



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

## “EVOLUCION DEL SISTEMA DE APAREAMIENTO EN DATURA”<sup>22</sup>

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

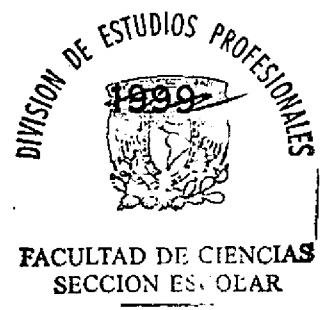
P R E S E N T A:

ANA LAURA CRUZ ESCALANTE

DIRECTOR DE TESIS: DR. JUAN S. NUÑEZ FARFAN

MEXICO, D.F.

283745



2000

FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR





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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrin Batule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Evolución del sistema de apareamiento en *Datura*".

realizada por Ana Laura Cruz Escalante

con número de cuenta 7853034-4, pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario

Dr. Juan Servando Núñez Farfán

Propietario

Dr. Daniel Piñero Dalmau

Propietario

Dr. César Augusto Domínguez Pérez Tejada

Suplente

Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns

Suplente

Biol. Juan Fornoni Agnelli

Consejo Departamental de Biología

Edm. A. Suárez D.

A Rodolfo. Por ser el compañero de mi vida, por la confianza, paciencia y apoyo que me has brindado siempre.

A Andrea, Ana Gabriela y Jorge Miguel.  
Por ser una parte muy importante de mi vida y por que son una de las razones que me impulsa a seguir adelante.

A Jorge y Lupina, por ser los mejores padres del mundo ya que siempre me han rodeado de amor y compañía.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer primeramente al Dr. Juan Núñez Farfán por su apoyo, motivación y dirección para la realización de este trabajo y principalmente por la amistad que me ha brindado.

Agradezco al Dr. Daniel Piñero, Dr. César Domínguez, Dr. Luis Eguiarte sus sugerencias, interés, así como por la disposición para revisar éste trabajo.

Especialmente quiero dar las gracias a Juan Fornoni por el interés que mostró en mi trabajo, así como su disposición en todo momento para resolver mis dudas. Así mismo agradezco a mis compañeros y amigos del laboratorio de Genética Ecológica y Evolución, Bety, Pedro Luis, Jesús, Raúl, María y principalmente a Judith por su ayuda .

Esta tesis forma parte del proyecto “Evolución del sistema reproductivo en especies del género *Datura*: filogenia y adaptación” el cual es financiado por CONACYT (proyecto de investigación 0154P-N y 25662N), por lo que agradezco el apoyo económico brindado.

## CONTENIDO

	Pag
<b>I INTRODUCCION GENERAL.</b>	3
<b>1. SISTEMAS DE APAREAMIENTO.</b>	3
1.1 <i>Tipos de autopolinización.</i>	5
<b>2. EVOLUCIÓN DE SISTEMAS DE APAREAMIENTO.</b>	7
2.1 <i>Evolución de autogamia.</i>	9
2.2 <i>Modelos sobre la evolución de los sistemas de cruce</i>	10
<b>3. MORFOLOGÍA FLORAL</b>	13
<b>4. ASIGNACIÓN DE RECURSOS</b>	15
<b>5. DEPRESIÓN ENDOGÁMICA</b>	18
<b>II OBJETIVOS</b>	22
<b>III SISTEMA DE ESTUDIO</b>	22
1. <b>REVISIÓN HISTÓRICA</b>	22
2. <b>DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA</b>	23
3. <b>PRODUCTOS METABÓLICOS SECUNDARIOS</b>	24
4. <b>AUTOCOMPATIBILIDAD Y AUTOINCOMPATIBILIDAD EN DATURA</b>	24
5. <b>ECOLOGÍA DEL GÉNERO DATURA</b>	25
6. <b>DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES (<i>D. quercifolia</i>, <i>D. kimatocarpa</i> Y <i>D. innoxia</i>)</b>	26
<b>IV MÉTODO</b>	27
1. <b>GERMINACIÓN</b>	27
2. <b>CARACTERES MORFOLÓGICOS Y HERCOGAMIA</b>	28
3. <b>DEPRESIÓN POR ENDOGAMICA</b>	28
4. <b>ASIGNACIÓN DE RECURSOS</b>	29
<b>V RESULTADOS</b>	30
1. <b>MORFOLOGÍA FLORAL Y HERCOGAMIA</b>	30
1.1. <i>Variación intraespecífica</i>	30
1.2. <i>Variación interespecífica</i>	30
1.3. <i>Correlaciones morfológicas</i>	31
2. <b>DEPRESIÓN ENDOGÁMICA</b>	33
3. <b>ASIGNACIÓN DE RECURSOS</b>	33
3.1 <i>Variación intraespecífica</i>	33
3.2 <i>Variación interespecífica</i>	33

VI DISCUSIÓN	34
1. <i>CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS</i>	34
2. <i>HERCOGAMIA</i>	34
3. <i>DEPRESIÓN ENDOGÁMICA</i>	36
4. <i>ASIGNACIÓN DE RECURSOS</i>	38
VII CONCLUSIONES	40
VIII LITERATURA CITADA	63

# I INTRODUCCION

## 1. SISTEMAS DE APAREAMIENTO.

El sistema de apareamiento involucra aquellos atributos de un organismo que gobiernan la manera en cómo se unen los gametos para formar un cigoto. El análisis de los sistemas de apareamiento usualmente involucra la relación genética de parejas sexuales, y por lo tanto el grado de endogamia que llevan a cabo los individuos dentro de una población.

