-0.35
largo de caliz			1.0	0.56*	0.56*	0.15
largo de androceo				1.0	0.93*	0.46
largo de gineceo					1.0	0.11
hercogamia						1.0

Tabla 7. Matriz de correlación fenotípica entre los caracteres florales medidos en cada una de las especies de *Datura*. Las correlaciones significativas ($P > 0.05$) son señaladas con un asterisco.

Tabla 8. Ancova usando como variable dependiente la hercogamia, la P no es significativa. Por lo que la hercogamia es independiente del largo de la flor en cada una de las especies.

D. discolor

Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Individuo	32	2262.52	70.70	1.003	0.4725
largo	1	1.777	0.025	0.8741	1.777
Individuo+largo	32	2317.29	72.41	1.027	0.4383
error	142	10010.93	70.5		

D. stramonium

Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Individuo	28	237.39	8.47	0.282	0.999
largo	1	12.68	0.42	0.517	12.68
Individuo+largo	28	240.26	8.58	0.286	0.998
error	123	3695.38	30.04		

D. pruinosa

Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Individuo	18	227.52	12.64	1.936	0.029
largo	1	1.611	1.611	0.247	0.621
Individuo+largo	18	222.83	12.38	1.897	0.033
error	60	391.66	6.528		

D. ferox

Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Individuo	28	89.638	3.201	0.63	0.92
largo	1	2.478	0.488	0.48	2.47
Individuo+largo	28	83.039	2.979	0.58	0.94
error	110	558.913	5.081		

Tabla 9. Análisis de varianza para cada uno de los caracteres medidos, producción de semillas y abortos derivadas de autopolinización y entrecruzamiento en cuatro especies del género *Datura*. Se anota la suma de cuadrados (SC) y los valores de F para cada variable, los grados de libertad se encuentran entre parentésis, los subíndices I, c, ic, e, representan individuos, tipo de cruce, interacción individuo-cruce y error respectivamente. ***P= 0.0001 y ** P>0.05.

D. discolor

variable	SCi	SCc	SCic	SCe	Fi	Fc	Fic
#semillas	82.253.110 (24)	82490.779 (1)	37965.32 (24)	124071.50 (48)	1.326	31.914***	.612
#abortos	14895.354 (24)	28862.779 (1)	7165.724 (24)	21419.500 (48)	1.391	69.875***	.669
#óvulos	57184.614 (24)	20384.000 (1)	25244.326 (24)	93417.000 (48)	1.224	10.474	.540

D. stramonium

variable	SCi	SCc	SCic	SCe	Fi	Fc	Fic
#semillas	76585.889 (8)	19044.000 (1)	70979.000 (8)	49489.000 (18)	3.482	6.927**	3.227
#abortos	9894.000 (8)	6373.361 (1)	9534.888 (8)	11234.500 (18)	1.982	10.211**	1.910
#óvulos	82359.556 (8)	4334.028 (1)	86688.222 (8)	47966.500 (18)	3.863	1.626	4.066**

D. pruinosa

variable	SCi	SCc	SCic	SCe	Fi	Fc	Fic
#semillas	43417.237 (18)	61845.053 (1)	26321.447 (18)	24558.000 (38)	3.732	95.696***	2.263
#abortos	8456.026 (18)	15318.961 (1)	9576.289 (18)	11949.500 (18)	1.494	48.715***	1.692
#óvulos	39610.105 (18)	15604.224 (1)	28540.526 (18)	33261.500 (38)	2.514	17.287	1.811

D. ferox

variable	SCi	SCc	SCic	SCe	Fi	Fc	Fic
#semillas	38720.000 (1)	3432.200 (1)	34124.800 (19)	72729.000 (40)	1.121	1.88	.988
#abortos	7799.300 (19)	3864.200 (1)	12046.300 (19)	22294.000 (40)	.737	6.933**	1.138
#óvulos	28283.300 (19)	12.800 (1)	22093.700 (19)	65266.000 (40)	.912	.008	.713

Tabla 10. Valores promedio y error estandar para cada uno de los caracteres medidos en las progenie derivadas de autopolinización y entrecruzamiento de las especies de *Datura*

D. discolor

CARACTER	AUTOPOLINIZACION		ENTRECRUZAMIENTO	
	X	E.E	X	E.E
# semillas	106.98	7.55	164.64	6.83
#abortos	57.38	3.46	6.91	2.52
#óvulos	163.36	6.11	171.56	6.08

D. stramonium

CARACTER	AUTOPOLINIZACION		ENTRECRUZAMIENTO	
	X	E.E	X	E.E
# semillas	229.94	18.76	275.44	18.76
#abortos	48.40	9.31	13.61	3.76
#óvulos	290.16	20.44	292.11	16.51

D. pruinosa

CARACTER	AUTOPOLINIZACION		ENTRECRUZAMIENTO	
	X	E.E	X	E.E
# semillas	139.76	5.12	82.71	6.39
#abortos	10.47	2.74	68.86	3.71
#óvulos	150.23	5.29	151.57	6.63

D. ferox

CARACTER	AUTOPOLINIZACION		ENTRECRUZAMIENTO	
	X	E.E	X	E.E
# semillas	101.22	6.55	90.25	7.90
#abortos	36.11	3.09	47.33	4.46
#óvulos	137.33	6.34	137.58	6.30

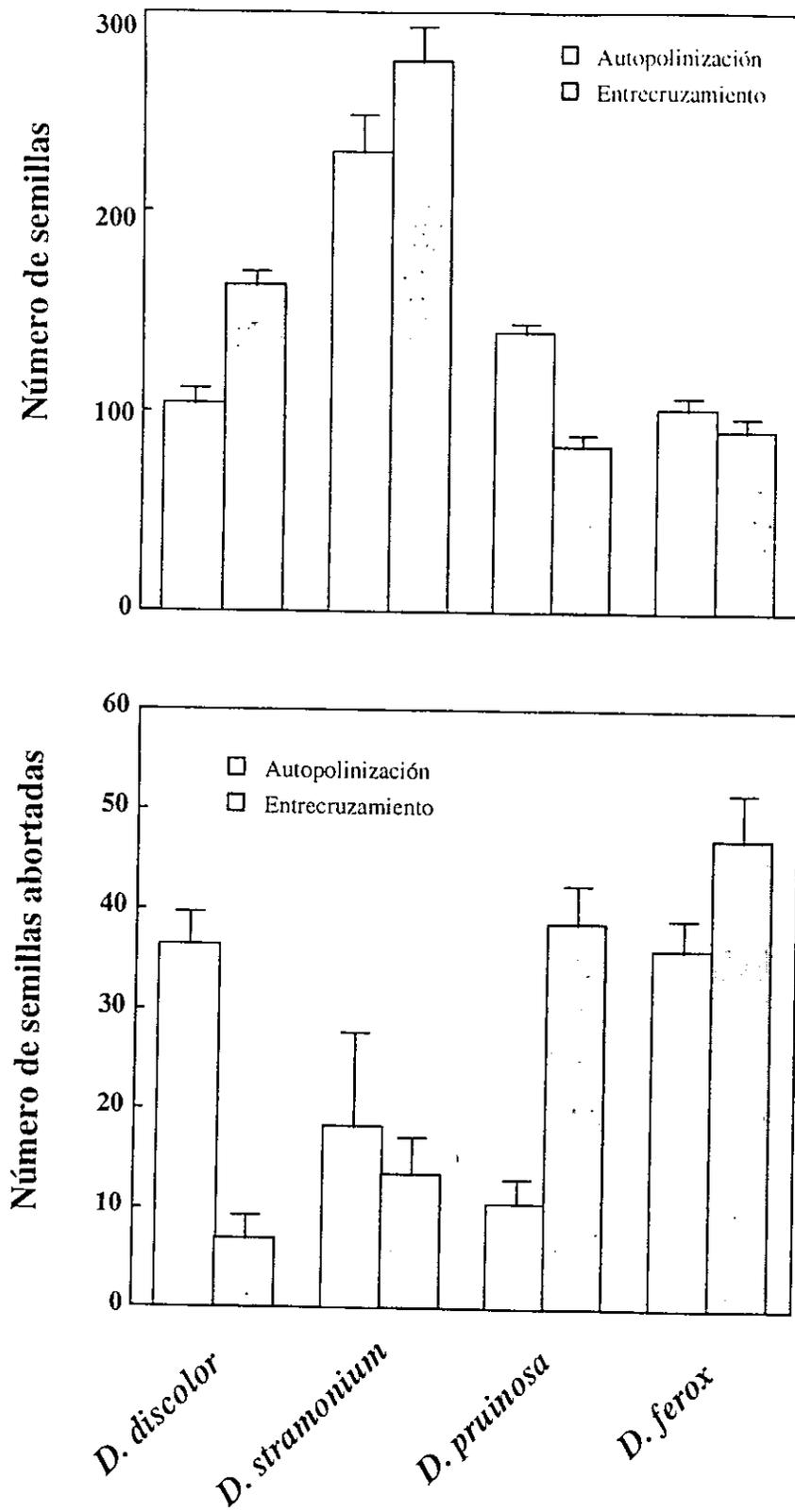


fig. 17. Representación gráfica de los valores promedio para el número de semillas y abortos en las progenies derivadas de autopolinización y entrecruzamiento en cada una de las especies de *Datura*