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 (Barret & Eckert, 1990). El tipo de sistema de apareamiento en una población es de suma importancia (Richards, 1986) debido a que determina en gran manera las características genéticas de la descendencia que será sujeto de selección durante las siguientes generaciones.

Los sistemas reproductivos en plantas esán influenciados por numerosos factores ambientales, ecológicos y genéticos (Barret & Eckert, 1990). Estos sistemas deberían visualizarse como sistemas dinámicos (Jain, 1984). Es tipo de sistema de apareamiento de una población es de suma importancia debido a que éste determina en gran manera la composición genética de la descendencia.

Es fundamental en el estudio de los sistemas reproductivos realizar estudios enfatizando en aspectos ecológicos de la reproducción como, así como en las consecuencias sobre la adecuación. En particular, la polinización es fundamental ya que determina los patrones de apareamiento a través del establecimiento de la dirección y magnitud del movimiento de polen.

Dentro de la diversidad de sistemas de apareamiento que presentan las angiospermas, se han reconocido tradicionalmente dos grupos principales: el entrecruzamiento o polinización cruzada que implica movimiento de polen y fertilización de gametos entre flores de plantas distintas, y la autogamia o autofecundación, que se define como la fecundación autógama que ocurre en una flor hermafrodita. (Barrett & Eckert, 1990).



Basándose en el valor de la tasa de entrecruzamiento ( $t$ ) que implica movimiento de polen y fertilización de gametos entre flores de plantas distintas, Brown (1990) ha ampliado la división tradicional de los sistemas de apareamiento de plantas incluyendo endogamia predominante, entrecruzamiento predominante, endogamia biparental y sistemas mixtos de endogamia y exogamia.

a.- Endogamia predominante o predominantemente de autofecundación (tasa de entrecruzamiento,  $t < 0.1$ ). Cerca del 20% de especies de plantas superiores se reproducen principalmente por autofertilización, con entrecruzamiento solamente ocasional (Fryxell, 1957; Brown et al. 1988)

b.- Entrecruzamiento Predominante (tasa de entrecruzamiento,  $t > 0.05$ ). En el otro lado del espectro se encuentran la mayoría de las especies de plantas que rara vez o nunca se autofertilizan. Los genotipos en los individuos descendientes sugieren que un cierto nivel de endogamia está presente.

c.- Endogamia biparental. Dentro de distintas subpoblaciones constituye una segunda desviación de panmixia. Esta endogamia es relativa a la panmixia en la población local.

d.- Apomixis parcial o facultativa. Especies apomícticas son aquellas que producen semillas sin meiosis y fertilización. De igual manera que la autofecundación, es una forma uniparental de reproducción.

e.- Sistemas mixtos de endogamia y exogamia. Las especies con un sistema de apareamiento mixto pueden obtener una cantidad intermedia y a menudo variable de entrecruzamiento a través de una mezcla de autopolinización y polinización cruzada. Las especies más utilizadas para el estudio de la evolución de sistemas de apareamiento son aquellas que combinan simultáneamente dos diferentes formas de reproducción. Los sistemas mixtos de apareamiento encontrados en muchas especies de plantas (Allard, 1975; Jain, 1976) permanecen como un enigma en la biología

evolutiva. Williams (1975) dio énfasis a los sistemas mixtos como una ventaja, explicando que su coexistencia implica un balance entre fuerzas evolutivas a corto plazo que mantiene cada forma de reproducción. El sistema más común de sistema mixto incluye entrecruzamiento con niveles variables de autofecundación (Fryxell, 1957; Stebbins, 1970; Jain, 1976).

## *1.2 Tipos de Autopolinización.*

La autopolinización puede ocurrir de varias formas diferentes como cleistogamia, geitonogamia, autopolinización facilitada y autopolinización autónoma.

A.- Cleistogamia. La forma más distintiva de autopolinización en términos morfológicos es la cleistogamia (Kuhn, 1876; Lord, 1981), la cual se efectúa en flores cerradas que están especializadas estructuralmente para autofecundación y que no se entrecruzan. Es un tipo de autogamia que tiene ventaja (Schoen & Lloyd, 1984; Lively & Lloyd 1990) sobre el entrecruzamiento (Schoen & Lloyd, 1984; Lively & Lloyd 1990). La producción de flores cleistógamas “cuesta” menos porque el costo de polen y atractivos sexuales es muy bajo.

B.- Geitonogamia. Es la fecundación entre flores de la misma planta. Incluye transferencia de polen entre flores de la misma planta y requiere del mismo mecanismo de polinización que el entrecruzamiento. Requiere de polinizadores para el entrecruzamiento y tiene las propiedades genéticas de autofertilización. La cantidad de geitonogamia no sólo está influenciada por el despliegue floral temporal dentro de individuos, sino también por factores que afectan el grado de transporte de polen (Robertson, 1992).

C.- Autopolinización facilitada. Se lleva a cabo cuando los polinizadores que visitan diferentes flores pueden causar algo de autogamia así como geitonogamia (Knuth, 1906, 1909; Estes & Brown 1973; Hinton 1976; Schneider & Buchanan 1980). 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 algún mecanismo que asegure que el contacto con el estigma en una flor preceda al contacto con el polen (por ejemplo, herocogamia). La cantidad de

autofecundación facilitada que los visitantes pueden causar en su visita varía mucho dependiendo del hábito de forrajeo de los polinizadores y la posición de la antera y el estigma.

D.- Autopolinización automática. Es la forma de autopolinización que sucede sin la presencia de un agente externo. Se reconocen tres formas diferentes de autopolinización automática: previa, competida y retardada y se caracterizan porque las tres son en función de la presencia de entrecruzamiento. Los tres tipos difieren en su tiempo (Lloyd, 1979). Se llevan a cabo antes, durante y después de las oportunidades de entrecruzamiento en cada flor. Difieren también en el grado en el que desplazan al entrecruzamiento (Ockendon & Currah, 1978)

- Autogamia previa. Se lleva a cabo cuando la dehiscencia de las anteras y la receptividad de los estigmas ocurren antes de la apertura floral (antesis) de tal manera que la autopolinización ocurre en los botones sin abrir.
- Autogamia competida. Se asemeja a la autogamia facilitada ya que se lleva a cabo durante el mismo periodo que el entrecruzamiento. La autogamia competida se lleva a cabo por medio de gran variedad de mecanismos como por la proximidad del polen y el estigma durante la apertura floral (antesis), dicogamia, y en flores que abren y cierran diariamente por varios días se puede llevar a cabo autogamia competida cuando los pétalos se mueven o cuando la flor esta cerrada (Lloyd, 1992).
- Autogamia retardada. Es la forma más ventajosa de autogamia. Sucede cuando el movimiento de las partes de la flor al final de la apertura floral permite el contacto entre polen y estigma y se realiza entonces la fertilización de óvulos que no se entrecruzaron previamente. En las especies que son hercógamas (con separación espacial entre estigma y anteras) durante el periodo de entrecruzamiento, el movimiento de la flor durante la senescencia puede causar autopolinización.

Existen diferentes factores que afectan la cantidad de autogamia en poblaciones. La fenología y las características morfológicas de las flores imponen diferentes compromisos en cada forma de autopolinización. Especies que tienen algún grado de dicogamia, sea protándria (maduración de

las anteras previa a la del estigma) o protoginia (maduración del estigma previa a la de las anteras). no pueden llevar a cabo autogamia previa. Por el contrario, la autogamia tardía no se puede llevar a cabo en especies en las que el polen no es viable o los estigmas receptivos por mas tiempo, cuando las oportunidades para entrecruzamiento en una flor se han terminado.

Las habilidades competitivas entre el polen de autofecundación y el de entrecruzamiento influyen también la cantidad de autogamia, particularmente cuando la autogamia sucede durante el mismo periodo que la exogamia (las formas competitiva, facilitada y geitonogamia). Darwin (1876) planteó que el mayor éxito del polen de entrecruzamiento era el factor de mayor importancia para limitar la frecuencia natural de autofertilización.

Las condiciones ambientales en las que ocurre polinización pueden causar variación en la cantidad de cualquiera de las formas de autogamia. Los factores relevantes incluyen temperatura, luz y humedad, la época de floración, la edad de la flor y que tan sincronizadas florecen las plantas (Lloyd & Schoen, 1992). En general, ciertas condiciones desfavorables para la polinización pueden incrementar la cantidad de autogamia. Schoen y Brown (1991) han mostrado evidencia de que la autogamia puede ser inducida en condiciones como las mencionadas.

## ***2. EVOLUCIÓN DE LOS SISTEMAS DE APAREAMIENTO***

El sistema de apareamiento afecta la estructura genética de una población influenciando los patrones de apareamiento y flujo génico. (Ennos & Clegg, 1982; Mitton & Grant, 1984; Lewontin, 1985). El comprender los valores adaptativos de la autogamia y exogamia es de importancia para la explicación de la diversidad de sistemas de apareamiento entre especies de plantas. Después del descubrimiento de la depresión endogámica (disminución de la adecuación en progenie de autogamia) (Knight, 1799; Darwin, 1868, 1876), naturalistas el siglo XIX atribuían la evolución de mecanismos de entrecruzamiento en plantas a la ventaja del vigor híbrido. Al mismo tiempo, consideraban que la autofecundación brindaba una garantía reproductiva cuando el entrecruzamiento no es adecuado o no puede realizarse.

Los modelos de evolución de éstos sistemas pueden ser simples o complejos dependiendo de sus supuestos. Un modelo completo requeriría suposiciones o estimaciones de una amplia

variedad de parámetros: Lloyd (1979, 1988) brinda un muestrario de variables relevantes bajo un amplio rango de escenarios biológicos.