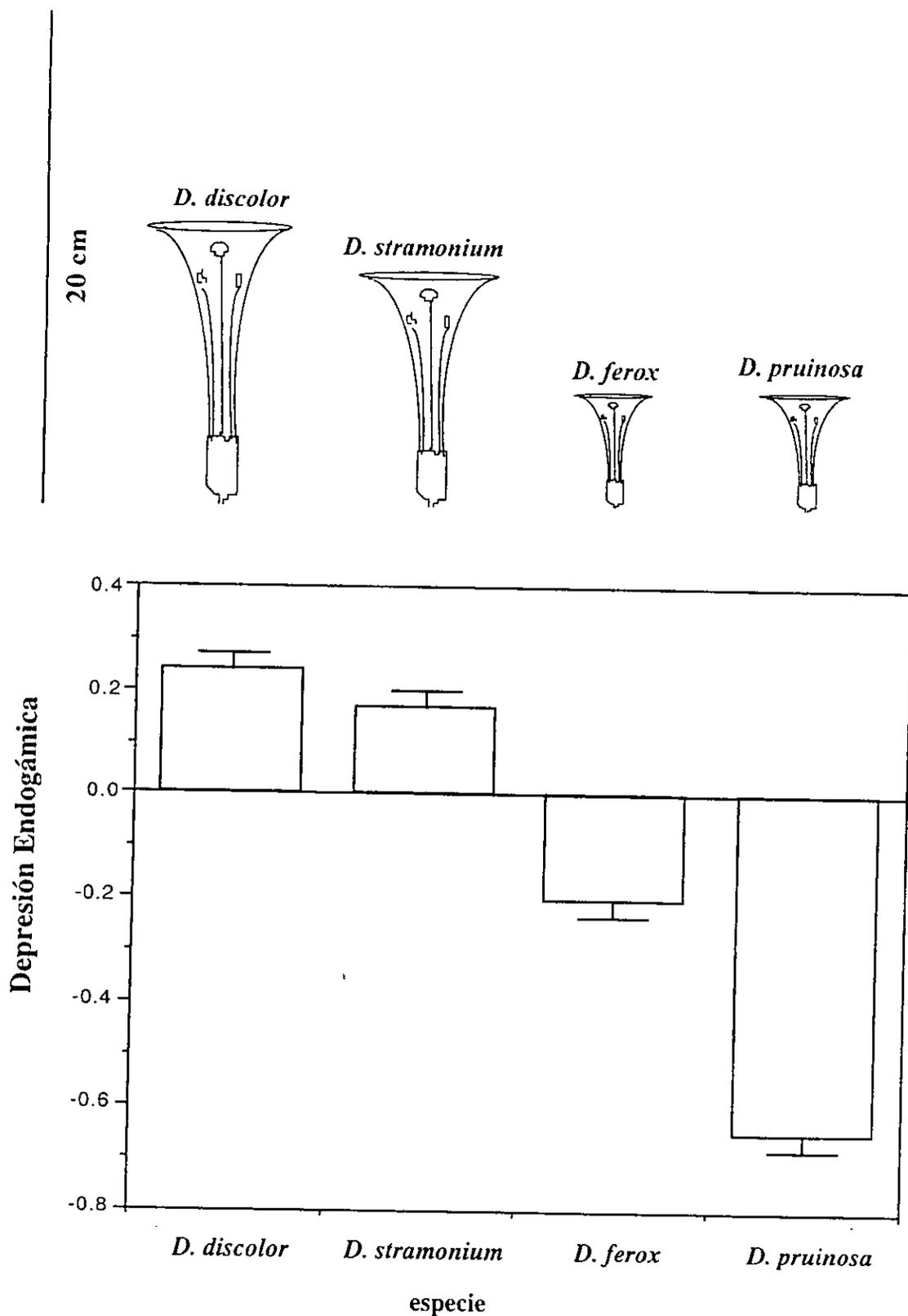


Fig. 18. Representación gráfica de los valores promedio (+ E.E) de depresión endogámica de cada una de las especies *D. discolor* $\delta = 0.242$, *D. stramonium* $\delta = 0.167$, *D. ferox* $\delta = -0.204$ y *D. pruinosa* $\delta = -0.649$.

Tabla 11. Análisis de varianza de la asignación sexual a cada estructura de la flor entre las especies de *Datura*.

Corola					
Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
especie	3	1.73	.578	55.04	.0001
individuo(especie)	76	.79	.010	1.46	.0134
error	299	2.14	.007		
Gineceo					
Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
especie	3	2.99	.998	104.12	.0001
individuo(especie)	76	.72	.010	1.95	.0001
error	299	1.46	.005		
Androceo					
Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
especie	3	.36	.122	28.36	.0001
individuo(especie)	76	.32	.004	.99	.4906
error	299	1.29	.004		
Cáliz					
Fuente de variación	gl	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
especie	3	.26	.087	16.73	.0001
individuo(especie)	76	.39	.005	1.09	.2941
error	299	1.42	.005		

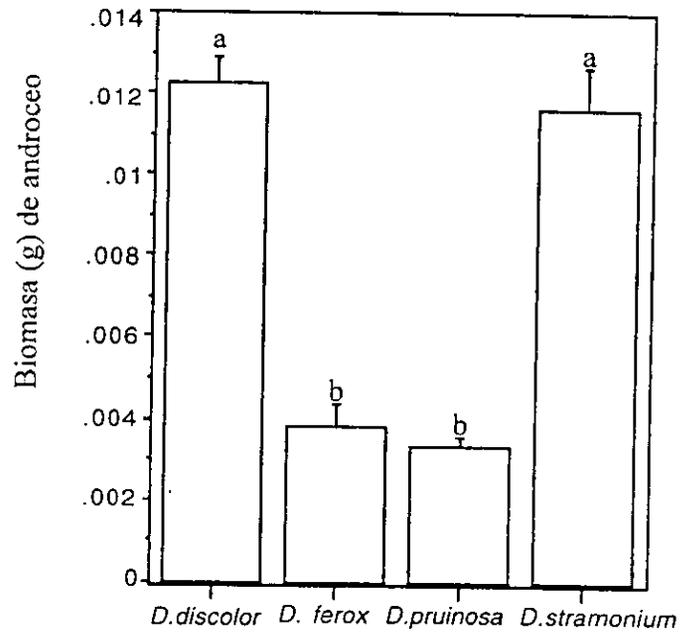
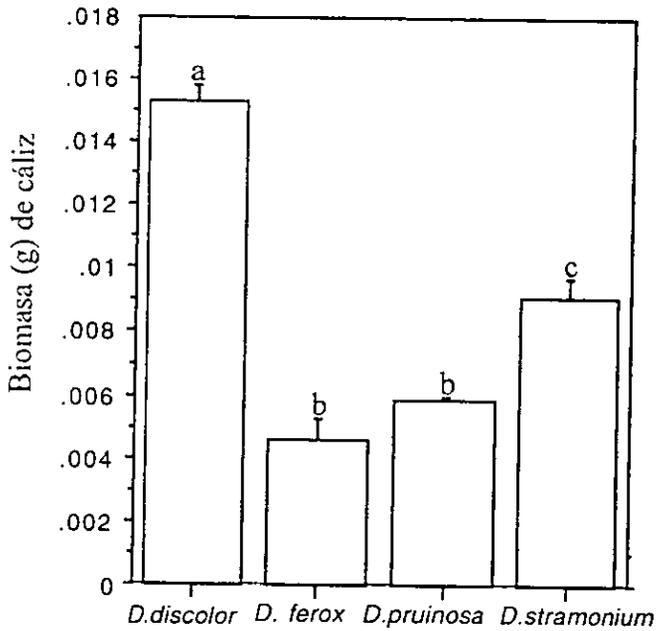
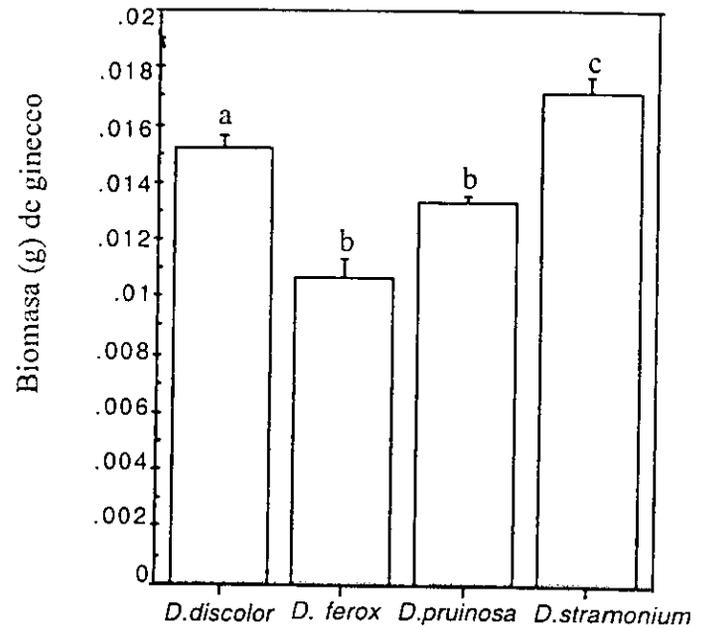
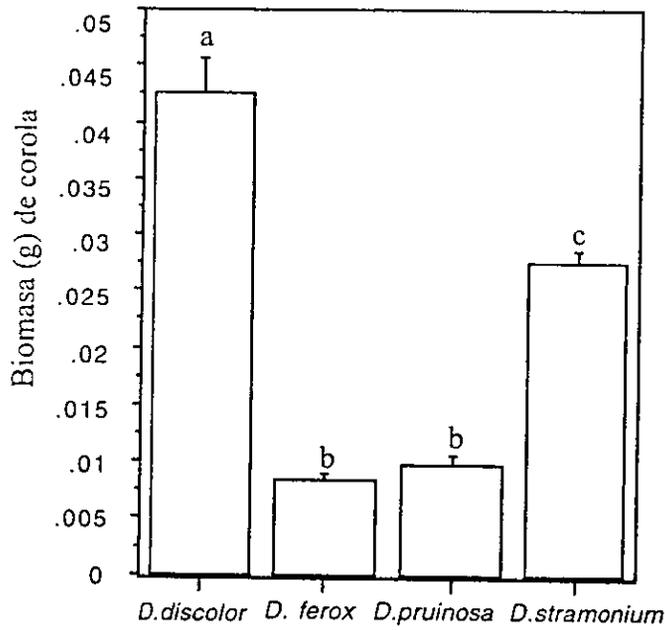


fig.19. Asignación sexual en las cuatro especies de *Datura*, medida en términos de biomasa seca (g). Las letras en minúscula arriba de cada barra indica que son significativamente diferentes con una $P=0.001$ para el análisis de varianza siguiendo una prueba de Student-Newman-Keuls de comparación entre medias con un nivel de significancia de .05.