Durante los últimos 40 años, se ha pensado que fuerzas selectivas afectan el balance entre autopolinización y polinización cruzada (Jain, 1976; Wyatt, 1988; Holsinger, 1991). Esto incluye dos factores funcionales, el doble costo de la meiosis, que en general favorece la reproducción uniparental (Williams, 1971) y el descuento de polen – una pérdida en la capacidad del polen de entrecruzamiento que se acompaña de un aumento en autofertilización- (Nagylaki, 1976; Holsinger et al. 1984). La introducción de autofertilización puede purgar una población de genes recesivos dañinos, creando una retroalimentación positiva para incrementar la autogamia (Lande & Schemske, 1985; Charlesworth et al. 1990). Este factor supone un aumento en la progenie autógena, mientras que una reducción de variabilidad genética asociada con la autofertilización disminuye la adecuación promedio de individuos de entrecruzamiento en poblaciones de autogamia más frecuente, y por eso se reduce la cantidad de depresión endogámica (Lloyd, 1979; Uyenoyama, 1986).

Darwin (1876) explicó la autofecundación en general, y en particular en flores cleistógamas como una alternativa de último recurso, adoptada únicamente cuando condiciones físicas eran severas o cuando las flores eran abandonadas por polinizadores por alguna causa.

Un aumento en endogamia como resultado de cuellos de botella en las poblaciones, reduce la depresión endogámica al nivel en donde genotipos de autofertilización aumentarán en frecuencia. Cualquier ventaja de autogamia en la producción de semillas, debido a limitaciones en polinizadores, reducirá el nivel umbral de depresión endogámica requerida para la evolución de autogamia (Maynard Smith, 1978; Lloyd, 1979; Lande & Schemske, 1985). La intensidad en la selección para autofecundación dependerá conjuntamente en 1) la magnitud en la depresión endogámica y 2) la ventaja en la fecundidad de autogamia (Arroyo, 1973).

Baker (1955) señaló que la autofecundación puede ser particularmente ventajosa en dispersiones a larga distancia, permitiendo el establecimiento por medio de pocos individuos o bien de un solo colonizador. Esta generalización se conoce como "Ley de Baker" (Stebbins, 1957; Baker 1967).

## 2.1 Evolución de la Autogamia

Modelos de selección como los de Fisher (1941), Lande y Schemske (1985), Waller (1993), Lloyd (1992) y Uyenoyama, Holsinger y Waller (1993), confirman y cuantifican un número de aspectos de la hipótesis sobre la selección de autofertilización y parten de la hipótesis desarrollada por Muller (1883) de que la principal ventaja de la autopolinización es brindar garantía reproductiva cuando la polinización cruzada no es adecuada.

Las fuerzas selectivas responsables de la evolución de autogamia dependen en gran medida de la forma particular de polinización, ya que éstas formas difieren en la cantidad de garantía reproductiva que brindan y en su influencia sobre la adecuación obtenida por medio de polen y de los óvulos (Lloyd, 1992). La evolución de autogamia está generalmente acompañada de cambios en la incidencia e intensidad de factores que se oponen a ella. Lande y Schemske (1985) predicen que la autogamia predominante y entrecruzamiento predominante deben ser una consecuencia alternativamente estable en la evolución de sistemas de apareamiento en la mayoría de las poblaciones de plantas. La pregunta que surge es ¿por qué suceden otras formas diferentes de autogamia? la autogamia previa, autogamia retardada y probablemente en cierto grado la autogamia competida son inevitables por medio de adaptaciones para entrecruzamiento en el sentido que no se pueden reducir bajo ciertos niveles sin sacrificar el entrecruzamiento. El mayor éxito de polen de entrecruzamiento (prepotencia de polen) puede ser un factor que permita que la autofecundación previa o competida brinde garantía reproductiva sin descuento de semillas excesivo. La autogamia tardía es siempre favorecida, ya que no implica el descuento de polen e incrementa el número de óvulos fecundados, siempre que una flor haya sido polinizada insuficientemente por entrecruzamiento.

La dirección en la evolución de sistemas de apareamiento depende primeramente del nivel de depresión endogámica. La tasa de evolución del sistema reproductivo y su expresión fenotípica final dependen de la cantidad de varianza genética aditiva del sistema de apareamiento y la intensidad de la selección en éste. Pocas poblaciones o especies se encuentran fijas en autogamia o entrecruzamiento completo.

Desde un punto de vista evolutivo, cualquier grado de depresión endogámica sería suficiente para favorecer el entrecruzamiento sobre la autopolinización. Fisher (1941) calificó como excesivamente simplista este punto de vista, describiendo una ventaja genética intrínseca

derivada de la autofecundación. Indicó un cambio fundamental en la dirección de un desarrollo teórico demostrando que el entrecruzamiento requiere de una gran ventaja para superar lo que Jain (1976) ha denominado como la "selección automática" a favor de la autogamia.

Entrecruzamiento ocasional en especies autóгамas puede atribuirse, en varios grados, a 1) determinantes ambientales del sistema reproductivo, y 2) las ventajas de heterocigocidad y producción de prole variable. Se espera que compromisos genéticos, morfológicos y ecológicos pueden limitar algunas veces el potencial para que las tasas de entrecruzamiento se vean reducidas por debajo de algún nivel mínimo en poblaciones de autofertilización. La tasa de entrecruzamiento de un genotipo dado resulta de la interacción de caracteres determinados genéticamente (i.e. morfología floral, y grado de auto-compatibilidad) con factores ecológicos, por ejemplo, abundancia de polinizadores y densidad de plantas. Por lo tanto, variaciones ambientales que influyen en factores ecológicos pueden causar variaciones significativas en el sistema reproductivo con consecuencias directas sobre su evolución.

Niveles observados de heterocigocidad en poblaciones autóгамas son frecuentemente más altos que los esperados basados en el sistema de apareamiento, lo que indica una adecuación superior de heterocigotos (Allard et al. 1968; Brown, 1979; Sanders & Hamrick, 1980). Aunque la heterosis puede disminuir frecuentemente la evolución de autogamia, es improbable que regularmente brinden la ventaja del doble costo de la meiosis requerida para favorecer entrecruzamiento en especies predominantemente de autofecundación. El mantenimiento de entrecruzamiento en este tipo de especies puede brindar a la población variación genética requerida para responder a presiones selectivas cambiantes, temporales y espaciales.

## *2.2 Modelos sobre la evolución de los sistemas de cruce*

### *Modelo de la selección automática Fisher (1941)*

Su modelo establece que en una población con polinización cruzada la aparición de un mutante que se autofecunde, sin que ocurriera descuento de polen (ésto es, una 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 solo aportan su polen para entrecruza. A esto se le conoce como ventaja automática (Fig. 1).

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

### *Modelo de la selección disruptiva Lande y Schemske (1985)*

Para Lande y Schemske (1985) el componente principal que determina el sistema de cruza es la magnitud de la depresión endogámica,  $\delta$ . Cuando éste parámetro es menor de 0.5 se espera que la población evolucione hacia la autofecundación; por el contrario cuando este es mayor de 0.5 se espera una tendencia hacia la polinización cruzada. 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).

### *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.



### *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.

### *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.

### *Modelo de selección de autofertilización Lloyd (1992)*

Este modelo se aplica a cualquier forma de autopolinización incluye, a diferencia de los anteriores el descuento de semillas (la cantidad de semillas producidas por autofecundación) y retoma el descuento de polen (polen de autofecundación). Se incorporan también los efectos del costo de meiosis, depresión endogámica y garantía reproductiva. El modelo indica que se pueden seleccionar tanto autogamia como entrecruzamiento completo así como frecuencias intermedias de autofecundación.

### **3. MORFOLOGIA FLORAL**

Una característica de las angiospermas es la sorprendente diversidad en formas y colores adoptadas por las flores. Sin embargo, las flores son exclusivamente órganos sexuales y su única función es promover la reproducción, usualmente sexual. Sprengel (1793) describió con gran detalle como están diseñadas las estructuras de las flores para una función eficiente en la atracción de insectos polinizadores, colocar el polen y recibirlo

Las estructuras florales que favorecen el entrecruzamiento y reducen la autofertilización han sido estudiadas ampliamente. Se observó también que algunas plantas están adaptadas a autofertilización regular y que tienen síndromes florales que contrastan con aquellos asociados con el entrecruzamiento (Darwin, 1876). La biología floral se hizo popular de nuevo en la segunda mitad del siglo XX. En este periodo los estudios genéticos han dominado las comparaciones de los efectos auto y entrecruzamiento.

Dentro de la polinización cruzada existe gran cantidad de diferentes sistemas reproductivos (tabla 2), y todo un gradiente continuo entre autopolinización obligada y la polinización cruzada obligada.

Tabla 2. Distintos sistemas reproductivos de polinización cruzada (Eguiarte, et al. 1992).

Sistema	modificable	¿Evita autopolinización?	¿Evita endogamia?
Heterostilia	sí	sí	si
Dicogamia	sí	sí	reduce
Hercogamia	sí	sí	reduce
Monoicismo	sí	sí	reduce
Dioicismo	sí	sí	reduce
Andromonoicismo	sí	sí	
Gimnomonoicismo	sí	sí	

Se requiere de apreciaciones en la importancia de la arquitectura floral, la posición de órganos sexuales dentro de la flor y el tiempo de maduración de polen y óvulos, para entender la influencia de la morfología y el despliegue floral en el éxito de apareamiento de la flor. Existen algunos mecanismos que pueden evitar la autofecundación como son la hercogamia, dicogamia, y sistemas sexuales como andromonoecia (plantas con flores masculinas y hermafroditas). La dicogamia es la separación temporal de las funciones masculinas y femeninas en una misma flor y en alguna proporción puede generar, por sí misma, fecundación cruzada (Eguiarte, 1990).