Asignación sexual en Datura

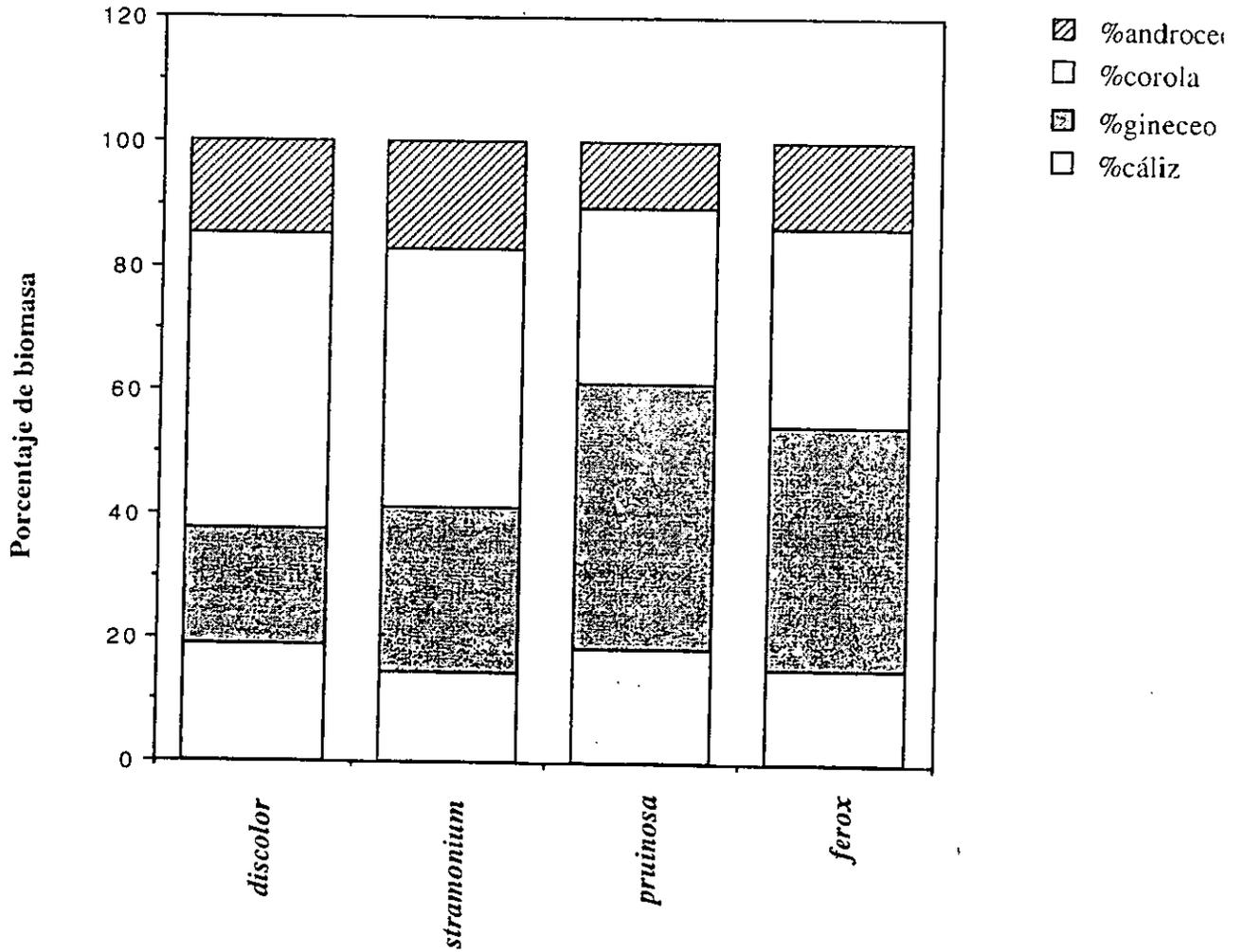


Fig. 20. Porcentaje de asignación sexual a cada estructura de la flor, en cada una de las especies de *Datura*.

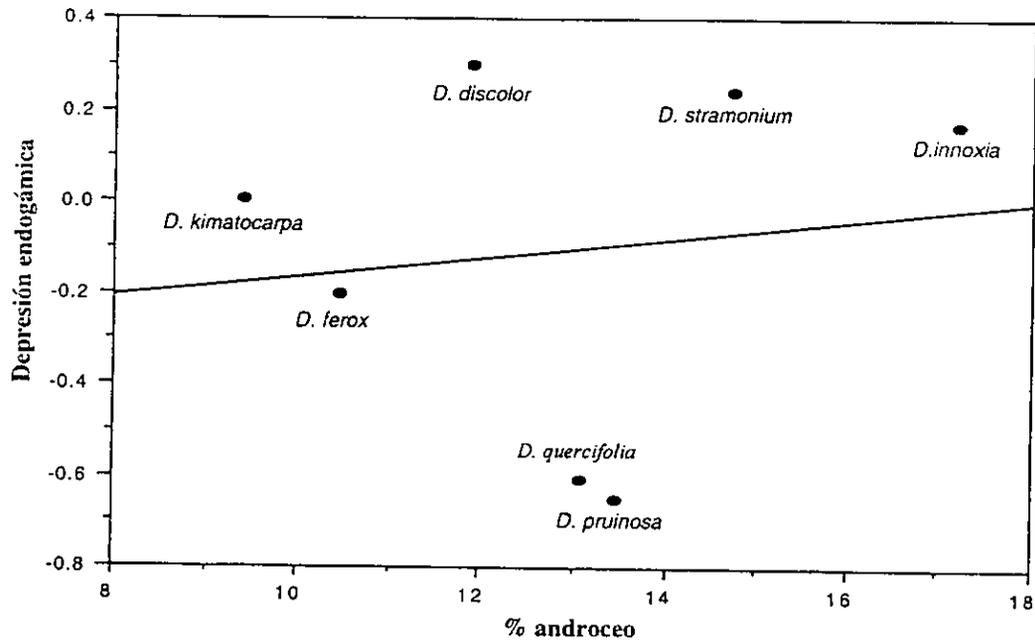
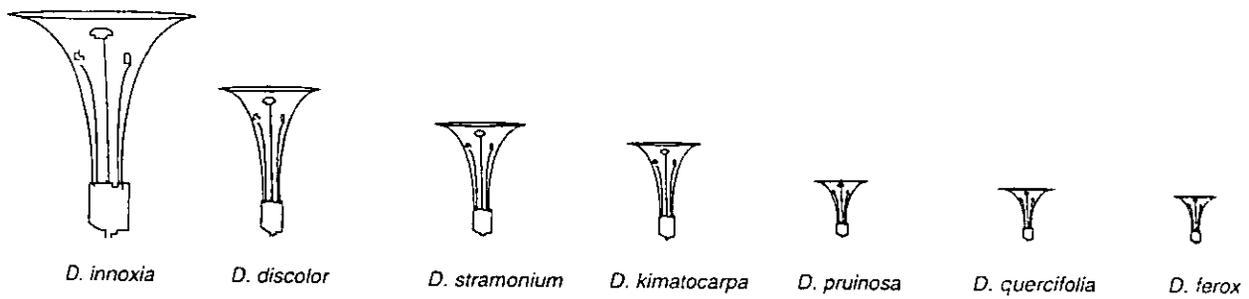


Fig. 21 a Correlación entre asignación sexual al androceo y la depresión endogámica en siete especies del género *Datura*. $\delta = 0.0152 - 0.347$; $R_2 = 0.006$

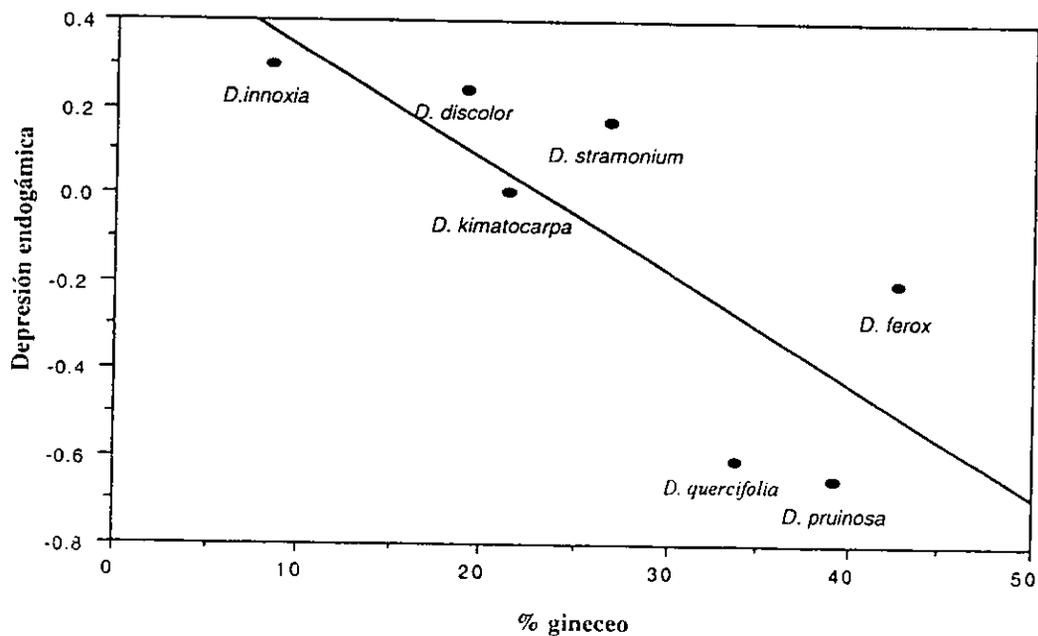


Fig. 21 b. Correlación entre asignación sexual al gineceo y la depresión endogámica en siete especies del género *Datura*. $\delta = 0.5934 - 0.256$; $R_2 = 0.623$

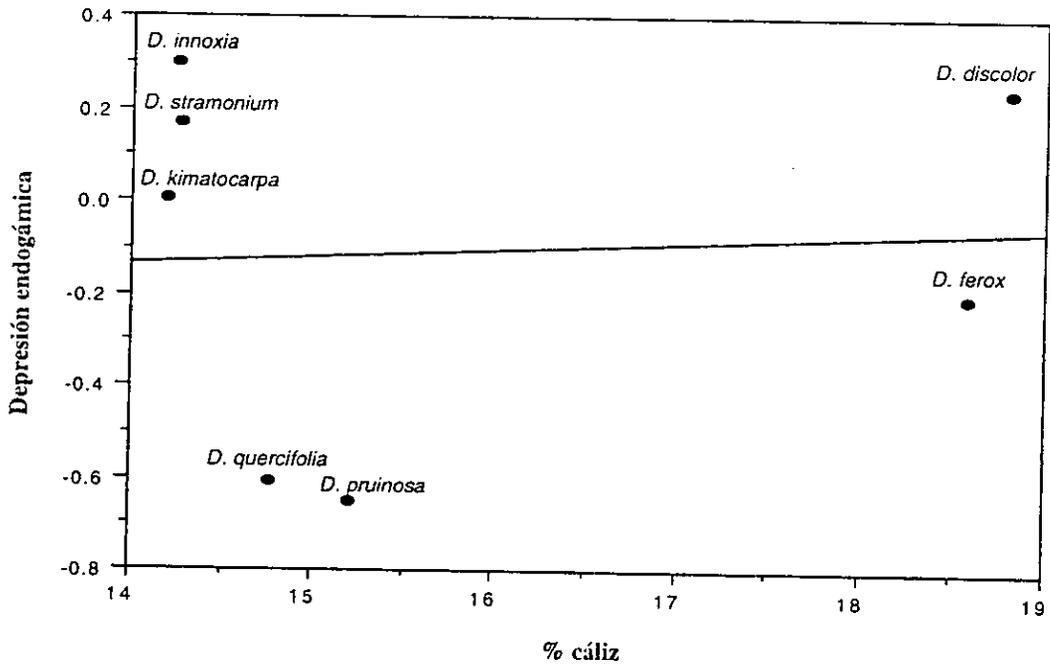
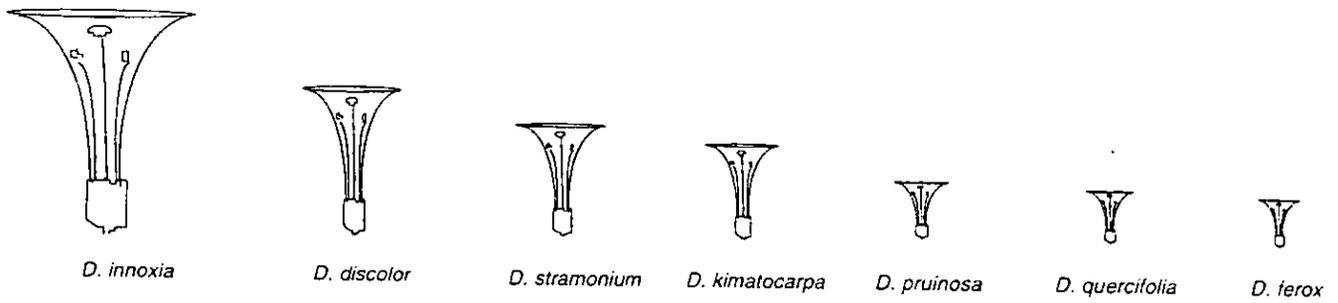