La hercogamia se refiere a la separación espacial entre la función masculina y la femenina en una flor perfecta. Puede esperarse una disminución en el grado de autofertilización, mientras mayor sea la distancia entre la parte femenina y la masculina, como en *Ipomea purpurea* y *Turnera ulmifolia* (Ennos, 1981, Barret y Shore, 1987). La hercogamia puede ser explicada como un mecanismo para que puede disminuir la autofertilización (Eguiarte, et al. 1992). La hercogamia y la dicogamia, son dos características de las flores y la magnitud de estos parámetros influyen la frecuencia de autopolinización. (Lloyd & Webb, 1986; Webb & Lloyd,

1986). Existe evidencia que dentro de algunas especies, hay variación entre plantas en el largo del estilo. Esto podría permitir que la selección incremental o disminuya la hercogamia dependiendo de la dirección de la selección.

Diferentes estudios sugieren que la variación en la separación de estigma-antera (hercogamia) puede influenciar el grado de auto-fertilización en poblaciones naturales (Barrett & Shore, 1987). En *Turnera ulmifolia*, Belaoussoff y Shore (1991) observaron que un incremento en hercogamia puede conducir a mayores tasas de entrecruzamiento. Barrett y Shore (1987) también proporcionaron evidencias de una correlación entre hercogamia y tasa de entrecruzamiento dentro de poblaciones variables morfológicamente; aunque existe esta correlación, la hercogamia no evita que se lleve a cabo autofertilización.

La aproximación funcional en el estudio de autofecundación y entrecruzamiento enfatiza en los mecanismos de polinización y aspectos de la historia natural de las flores. Estudios funcionales de sistemas de apareamiento examinan perspectivas ecológicas, morfológicas y fisiológicas. Estos estudios han continuado durante el último siglo hasta la actualidad con pocos cambios y actualmente constituyen un aspecto útil, aunque estático, de los sistemas de apareamiento. (Lloyd, 1992; Schoen & Lloyd, 1992).

#### 4. ASIGNACION DE RECURSOS

Los patrones de asignación de recursos a estructuras vegetativas y reproductivas de plantas han recibido considerable atención durante la década pasada (Abrahamson, 1979; Evenson, 1983; Gross & Soule, 1981). Aunque existen pocos datos sobre los patrones de asignación a órganos reproductivos (Lovett Doust & Cavers, 1982; Lovett Doust & Harper 1980; Smith & Evenson 1978), la notable diferencia en la proporción polen/óvulos entre especies alógamas, alógamas facultativas (entrecruzamiento y autofecundación mixta) y autógamias facultativas (principalmente de autofecundación) (Cruden, 1977), aunado a diferencias en el

tamaño de la flor (Ornduff, 1969), sugieren grandes diferencias en asignación de recursos a estructuras florales entre plantas con diferentes sistemas de apareamiento (Cruden & Lyon, 1985).

El estudio de la evolución de los sistemas reproductivos ha hecho necesario el conocimiento de la asignación de recursos a las estructuras de las funciones sexuales involucradas en varios estados de los procesos reproductivos (Willson, 1983).

La proporción de total del recurso que un organismo destina a su reproducción se conoce como esfuerzo reproductivo (ER). El recurso crítico puede ser energía, algún nutriente mineral o incluso agua. Si la asignación del recurso total es constante, un incremento a la asignación sexual implica generalmente una reducción en alguna de dichas actividades. Sin embargo, si la asignación a estos recursos varía a lo largo del tiempo, dicho ajuste puede no ser necesario, con lo cual un incremento en el esfuerzo reproductivo puede darse sin una disminución de otra actividad (Willson, 1983). La selección natural favorece el patrón de asignación que maximice la adecuación de un individuo.

La teoría de la asignación sexual se basa en la idea que los recursos reproductivos son limitados. Algunos modelos de asignación sexual subdividían a los recursos reproductivos en dos categorías: funciones masculinas y femeninas (Charlesworth & Charlesworth, 1981; Lloyd, 1984; Seavey & Bawa, 1986).

Se han hecho más subdivisiones como estructuras atractivas (Charlesworth & Charlesworth, 1987; Lloyd, 1984) y accesorias (Lloyd & Bawa, 1984). Las estructuras atractivas incluyen al cáliz, la corola y la producción de néctar. Los filamentos y el pedicelo pueden ser clasificados como estructuras accesorias. La teoría sobre asignación de recursos supone que existe un compromiso entre estas categorías diferentes (Charlesworth & Morgan, 1991). Aunque el total de recursos reproductivos pueda dividirse en varias categorías, la asignación sexual siempre está representada como la proporción de recursos reproductivos asignados a la función masculina; esta es una medida relativa más que absoluta.

Para hermafroditas de entrecruzamiento se espera teóricamente una proporción 1:1 en la asignación de recursos masculino:femenino (Charnov, 1979; 1982; Charnov et al, 1976; Maynard Smith, 1978; Smith 1981). Cuando el entrecruzamiento no es obligatorio y se lleva a cabo cierto grado de autofecundación, no se espera la proporción 1:1 en la asignación. Por el contrario, algunos modelos predicen que la proporción en la asignación debe favorecer a la función

femenina en proporción al grado de autogamia (Charlesworth & Charlesworth 1981; Charnov, 1982; Williams, 1975).