Fig. 21 c Correlación entre asignación sexual al cáliz y la depresión endogámica en siete especies del género *Datura*. $\delta = 0.0152 - 0.347$; $R_2 = 0.006$

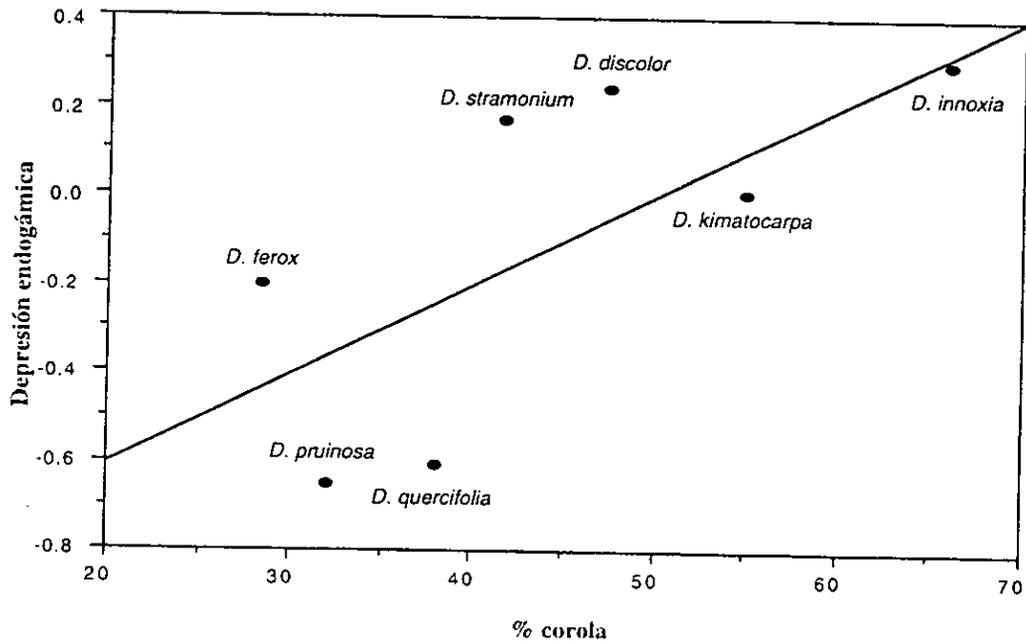


Fig. 21 d. Correlación entre asignación sexual a la corola y la depresión endogámica en siete especies del género *Datura*. $\delta = 0.0277 - 1.023$; $R_2 = 0.487$

6. DISCUSION

Dentro de los factores que influyen el sistema de apareamiento y que son favorecidos por la selección se encuentra la protandria, la protoginia y la hercogamia, así como costos y atractivos para los polinizadores. Estos deben tomarse en cuenta cuando se analiza la evolución del sistema de apareamiento. Son de gran importancia ya que constituyen barreras efectivas a la endogamia dentro de las poblaciones y pueden evolucionar asociados a un sistema morfológico determinado.

6.1 Morfología floral

La variación intraespecífica

La variación intraespecífica de los caracteres florales como son largo de la corola androceo y gineceo y ancho de la corola se encontraron diferencias significativas lo que indica que estas características no son constantes en la especie y existe una variación individual dentro de las especies. Para *D. discolor* y *D. ferox* el largo del cáliz es un carácter que no es significativo. El no encontrar diferencia en este carácter puede indicar que es seleccionado y fijo en la especie.

La variación intraespecífica del valor de hercogamia en las cuatro especies de *Datura* no muestra diferencias significativas, por lo tanto la distancia entre antera y estigma es una característica constante dentro de cada especie que ha sido favorecida por la selección.

Hercogamia.

La hercogamia es considerada como un mecanismo que promueve el entrecruzamiento y dentro de las especies de *Datura* trabajadas *D. discolor*, *D. pruinosa* y *D. ferox* presentan hercogamia positiva, es decir que el estigma se encuentra abajo de las anteras este tipo de hercogamia no impide la autofecundación ya que es posible el contacto del polen y el estigma. Aunque en *D. discolor* presenta el mayor nivel de hercogamia (8.52) mm y brinda una mayor oportunidad de entrecruzamiento, en caso de que existiera una autopolinización en esta especie sería una autopolinización retardada; es decir, cuando el movimiento de las partes de la flor al final de la antesis

permite el contacto entre el polen y el estigma y la fertilización de óvulos no tienen una previa fertilización cruzada. *D. stramonium* es un caso especial porque es la especie con menor grado de hercogamia quizá debido a que presenta hercogamia positiva y negativa. Si consideramos el valor promedio de hercogamia en ésta especie, éste es muy pequeño (1.176 mm) y no refleja la distancia real, esto se debe al valor positivo y negativo de la misma.

El análisis realizado por la ANCOVA, indica que la hercogamia es independiente del largo de la flor, por lo que la hercogamia presente en las especies podría efectivamente ser un mecanismo para promover el entrecruzamiento y favorecer la función masculina dentro de las especies de flor grande.

Desde Darwin (1859) muchas características florales, costos y atractivos para los polinizadores, hercogamia y dicogamia han sido interpretadas como un mecanismo que promueven el entrecruzamiento y evitar la autopolinización.

Breese (1959) encontró que cambios en la posición relativa del estigma a las anteras en la corola de *Nicotiana rustica* altera la tasa de entrecruzamiento. Correlaciones entre hercogamia y la tasa de entrecruzamiento han sido observadas entre especies de *Mimulus* (Ritland y Ritland 1989) en *Ipomoea* (Ennos 1981), entre poblaciones de *Eichornia paniculata* (Barrett y Husband 1990). En algunas especies se ha encontrado una tasa mayor de autofecundación de lo que podría esperarse por su biología floral como en *Lupinus nanus* (Horovitz y Harding 1972) en *Datura stramonium* (Motten y Antonovics 1992), en poblaciones de *Turnera ulmifolia* (Belaoussoff y Shore 1995). Aunque la hercogamia está relacionada con el grado de entrecruzamiento, ésta no evita que se lleve a cabo la autofecundación. Webb y Lloyd (1986) proponen una hipótesis alternativa para la evolución de la hercogamia. Ellos sugieren que la selección para evitar la interferencia de estigma-antera incrementa la precisión en la polinización y eficiencia en la transferencia de polen, por lo que podría ser la presión selectiva para la presencia de hercogamia en angiospermas.

La separación estigma-antera es positivamente correlacionada con los indicadores de entrecruzamiento. Estas correlaciones son fuerte evidencia que estos caracteres específicamente promueven el entrecruzamiento. El adquirir un sistema de cruce de autofertilización o entrecruzamiento influye sobre la evolución floral y la asignación de recursos sexual (Barrett y Harder, 1996). Con la evolución de la autogamia se tiene una reducción a la asignación de polen y corola y un incremento en la producción de semillas. decrece la dicogamia y la hercogamia, aumenta la fertilidad en especie que muestran autocompatibilidad. Estructuras atractivas (pétalos, corolas) son más pequeñas en especies de autocruza (Grant, 1954, Vasck, 1958).

Gran atractivo de las flores grandes y la hercogamia son características para la polinización cruzada e incrementar la adecuación del individuo. Bell (1985) propuso que las estructuras atractivas de hermafroditas contribuyen mucho más a la función masculina y menor a la función femenina. En el sentido de que la cantidad de asignación de recursos para producir las estructuras florales secundarias es designado para la exportación de polen más que la fertilización de óvulos.

La implicación de este trabajo es que la función femenina (fertilización de óvulos) es fácil de satisfacer con una o pocas visitas de insectos, en cambio la dispersión efectiva del polen (función masculina) requiere de repetidas visitas para asegurar la dispersión y la asignación a atracción sea más importante para la función masculina que para la función femenina. 1) Los insectos visitan flores más grandes frecuentemente (en *Fragaria virginiana*), La remoción de pétalos reduce la frecuencia de la visita de los insectos en proporción a la biomasa eliminada. 2) La eliminación de órganos de atracción baja la probabilidad de la formación de un fruto, pero no afecta no afecta el número de semillas producidas por fruto.

Correlaciones morfológicas

Las correlaciones morfológicas son significativas entre casi todos los caracteres medidos en las cuatro especies. La mayor correlación en las tres especies se observa entre androceo y gineceo siendo una corrección positiva, lo cual señala que la distancia

que pueda existir entre androceo y gineceo (hercogamia) es independiente del tamaño de ambos órganos sexuales.

En *D. pruinosa* y *D. ferox* no hay una correlación significativa entre el largo de la corola y el ancho de ésta. lo que indica que en estas especies el largo de la corola probablemente no juegue un papel tan importante en la atracción a polinizadores, ya que las flores con corola de menor longitud no presentan mayor diámetro no quedando sus órganos sexuales más expuestos.

6.2 Depresión por Endogamia y Evolución del Sistema de Cruza

El sistema de apareamiento puede ser afectado por la morfología floral, la presencia de guías de recompensa, el tamaño de las flores o la separación espacial entre antera y estigma. El adquirir un sistema de cruza de autofertilización influye sobre la evolución floral y la asignación de recursos sexual (Barrett y Harder, 1996). El estudio del sistema de cruza en plantas ha centrado su atención en comparar la frecuencia relativa de la progenie producto de polinización cruzada y autofecundación (Barrett y Harder, 1996) y ver su efecto sobre la adecuación de los individuos producto de autofecundación por depresión endogámica. La magnitud de la depresión endogámica es un parámetro importante en la dirección de la evolución del sistema de apareamiento, aunque no es el único factor que hay que considerar. (Fisher 1941, Holsinger 1988; Lande y Shemske 1985, Lloyd 1979, Shemske y Lande 1985,).

Las plantas presentan una gran variabilidad interespecifica e interpoblacional en sus sistemas de cruza (Grant, 1975) y dentro de las poblaciones. los individuos pueden variar el sistema de cruza que adoptan o exhibir uno mixto. Sin embargo, porque aún con los efectos de la depresión endogámica las plantas se autofecundan, en estas especies la depresión por endogamia puede ser elevada si, por ejemplo, ciertos loci recesivos letales, llegan a la condición homóciga, produciendo la muerte de los cigotos o baja viabilidad y fecundidad de los individuos debido a la contribución

de muchos loci recesivos deletéreos (Falconer 1981, Husband y Schemske 1996; Lande y Schemske 1985).

En estas poblaciones, el costo de la endogamia puede reducirse ya que si un grupo pequeño de individuos coloniza una nueva área, éste no contiene la diversidad genética de la especie, y es posible que los genes deletéreos también se eliminen durante este proceso y aún con costos elevados de la endogamia, si no existe la ventaja de la alogámia.

La depresión endogámica involucra muchos genes, algunos de los cuales se expresan en estadios específicos del ciclo de vida y tiene diferencias en la adecuación; por lo tanto el tiempo de expresión así como la magnitud de ésta se espera que evolucionen con la endogamia en poblaciones naturales (Husband & Schemske, 1996). Si la depresión endogámica es el producto de alelos deletéreos y recesivos letales que mantienen el balance mutación-selección entonces la depresión endogámica en equilibrio debe disminuir con un aumento de endogamia (Charlesworth & Charlesworth, 1987; Lande & Schemske, 1985; Waller 1993). En un estudio realizado por Husband y Schemske (1996) se encontró una correlación negativa entre la depresión endogámica acumulada y la tasa de endogamia y la depresión endogámica en especies de entrecruzamiento excede en un 43% a la de las especies de autofecundación. Dicha correlación fue encontrada también en géneros como *Clarkia* (Holstgord & Ellstrand, 1990), *Eichhornia* (Toppings, 1989), *Epilobium* (Parker, Nakamura & Schemske, datos sin publicar) y *Lupinus* (Károly, 1991).

Al caracterizar el sistema de apareamiento en las especies del género *Datura* por medio de la magnitud de la depresión endogámica, se probó la hipótesis de que las especies de flor pequeña no presentan efectos nocivos por endogamia, teniendo un efecto negativo por depresión exogámica; las especies de flor grande presentaron valores de depresión endogámica significativos. La manifestación de la depresión por endogamia es correlacionada con los sistemas de apareamiento en plantas, las que se entrecruzan generalmente muestran valores altos de depresión endogámica, plantas

autógamas muestran efectos nulos. Las especies con sistema de apareamiento mixtos, permitiendo una mezcla de entrecruza natural y autofertilización natural, tienen grados intermedios de endogamia.

El modelo propuesto por Lande y Schemske (1985) que explica las diferencias entre las plantas en su sistema de cruzamiento, enfocadas a las tasas de entrecruzamiento, por medio de la purga de genes nocivos (i.e. eliminación automática de los homocigos recesivos letales y baja viabilidad y/o fecundidad de individuos endogámicos con genes deletéreos subletales) se reducirá el costo de la depresión por endogamia y se podría evolucionar hacia el sistema de cruza autógamo (Charlesworth y Charlesworth 1987; Schemske y Lande 1985,).

De acuerdo a las predicciones del modelo de Lande y Schemske (1985), los resultados del valor de depresión por endogamia encontrados en las especies de *Datura*, sugiere que el sistema de apareamiento de *D. discolor* ($\delta = 0.242$) y *D. stramonium* ($\delta = 0.167$) podría evolucionar hacia el entrecruzamiento a diferencia de *D. pruinosa* ($\delta = -0.649$) y *D. ferox* ($\delta = -0.204$) que presentaron valores negativos de depresión por endogamia lo que indica que el sistema de apareamiento es por autogamia. Se debe considerar que el coeficiente de depresión por endogamia puede variar espacial y temporalmente. Si tomamos en cuenta que el sistema de apareamiento tiene una fuerte relación con el síndrome de polinización y con la filogenia (Aide 1986). Las especies de entrecruzamiento se ven más influenciadas por factores ambientales que afectan la abundancia y el comportamiento de los polinizadores, así como el ciclo de vida y el hábito de la planta.

El estadio del ciclo de vida en el que se estimó la depresión endogámica fue la producción de semillas. Husband & Schemske (1996) encontraron que las especies alógamas y autógamas difieren principalmente en la magnitud en que la depresión endogámica afecta las primeras etapas del ciclo de vida. La diferencia en el número de semillas entre los frutos de ambos tratamientos no se debe a una diferencia en el

número de óvulos ya que no existe diferencia significativa en éstos en los frutos de ambos tratamientos de las tres especies.

El valor negativo de depresión se conoce como depresión exogámica y significa que la adecuación disminuye con el entrecruzamiento y comúnmente ocurre en cruza entre especies relacionadas cercanamente o poblaciones separadas geográficamente (Martin, 1963; Moll et al., 1965; Vickery, 1978; Banyard & James, 1979). Las causas de la depresión exogámica sería la diferenciación genética entre poblaciones, generada por un flujo génico restringido entre ellas y su adaptación a ambientes particulares. Estas dos fuerzas evolutivas generarían coadaptaciones particulares entre el ambiente y los genes, y los distintos genes entre sí. En un individuo, resultado de una cruce entre progenitores de poblaciones muy alejadas, se romperían estas coadaptaciones genéticas, y como resultado presentaría una menor adecuación que la que tendría un individuo en el que se mantuvieran estos genes funcionando armónicamente entre sí y respondiendo adecuadamente al medio para el cual están adaptados. (Eguiarte y Piñero, 1990).

La depresión exogámica fue demostrada por Price y Waser en 1979 para la planta *Delphinium nelsonii*; ellos encontraron que la distancia óptima de polen con el que se producía el mayor número de semillas, era el de plantas distantes unos 10 m. Distancias mayores o menores que éstas disminuían la producción de semillas.

En estos casos la depresión exogámica puede ocurrir por la ruptura de genes coadaptados, el mecanismo "genético" de la depresión exogámica (Waser & Price, 1989). Esta depresión también puede ocurrir dentro de poblaciones (Coles & Fowler, 1976; Lertzman, 1981; Svenson, 1988; Waser & Price, 1983). En este caso, la causa parece ser la ruptura de adaptaciones a ambientes locales, Shields (1982) denominó el mecanismo "ecológico" de la depresión endogámica. Por este mecanismo, la depresión endogámica en distancias cortas no es inesperada, es un producto de altas adaptaciones locales, lo que es conocido que ocurra en muchas

especies de plantas (Hickey & McNeilly, 1975; Schemske, 1984; Turkington & Harper, 1979; Waser & Price, 1985).

Una explicación diferente dentro de poblaciones continuas es la coadaptación intragenómica en ausencia de selección espacial, "mecanismo genético puro". Esta requiere que la deriva génica sea suficiente para crear diferenciación persistente en loci neutros en partes cercanas de la población, de tal manera que selección subsecuente por compatibilidad dentro del genoma puede desarrollar sitios de alelos coadaptados que difieren de lugar en lugar (Slatkin, 1975). Si la adecuación de la descendencia disminuye con entrecruzamiento i. e. si hay depresión exogámica (Bateson, 1978; Müller, 1883; Price & Waser, 1979; Templeton, 1986.), es muy probable que la similitud genética influenciará el sistema óptimo de apareamiento. Si se presenta depresión endogámica y exogámica, aumenta la posibilidad de una similitud intermedia óptima (Ritland & Ganders, 1987). Cuando únicamente se presenta depresión exogámica, el óptimo sistema de apareamiento es la autofecundación (Waser & Price, 1989). Esto apoya la hipótesis hecha de que *D. pruinosa* y *D. ferox* presenta un sistema de cruce de autofecundación.

6.3 Asignación Sexual

Bajo el supuesto que las estructuras de atracción de polinizadores (v. gr. la corola) sean costosas, una mayor inversión a éstas esta asociada con sistemas de apareamiento primordialmente por entrecruzamiento con otros individuos de la población más que con la autofertilización. El objetivo de este trabajo con respecto a la asignación sexual fue examinar los patrones de asignación de biomasa seca a las partes florales para relacionarlos con las características florales, hercogamia y depresión endogámica para poder caracterizar el sistema de apareamiento que presentan las cuatro especies de *Datura* consideradas.

Los resultados sugieren que las especies de flor más grandes que presentaron una inversión mayor a corola y androceo, como son *D. discolor* y *D. stramonium* son especies con un posible sistema de entrecruzamiento. A diferencia de *D. ferox* y *D.*

pruinosa son especies con un posible sistema de autogamia donde la inversión mayor fue a gineceo, y un decremento en la asignación a androceo y corola. En los resultados obtenidos por Cruz (1998) sin publicar de tres especies de *Datura* se encontraron patrones de distribución de peso seco a la función masculina y femenina que concuerdan con los obtenidos en este trabajo. *D. innoxia* que tiene una flor grande asigna más a la función masculina que a la femenina, de igual manera pero en menor proporción *D. kimatocarpa* que tienen un tamaño intermedio y presenta un sistema de cruce mixto y en *D. quercifolia* que es una especie de flor pequeña la asignación es mayor a la función femenina.

Las estructuras de atracción (v. gr. corola) son más pequeñas en especies de autocruza (Grant 1954; Vasek 1958), con la evolución de la autogamia se tiene una reducción a la asignación de polen y corola y un incremento en la producción de semillas, y un decremento en la hercogamia.

La distribución de recursos sexuales ha sido considerada teóricamente (Charlesworth y Charlesworth 1981; Charnov 1982; Lloyd 1979), y empíricamente (Lovvett Doust y Harper 1980; Smith y Evenson 1978; Venert y Harper 1980). Muchos trabajos teóricos de asignación de recursos a la función sexual se ha centrado sobre hermafroditas de entrecruzamiento obligadas (e.g. Charnov 1979; Maynard Smith 1978). Williams (1975) sugiere que hermafoditas de autofertilización muestran una asignación de recursos menor a la función masculina cuando se contrasta con especies de entrecruzamiento. Lovett y Cavers (1982 Charnov 1979) encontraron que los patrones de distribución de peso seco a la función masculina y femenina en cinco especies de angiospermas con flores hermafroditas (*Lilium superbum*, *Hibiscus trionum*, *Podophyllum peltatum*, *Trillium grandiflorum* y *Erythronium albidum*) difiere y qué las especies con autofertilización facultativa tienen una mayor asignación a la función femenina que las de entrecruzamiento obligadas.