Existe un consenso en que las especies de auto-fertilización en general, deben invertir relativamente menos en la función masculina que las especies de entrecruzamiento. (Charlesworth & Charlesworth, 1981; Charnov, 1982; Maynard Smith, 1971; 1978; Ross & Gregorius, 1983; Williams, 1975). Recientemente la teoría de la proporción sexual ha brindado las bases para los modelos de asignación de recursos a las funciones masculinas y femeninas en plantas hermafroditas (Cruden & Lyon 1985). Si alguna especie asigna recursos iguales a la función masculina y femenina se esperaría que éstas sean polinizadas por viento (Charlesworth & Charlesworth, 1981; Charnov, 1982).

En la mayoría de los estudios sobre asignación de recursos, se ha utilizado la biomasa como parámetro. Cruden & Lyon (1985) utilizaron el peso seco de las estructuras reproductivas como medida de asignación, ya que estas eran fáciles de obtener y los resultados equivalentes a los obtenidos con calorimetría (Hickman & Pitelka 1975, Evenson 1983). Todas las partes de las flores de las especies alógamas y alógamas facultativas tuvieron un peso significativamente mayor que aquellas de las especies autógamas facultativas, y todas las partes florales de las especies alógamas fueron significativamente más pesadas que aquellas de las especies alógamas facultativas. En todas las especies alógamas y en la mayoría de las alógamas facultativas el peso seco de los estambres excedió significativamente al del pistilo. En su estudio encontraron resultados consistentes con las observaciones de Ornduff (1969); las plantas que generalmente se autofertilizan invierten menos recursos en caracteres florales como pétalos y nectarios que aquellas especies que se entrecruzan.

La disminución en el porcentaje de asignación de biomasa a la función masculina en especies con autogamia, es compatible con varios modelos incluyendo el de eficiencia funcional (Cruden, 1977; Williams, 1975), el de dispersión (Bulmer & Taylor 1980) y el de competencia local por parejas en la asignación de recursos (Charlesworth & Charlesworth, 1979; 1991). También son consistentes con el patrón de Schoen (1982) quien encontró que el peso seco del androceo se correlacionaba negativamente con la cantidad de autogamia.

## 5. *DEPRESIÓN ENDOGÁMICA*

En 1945 Sir Ronald A. Fisher señaló que la frecuencia de un gen causante de autofertilización se incrementaría cada generación, a menos que alguna fuerza se oponga a él. La principal fuerza opositora la depresión endogámica. Desde los experimentos de Thomas Knight en chícharos hace 200 años, los botánicos saben que la mayoría de plantas producen descendencia menos vigorosa y fértil cuando están obligadas a autofecundarse que si se les permite entrecruzarse. Este fenómeno es conocido como depresión endogámica (Holsinger, 1986). Durante muchos siglos se han estudiado los efectos nocivos de la endogamia (Darwin, 1868; 1876). Con el surgimiento de la genética Mendeliana se observó que la principal consecuencia de la endogamia es la homocigosis (Wright, 1977).

Si  $W_i$  es la adecuación para la descendencia de autogamia y  $W_o$  de exogamia, se puede definir a la depresión endogámica como  $1 - W_i/W_o$ . Esta definición depende únicamente de la adecuación relativa de descendencia de ambos tipos, no depende de sus genotipos

La amplia distribución de especies autóгамas indica que la autogamia es adaptativa bajo ciertas condiciones (Allard et al., 1968; Jain, 1976; Schemske, 1978; Lloyd, 1980). Si la depresión endogámica es el factor más importante que influencia la adecuación de la progenie de autofecundación y entrecruzamiento, y si la mayor parte de la depresión endogámica de especies alógamas se debe a la acumulación de alelos deletéreos recesivos en muchos loci, se ha demostrado que la autogamia y la exogamia predominante representan estados alternativos estables del sistema de apareamiento. Si los alelos deletéreos son parcialmente dominantes, el resultado cualitativo no cambia (Lande & Schemske, 1985).

Evidencias recientes confirman que la magnitud de la depresión endogámica se ve disminuida con una autogamia continua a medida que los genes deletéreos recesivos se expresan y son purgados por medio de selección (Charlesworth, 1980). Barrett y Charlesworth (1991) sometieron a plantas de poblaciones de autogamia y predominantemente de entrecruzamiento a cinco generaciones de autogamia seguida por una generación de entrecruzamiento. La adecuación cambió un poco durante este experimento para la población de autofecundación, mientras que la adecuación en la población de entrecruzamiento disminuyó durante la endogamia y se recuperó después de la polinización cruzada.

Un estudio reciente de Husband y Schemske (1996) mostró una correlación negativa entre la depresión endogámica acumulada y las tasas de endogamia iniciales en la población. Examinaron esta relación como el producto del promedio relativo de la adecuación en las progenies de entrecruzamiento y autofecundación en cuatro estadios de la historia de vida y la tasa inicial de endogamia. Estos resultados apoyan la idea que la depresión endogámica evoluciona en conjunto con el sistema de apareamiento y que una endogamia prolongada disminuye la depresión endogámica por medio de la reducción de la "carga genética".

La depresión endogámica involucra muchos genes, algunos de los cuales se expresan en estadios específicos del ciclo de vida. Si estos genes tienen diferentes consecuencias en la adecuación entonces el tiempo de expresión así como la magnitud de la depresión endogámica, pueden producirse con cambios en autogamia.