Si la corola y los estambres son clasificados como masculinos el porcentaje de asignación masculina en la estructura floral toma rangos de 50% a 66% en las especies

de *D. discolor* y *D. stramonium* y sugiere que el sistema de apareamiento es por entrecruzamiento. En las especies de *D. pruinosa* y *D. ferox* considerando la asignación femenina como gineceo y cáliz los porcentajes son de 45% a 60% por lo que el sistema de apareamiento es por autogamia.

Para especies hermafroditas la asignación de recursos dentro de flores incluye la inversión relativa en polen y óvulos, al grado que la asignación intrafloral a gametos es limitada e independiente de la asignación entre flores e inflorescencias, la inversión en polen varía inversamente con la inversión en óvulos y semillas. Charnov (1982) propuso que la resolución óptima de este compromiso sucede cuando la inversión en polen y óvulos produce un equivalente en adecuación para ambos sexos.

Como una consecuencia, especies con diferente ecología reproductiva muestran una diferencia en la producción de polen y óvulos. Porque especies de entrecruza invierten relativamente más en la función masculina que especies de autofertilización. Al menos dos características de la reproducción sugieren que el entrecruzamiento puede producir polen más grande que las de autocruza, primero polen más grande esta asociado con estilos más largos (Kirk 1992). Presumiblemente porque más recursos son requeridos para el desarrollo del tubo polínico y su autofertilización. Especies autogamas típicamente tienen flores pequeñas con estilos cortos y esto muestra que produce polen más pequeño.

Yahara (1992) desarrollo un modelo que muestra los compromisos en la asignación de recursos a las funciones masculina y femenina, a la atracción de polinizadores y captura de polen (producción de óvulos y polen, forma y color de los pétalos, producción de néctar y estigmas) para conocer como la tasa de entrecruzamiento cambia, al cambiar dichas asignaciones. El modelo presenta gráficamente la evolución del sistema de cruza para diferentes niveles de inversión de recursos y la depresión endogámica en plantas polinizadas por animales. Donde la inversión a néctar y pétalos es mayor al aumentar la depresión endogámica y por el contrario la inversión a la función femenina disminuye.

Schoen (1982) encontró que la asignación en biomasa de peso seco del androceo se correlaciona negativamente con la cantidad de autogamia. Utilizando los datos obtenidos por Cruz (sin publicar) de tres especies de *Datura* y los de las cuatro especies consideradas en este trabajo se observa que en las especies de *Datura* de flor grande se encontró una relación lineal positiva entre asignación de recursos a corola y androceo (fig. 21 b y 21 c) con la depresión endogámica, en las especies de flor pequeña una relación negativa entre la asignación a gineceo y la depresión endogámica (fig. 21 d) el cáliz no tiene relación alguna con la depresión (fig. 21 a). Esto sugiere que para evitar el efecto de la depresión por endogamia y asegurar el entrecruzamiento debe existir una asignación grande de recursos a la atracción de polinizadores, en especies que son preferentemente de autocruza la inversión de recursos a atraer polinizadores disminuye, como se encontró en las especies de flor pequeña.

Los datos obtenidos son el resultado de trabajo en invernadero, esto por un lado presenta ventajas debido a que las condiciones son homogéneas para todos los individuos. Para ampliar los resultados sería conveniente realizar el mismo estudio en ambientes naturales para poder considerar condiciones ambientales como temperatura, luz, humedad, edad de la flor, polinizadores ya que el ambiente tiene influencia muy fuerte en caracteres de expresión floral y vegetativa (Elle, 1999). La asignación sexual no está controlada siempre genéticamente y por ello puede no ser seleccionada directamente, aunque la habilidad para cambiar fenotípicamente algunas veces puede ser favorecida (Lloyd & Bawa, 1984). En muchas plantas, los cambios en asignación sexual son mediados por el ambiente o por el tamaño y la historia floral de la planta (Charnov & Bull, 1976; Freeman et al., 1981; Lloyd & Bawa, 1984).

Existen aspectos que serían interesantes contemplar en estudios futuros como es la plasticidad fenotípica de la expresión sexual la cual puede complicar los intentos para probar algunos modelos de asignación sexual. Desde la perspectiva genética sería de gran relevancia realizar estudios sobre tasa de entrecruzamiento y la

estructura genética de la población ya que el tipo de sistema de apareamiento es determinante en la estructura genética de una población.

Es necesario tener en cuenta que los resultados de depresión endogámica se obtuvieron únicamente en una generación, es necesario continuar con el mismo estudio en mas generaciones para ampliar los resultados de la depresión tanto a otros estadios del ciclo de vida como en otras generaciones para poder observar si los efectos de la depresión se van expresando con mayor fuerza o van disminuyendo.

7. CONCLUSIONES

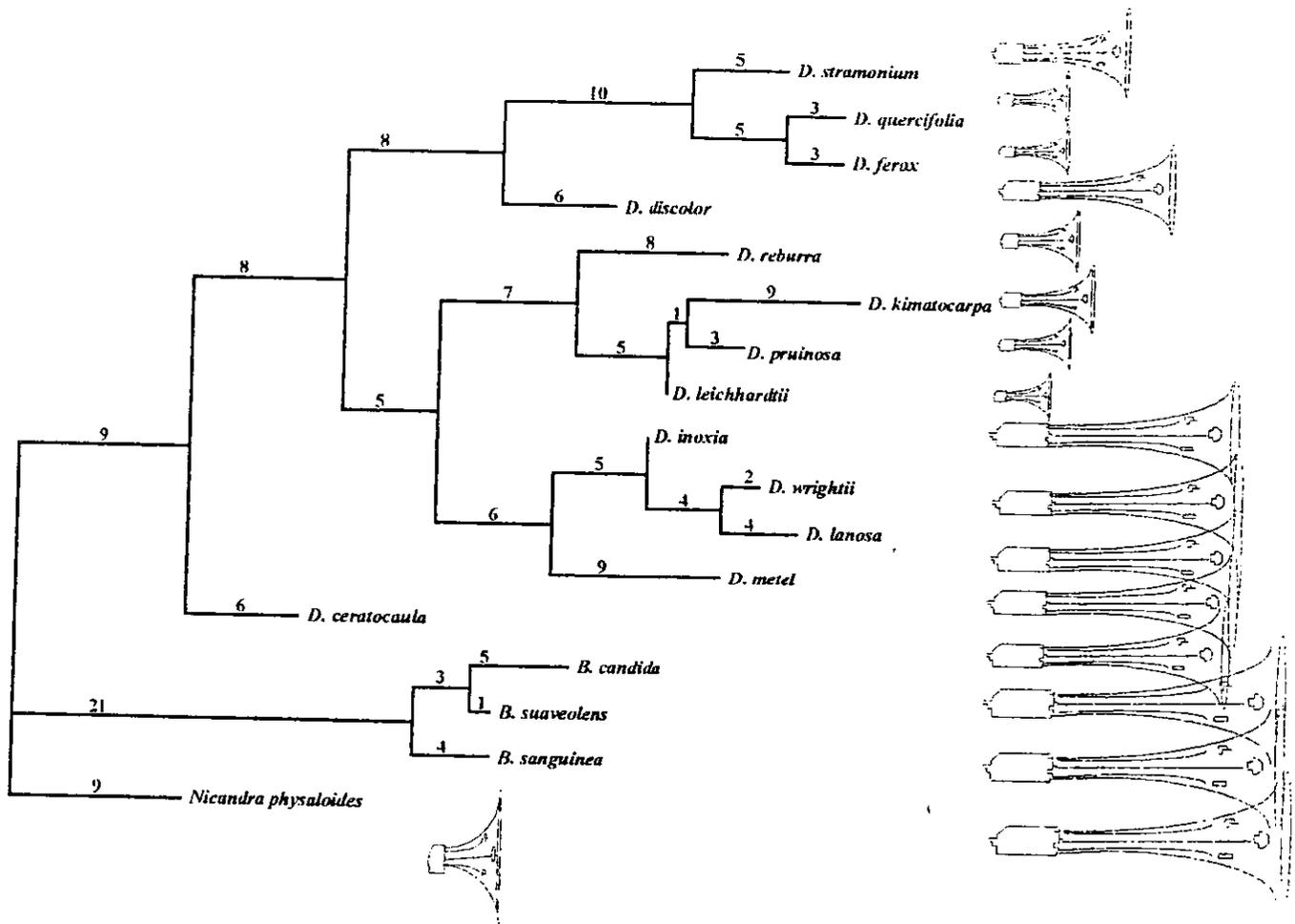
Morfología floral y mecanismos de entrecruzamiento.

La variabilidad interespecífica en el tamaño de las flores de las cuatro especies del género *Datura* apoya la predicción de que las especies de flor grande como son *D. discolor* y *D. stramonium*, son especies con un sistema de entrecruzamiento. La hercogamia es postulada como un mecanismo que favorece el entrecruzamiento: en este sentido, se encontró que las especies de flor grande tienen un grado de hercogamia mayor que las especies de flor pequeña, y apoya la hipótesis antes expuesta. En cuanto a las especies de flor pequeña como son *D. pruinosa* y *D. ferox* sugiere que el sistema de cruce en estas especies es de autofertilización, ya que presentan corolas más pequeñas y su grado de hercogamia y de depresión endogámica es menor.

Depresión por Endogamia y Asignación sexual.

Los resultados apoyan la hipótesis de que las especies con flores grandes invierten más recursos en estructuras de atracción de polinizadores; al mismo tiempo, muestran valores mayores de depresión por endogamia por lo que el sistema de cruce favorecido por selección sería el entrecruzamiento. Por el contrario, las especies con flores pequeñas invierten más en la función femenina y muestran valores bajos de depresión por endogamia por lo que el sistema de cruce es primordialmente por autogamia.

El análisis dentro del género *Datura* nos permite eliminar los sesgos producidos por la historia evolutiva (filogenia) (Cabrales-Vargas sin publicar), ya que las especies trabajadas se agrupan en distintos clados independientemente de la longitud de la corola. Si esto es correcto, los resultados del presente estudio indican que el sistema de cruce es una propiedad de las poblaciones sujeto a evolución independiente, e íntimamente ligado al sistema reproductivo.



Filogenia morfológica del género *Datura* (Cabrales, sin publicar).

8. LITERATURA CITADA

- Aide, T. M. 1986. The influence of wind and animal pollination on variation in outcrossing rates. *Evolution* **40**: 434-435.
- Allard, R. S. K. 1975. The mating System and microevolution. *Genetics* **79**: 115-126.
- Anderson, E. 1952. *Plants, Man and Life*. Boston: Litlee, Brown and Company, 245p.
- Arroyo, M. T. 1975. Electroforectic studies of genetic variation in natural populations of allogamous *Limnanthes floccosa* (Limnaceae). *Heredity* **35**: 153-164
- Avery, A.G. , Santana, S. Y Rietsema, J. (eds.). 1959. The genus *Datura*. Ronald Press Company. New York.
- Baker, H. G. 1955. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* **9**: 347-348.
- Baker, H. G. 1965. Characteristics and mode of origin of weeds. En Baker, H. G. Stebbins, G. L. (eds.). *The genetics of Colonizing Species*. Academic Press. N. Y. pp.147-172.
- Baker, H. G. 1967. Support for Baker's law—as a rule. *Evolution* **21**: 853-856.
- Baker, H. G. 1974. The evolution of weeds. *Annual review of Ecology and Systematics* **5**: 1-24.
- Banyard, B. J. y S. H. James. 1979. Biosystematic studies in the *Stylidium crassifolium* species complex (Stylidiaceae). *Aust. J. Bot.* **27**: 27-37.
- Barclay, A. S. 1959. New Considerations in an old genus: *Datura*. *Bot. Mus. Leaflet*. **18**: 245-272.
- Barrett, S. C. y C. G. Eckert. 1990. Variation and evolution of mating systems in seeds plants. En Kawano, D. (ed.). *Biological approaches and evolutionary trends in plants*. Academic Press, New York. pp. 229-254.
- Barrett, S. C. H. & D. Charlesworth. 1991 Effects of a change in the level of inbreeding on the genetic load. *Nature* **352**: 522-524.
- Barrett, S. C. y L. D. Harder, 1996. Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 73-79.
- Barrett, S.C.H. & B.C. Husband. 1990. Variation in outcrossing rates in *Eichhornia paniculata* : The role demographic and reproductive factors. *Plant Species Biol.* **5**: 41-55.
- Barrett, S. C, Lawrence D. H. y A. C. Worley. 1996. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Phill. Trans. R. Soc. Lond. B*.
- Barrett, S.C.H. y J. S. Shore. 1987. Variation and evolution in the *Turnera ulmifolia* complex (Turneraceae). *Evolution* **41**: 340-345.
- Bateson, P.P.G. 1983. Optimal outbreeding. In *Mate Choice*. de P.P.G. Bateson. Cambridge: Cambridge University Press. 257-277
- Bawa, K.S. y Beach, J.H. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **68**: 254-274.

- Belaoussoff, S. and J.S. Shore 1995. Floral correlates and fitness consequences of mating-system variation in *turnera ulmifolia*. *Evolution*. **49**: 545-556.
- Blakeslee, A. F. 1921. Types of mutation and their possible significance in evolution. *American Naturalist* **45**: 254-267.
- Bell, G. 1985. On the function of flowers. *Proc. Roy. Lond. B*. pp. 223-265.
- Bertin, R.L. 1982. The evolution and maintenance of andromonoecy. *Evol. Theory* **6**: 25-32.
- Breese, E. L. 1959. Selection for differing degrees of outbreeding in *Nicotiana rustica*. *Ann. Bot.* **23**:331-344.
- Brunet, J. 1992. Sex allocation in Hermaphroditic Plants. *TREEEE*. vol.7. no. 3.
- Cabrales-Vargas, R. 1991. Demografía e historia natural de *Datura stramonium* L. En el pedregal de San Angel con algunas implicaciones evolutivas. Tesis licenciatura. Biología. U.N.A.M. México. 118 p.
- Coles, J. F. y D. P. Fowler. 1976. Inbreeding in neighboring trees in two white spruce populations. *Silv. Genet.* **25**: 29-34.
- Conklin, M. E. 1976. Genetic and biochemical aspects of the development of *Datura*. S. Krager. N. Y.
- Charnov, E. L. y J.J. Bull. 1977. When is sex environmentally determined? *Nature, Lond.* **263**: 125-126.
- Charnov, E. L. Maynard-Smith, J. J. y Bull, J. J. 1976. Why be ab hermaphrodite? *Nature, Lond.* **263**: 125-126.
- Charnov, E. L. 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *proc. Nat. Acad. Sci. USA* **76**: 2480-2484.
- Charnov, E. L. 1982. The theory of sex allocation. Princeton University Press. Princeton.
- Charlesworth, D. y B. Charlesworth. 1979. The evolution and breakdown of S-allele systems *Heredity* **43** : 159-164.
- Charlesworth, D. y B. Charlesworth. 1981. Allocation of resources to male and female function in hermaphrodites. *Biol. J. Linn. Soc.* **15**: 57-74.
- Charlesworth, D. y Charlesworth, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of ecology and Systematics* **18** : 237-268.
- Choen, D. y A. Shamida. 1993. The evolution of flower display and reward. *Evol. Biol* **27**:197-243.
- Cruden, R. W. 1976. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios y néctar secretion. Preliminary evidence of ecotypic adaptation. *Ann. Missouri Bot. Gard* **63**: 277-289.
- Cruden, R. W. 1977. Pollen-óvulos ratios: a conservative index of breeding systems in Flowering plants. *Evolution*. **31**: 32-46.
- Cruden, R.W. y Lyon, D. L. 1985. patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia*. **66**: 299-306.
- Dafni, A. 1992. Pollination Ecology. A practical Approach. Oxford University Press. Oxford.

- Darwin, C. R. y A. R. Wallace. 1858. On the tendency of species to form varieties; and the perpetuation of varieties and species by means of selection. *Journal of the Linnean Society* **III**: 45-62.
- Darwin, C. R. 1859. The origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. *Jhon Murray London*.
- Darwin, C. R. 1871. The descent of Man and Selection in Relation to Sex. *Jhon Murray London*.
- Darwin, C. R. 1876. The effects of cross and sel-fertilization in the vegetable Kidgdom. *Jhon Murray London*.
- Darwin, C. R. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. Appleton, New York.
- Diggle, P. K 1992. Development and the evolution of plant reproductive Characters. En *Ecology and Evolution of Plant Reproduction*, ed. R. Wyatt. (ed) Chapman & Hall New York. 370 p.
- Eguiarte, L. E. y D. Piñero. 1990. Genética de la conservación: Leones vemos, genes no sabemos. *Ciencias*. **4**: 34-47.
- Elle, E. 1999. sex allocation and reproductive succes in The andromonoecious perennial *Solanum Carolinense* (Solanaceae). I. female Success. *American Journal of Botany* **86**: 278-286.
- Ellstrand, N. C; E. M. Lord, & K. J. Eckard. 1984. The inflorescence as a metapopulation of flowers: Position-dependet differences in function y form in the cleistogamous species *Collomia grandiflora* Dougl. ex lindl.(Plemoniaceae). *Bot. Gaz* **145** : 329-333.
- Endler, E. J. 1986. Natural Selection in the wild. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 33 p.
- Ennos, R. A. 1981. Quantitative studies of the mating system in the two species of the *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Genetica*. **57** : 93-98.
- Ennos, R. A. y M.T. Clegg. 1987. Effect of population substructuring on estimates of Outcrossing rate in plant populations. *Heredity* **48**: 283-292.
- Evenson, W.E. 1983. Experimental studies of reproductive energy allocation in plants. En Jones, C.E. Little R> J. (eds), *Hand book of experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold Company Inc. New York.
- Faegri, K. Y van der Pijl. 1966. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press. New York. 244 p.
- Falconer, D. S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. London Longman. 340 .p
- Fisher, R. 1941. Average excess and average effect of a gene substitution. *Annual of Eugenetics* **11**: 53-63.
- Freeman, D. C. . E. D. McArthur, K. J. Harper y A. C. Blauer. 1981. Influence of enviroment on the floral sex ratio of monoecious plants. *Evolution* **47**: 222-232.
- Fryxell, P. A. 1957. Mode of reproduction of higher plants. *Bot. Rev.* **23**: 135-233.

- Golman, D. A. y M. F. Willson. 1986. Sex allocation in functionally Hermaphroditic plants: A Review and critique. *The Botanical Review* **52**: 157-194.
- Grant, V. 1954. Genetics and taxonomic studies in *Gilia*. IV *Gilia achilleaeifolia*. *Aliso*, **3**: 3-134.
- Grant, V. 1975. Genetics of Flowering Plants. Columbia University Press, New York.
- Grant, V. y K. A. Grant. 1983. Behavior of hawk-moths on flowers of *Datura meteloides*. *Botanical Gazette* **14**: 280-284.
- Hedrick, P. W. 1983. Genetics of Populations. Science Books International, Boston.
- Hedrick, P. W. 1987. Estimation of the rate of partial inbreeding. *Heredity* **58**: 161-166 p
- Hickey, D. A. y T. Mcneilly. 1975. Competition between metal-tolerant and normal plant populations: A field experiment on normal soil. *Evolution* **29**: 458-464.
- Hickman, J. C. y L.F. Pitelka. 1975. Dry weight indicates energy allocation in ecological strategy analysis of plants *Oecologia* **21**: 117-121.
- Hill, J.P. y E.M. Lord. 1990. The role of developmental timing in the evolution of floral form. *Dev. Biol* **1**: 281-287.
- Holsinger, K.E. 1986. Dispersal and plant Mating systems: the evolution of self-fertilization in subdivided populations. *Evolution* **40**: 405-413.
- Holsinger, K.E. 1988. The evolution of self-fertilization in plants: Lesson from population genetics. *Oecol. Plant.* **9** : 95-102.
- Holsinger, K.E. 1991. Inbreeding Depression and Evolution of Plant Mating Systems. *TREE*. **6**: 307-308.
- Holtsford, T. P. y N. C. Ellstrand. 1990. Inbreeding effectsm in *Clarika tembloriensis* (Onagraceae) populations with with different outcrossing rates. *Evolution* **44**: 2301-2046.
- Horovitz, A. Y J. Harding. 1972. Genetics of *Lupinus*. V. Intraspecific variability for reproductive traits in *Lupinus nanus*. *Botanical Gazette* **133**: 155-165.
- Husband, B, C, y D. W. Schemske. 1996. Evolution of the magnitud and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution* **50**: 54-70.
- Inoue, K. Maki, M. y Masuda, M. 1996. Evolution of Campanula Flowers in Relation to insect Pollinators on Islands. En: Lloyd, D. G. y S. C. H. Barrett (eds). *Floral Biology Studies on Floral Evolution in Animal - Pollinated Plants*. Chapman- Hall. pp 377-401.
- Jain, S.K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. *Annuals Review of Ecology and Systematics* **7**: 469-465.
- Jain, S. K. 1984. Breeding systems and the dynamics of plant populatins. In "Genetics: New Frontiers. IV. Applied Genetics." (V. L. Chopra, B.C. Joshi, R. P. Sharma y H.C. Bansal. eds.), Oxford .pp.291-396.
- Kirk, W. D. J. 1992. Interespecific size y number variation in pollen grain and seeds. *Biol. J. Linn. Soc.* **49**: 239-248.
- Lande, R.y Schemske, D. W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic Models. *Evolution* **39**: 24-40.

- Lertzman, K. P. 1981. pollen transfer. Processes and consequences. M.S. thesis Univ. British Columbia Vancouver Canada.
- Levin, D. A. 1975. Pest pressure and recombination systems in plants. *American Naturalist*. **109**: 437-451.
- Lloyd, D.G. 1965. Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). *Contrib. Gray Herb. Harv. Univ.* **195** 3-134.
- Lloyd, D. G. 1979. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization plants. *American Naturalist* **113**: 67-79.
- Lloyd, D. G. 1980. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of Maternal investment during one reproductive session. *The New Phytologist* **86**: 69-79.p
- Lloyd, D. G. y K. S. Bawa. 1984. modification of the gender of seed plants in varying Conditions. *Evol. Biol.* **17**: 255-338.
- Lloyd, D. G. y D. J. Schoen. 1992. Self-and cross-fertilization in plants. I. Functional Dimensions. *Int. J. Plant Sci.* **153** (3): 358-369.
- Lovett, D. J. y P. B. Cavers. 1982. Biomass allocation in hermaphrodite flowers. *Canad. J. Bot.* **60**: 2530-2534.
- Lovett, D. J. y J. L. Harper. 1980. The resource cost of gender and maternal support in an andromonoecious umbellifer, *Smyrniun olusatrum* L. *New Phytol* **85**: 251-254.
- McKone, M. J. 1987. Sex allocation and outcrossing rate: A test of theoretical predictions using *Bromegrasses* (Bromus). *Evolution* **4** (3) 591-598.
- Martin, F. W. 1963. Distribution and interrelationships of incompatibility barriers in the *Licopersicum hirsutum* Humb. and Bonpl. complex *Evolution* **17**: 519-528.
- Matuda, E. 1952. El género *Datura* en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **14**: 1-13.
- Maynard-Smith, J. 1978. *The evolution of sex*. Cambridge University Press. ed.. Cambridge UK
- Maynard-Smith, J. 1982. *Evolution and Ttheory of Games*. Cambridge University Press. Cambridge Uk.
- Mitchel-Olds, T. y D. M. Waller. 1985. Relative performance of selfed and of selfed and outcrossed progeny in *Impatiens capensis*. *Evolution* **39** : 533-544.
- mitton, J.B. y M. C. Grant. 1984. associations among proteins heterozigosity, growth rate, and developmental homeostasis. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 479-499.
- Moll, R. H; J. H. Lonquist, J. Velez Fortuno, y E. C. Jhonson. 1965. The relationship of heterosis and genetic divergence in maize. *Genectics* **52**: 139-144.
- Motten, A. F. Y J. Antonovics. 1992. Determinants of outcrossing rate in predominantly self-fertilizing weed, *Datura stramonium* (Solanaceae). *American Journal of Botany* **79**: 419-427.
- Müller, N. H. 1883. The fertilization of flowers Traslated by D. Thompson. Macmillan, London.

- Nuñez-Farfán, J. 1991. Biología evolutiva de *Datura stramonium* L. En el centro de México: selección natural de la resistencia a herbívoros, sistema de cruce y variación genética intra e interpoblacional. Tesis Doctoral, Centro de Ecología-UACP y P. CCH. UNAM, México. 215p.
- Nuñez-Farfán, J. 1995. Ecología evolutiva de *Datura stramonium* (toloache) en México. *Ciencia* **46**: 197-214.
- Nuñez-Farfán, J. R. A. Cabrales, y Dirzo, R. 1996. Mating systems consequences on resistance to herbivory and life history traits in *Datura stramonium*. *American Journal of Botany* **83** : 1041-1049.
- Ornduff, R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon* **18**: 121-133.
- Price, M. V. y N. M. Waser. 1979. Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature* . **227**: 294-297.
- Richards, A. J. 1986. Plant Breeding Systems. George Allen and Unwin, London.
- Ritland, K. y F. R. Ganders. 1987. Crossability of *mimulus guttatus* in relation a componentes of genes fixation. *Evolution* **41**: 772-786.
- Ritland, C. y K. Ritland. 1989. Variation of sex allocation among eight taxa of the *mimulus guttatus* species complex (Scrophulariaceae). *Amer J. Bot.* **76 (12)**: 1731-1739.
- Rollins, R. C. 1963. The evolution and systematics of *Leavenworthia* (Cruciferae). *Contrib. Gray Herb. Harv. Univ.* **192**: 3-98.
- Schemske, D. W. 1984. population structure and local selection in *Impatiens pallida* (Balsaminaceae) a selfing annual. *Evolution*. **38**: 817-832.
- Schemske, D. W. y R. Lande. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. *Evolution* **39**: 41-52.
- Schemske, D. W. y R. Lande. 1986. Mode of pollination and selection on mating system: a coment on Aide's paper. *Evolution*. **40**. 436.
- Schemske, D. W. y R. Lande. 1987. On the evolution of plant mating systems: a reply to Waller. *American Naturalist*. **130**: 804-806.
- Schoen, D. J. 1982. Male reproductive effort and breeding system in an hermaphroditic plant. *Oecologia* **53**: 255-257.
- Serburn, C.N.L; T.A. Dickinson, & S.C.H. Barret. 1990. Floral variation in *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms (Pontederiaceae): I . Instability of stamen position in genotypes from northeast Brazil. *J. Evol. Biol.* **3** : 103- 123.
- Sharma, M. 1972. Studies in the flowers of *Datura stramonium* L. In relation to bee-botany. *Journal of Palinology* **8**: 17-21.
- Shields, W. M. 1982. Philopatry, Inbreeding, and the Evolution of Sex. State Univ. N.Y. Prees. Albany.
- Slatkin, M. 1975. Gene flow and selection in a cline. *Genectics*. **75**: 733-756.
- Smith, C. A. W. E. Evenson. 1978. Energy distribution in reproductive structures of *Amaryllis*. *Amer J. Bot.* **65**: 714-716.
- Solbrig, O. T. 1976. On the relative advantages of cross and self-fertilization. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **63**: 262-276.

- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1981. *Biometry* W. H. Freeman, New York. 860p.
- Sprengel, C. K. 1793. *Das Entdeckte Geheimnis der Natur mit Baund in der Befruchtung der Blumen*. Berlin.
- Stebbins, G. L. 1957. Self-fertilization and population variability in the higher plants. *Am. Nat.* **91**: 337-354
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology* **42**: 307-326.
- Svensson, I. 1988. Inbreeding crossing and variation in stamen number in *Sclerathus annuus* (Caryophyllaceae), a selfing annual. *Evol. Trends Plants* **2**: 31-37.
- Templeton, A. R. 1986. Coadaptation and outbreeding depression. En: M. E. Soulé (ed.) *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates Inc. Sunderland Massachusetts.
- Thomson, J.D. 1989. Deployment of ovules and pollen among flowers within inflorescences. *Evol. Trends Plants* **3**: 65-68.
- Topings, P. 1989. The significance of inbreeding depression to the evolution of self-fertilization in *Eichornia paniculata*. (Spreng) Pongederiaceae. Master Thesis. University of Toronto.
- Turkington, R. y J. L. Harper. 1979. The growth distribution, and neighbour relations of *Trifolium repens* in a permanent pasture. IV. Fine-scale biotic differentiation. *J. Ecol.* **67**: 245-254.
- Underwood, A. J. 1997. *Experiments in Ecology*. Ed. Cambridge University Press. 504 p.
- Uyenoyama, M. K. y D. M. Waller. 1991. Coevolution of self-fertilization and inbreeding depression. I. Mutation-selection balance at one and two loci. *Theor. Pop. Biology* **40**: 14-46.
- Vargas, C. F. y D. Piñero. 1999. Evolución de los sistemas reproductivos en plantas. En: Nuñez-Farfán J. y J. C. Zamora. *Tópicos de Biología Evolutiva II*, UNAM. México.
- Vasek, F. C. 1958. The relationships of *Clarkia exilis* to *Clarkia unguiculata*. *American Journal of Botany*. **45**: 150-162.
- Vasek, F. C. 1964. Outcrossing in natural populations. I. *Clarkia unguiculata*. *Evolution* **18**: 213-218.
- Vasek, F. C. 1965. Outcrossing in natural populations. II *Clarkia unguiculata*. *Evolution* **19**: 152-156.
- Vernet, P. y J. L. Harper. 1980. The cost of sex in seaweeds. *Biol. J. Linn. Soc* **13**: 129-138.
- Vickery, R. K. 1978. Case studies in the evolution of species complexes in *Mimulus*. *Evol. Biol.* **11**: 405-507.
- Waser, N. M. y M. V. Price. 1983. Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant-pollinator interaction, pp. 341-359. En C. E. Jones y R. J. Little (eds), *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, N. Y.

- Waser, N. M. y M. V. Price. 1985. Reciprocal Transplant experiments with *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae): Evidence for local adaptation. *Amer. J. Bot.* **72**: 1726-1732.
- Waser, N. M. y M. V. Price. 1989. Optimal outcrossing in *Ipomopsis aggregata* seed set and offspring fitness. *Evolution*. **43** : 1097-1109.
- Waller, D. M. 1986. Is there disruptive selection for self-fertilization? *American Naturalist* **128** : 421-426.
- Waller, D. M. 1993. The statics and dynamics of mating systems evolution. pp 96-117. En : N. W. Thornhill (ed). *The natural history of inbreeding and outbreeding Theoretical and empirical perspectives*. University of Chicago Press. Chicago.
- Webb, C. J. y D. G. Lloyd. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* **24**: 163-178.
- Weaver, S. E. y S. I. Warwick. 1984. The biology of Canadian weeds. *Datura stramonium* L. *Canadian Journal of Plant Science* **64**: 979-991.
- Williams, G. C. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Willson, M. F. 1983. *Plant reproductive ecology*. Wiley, New York. 282p.
- Wright, S. 1977. Evolution and the Genetics of populations. Vol. 3. *Experimental Results and Evolutionary Deductions*. University of Chicago Press.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. En Real, L. (ed) *Pollination Biology*. Academic Press, New York. pp. 51-95.
- Yahara, T. 1992. Graphical analysis of mating system evolution in plants. *Evolution* **46**: 557-561.
- Yahara, T. y S. Sakai. (Manuscrito) Why mixed mating system are common in animal-pollinated plants?: an answer from resource allocation models.