Cuando la depresión endogámica actúa sobre estadios tempranos en el ciclo de vida se asocia con relativamente pocos genes recesivos letales que pueden purgarse fácilmente a través de endogamia. En contraste, la depresión endogámica en etapas tardías del ciclo de vida parece ser el resultado de muchas mutaciones deletéreas débiles las cuales son más difíciles de purgar.

La consecuencia principal observada de la endogamia es la reducción del valor fenotípico medio mostrado por caracteres conectados con la capacidad reproductiva. La endogamia tiende a reducir la adecuación. Así, los caracteres que forman un importante componente de adecuación, muestran una reducción bajo endogamia; mientras que los caracteres que no están estrechamente ligados con la aptitud muestran poco o ningún cambio.

La endogamia disminuye la heterocigosidad, y la adecuación de individuos de autogamia se ve típicamente deprimida. La depresión endogámica se manifiesta como una depresión de la tasa de crecimiento, viabilidad, estabilidad en el desarrollo, fecundidad y fertilidad (Lerner, 1954; Wright, 1977; Charlesworth & Charlesworth, 1987). Por lo tanto, el cambio de la media de la población bajo endogamia debe estar conectado con la diferencia de valor genotípico entre homocigotos y heterocigotos.

La heterosis (Schull, 1958, Lerner 1954, Frankel 1983) es la adecuación elevada producida por cruza entre poblaciones y líneas diferenciadas. Esta adecuación no se ve incrementada indefinidamente con la heterocigosidad. Muchas observaciones indican que cuando una población pasa algún grado crítico de diferenciación la adecuación de la descendencia disminuye. A ésta disminución en la adecuación se le ha llamado depresión exogámica y ha atribuido esta



rompimiento de complejos de genes coadaptados (Moll et al., 1965; Price & Waser, 1979; Shields, 1982; Price & Waser, 1982; 1985; Campbell & Waser, 1987).

En el contexto de selección a corto plazo que actúa sobre individuos, la depresión endogámica que resulta de una alta homocigosidad para alelos letales o deletéreos (hipótesis de la dominancia) parece ser el factor principal para mantener el entrecruzamiento en poblaciones naturales. Pero como señaló Campbell (1986), la depresión endogámica es un concepto dinámico y no una constante para una población. Su nivel es el resultado de la composición genética de la población, por lo que cualquier factor que reduzca la depresión endogámica será favorecido por la evolución de la autogamia (Cuguen & Acheroy, 1989). Muchas especies de plantas son parcialmente autógamas, y la intensidad de la depresión endogámica en estas especies es un parámetro importante en modelos de la evolución de sistemas reproductivos.

Si una población de entrecruzamiento experimenta endogamia de una magnitud suficiente que reduzca el nivel de depresión endogámica bajo el nivel de 0.5, debido probablemente a un cuello de botella o disminución en actividad de los polinizadores, la selección favorecerá la autofertilización (Lande & Schemske, 1985) por ejemplo, Fowler (1965) sugirió que cuellos de botella en poblaciones de *Pinus resinosa* originaron un alto grado de endogamia, lo que redujo la frecuencia de alelos deletéreos y permitió la evolución de autogamia. La relación entre depresión endogámica y la tasa de endogamia determinan, de gran manera, la dirección en la evolución del sistema reproductivo.

La hipótesis de la sobredominancia supone que el funcionamiento de los heterocigotos es superior al de los homocigotos. Desde esta perspectiva, la depresión endogámica resulta cuando la endogamia disminuye la frecuencia de genotipos heterocigotos e incrementa la frecuencia de los genotipos homocigotos.

El mecanismo fundamental de la depresión endogámica y la heterosis no se pueden atribuir exclusivamente a alguna de estas dos hipótesis. Esta simple dicotomía no abarca todas las formas de variación en la adecuación y selección (Charlesworth & Charlesworth, 1987). Pueden ser también importantes otras formas de selección como selección dependiente de la frecuencia y selección en ambientes heterogéneos, en espacio y tiempo (Gillespie, 1978; Hedrick, 1986). Parece ser que la heterosis y la depresión endogámica son causadas por una combinación de mecanismos.

Wright (1977) realizó una revisión de datos de diversas especies domesticadas, que sugieren que la depresión endogámica puede ocurrir en especie endógamas habituales, pero que ésta es menos severa en estos casos que en las especies que son normalmente de entrecruzamiento. Esto se debe principalmente a la falta de efectos importantes de endogamia en especies autógamas y las especies de entrecruzamiento parcial mostraron efectos de varias magnitudes (Allard, 1960). Lo que se necesita son estudios de los efectos de la endogamia en tantos componentes de la adecuación como sea posible, utilizando plantas tomadas de poblaciones naturales cuyos coeficientes de endogamia se hayan medido. Fisher,(1941) estudió el cambio en la frecuencia de un alelo que causa auto-fertilización en la ausencia de depresión endogámica. La autogamia es favorecida automáticamente debido a la representación mas alta en la generación progenie de un alelo que causa autogamia, en comparación con un alelo de entrecruzamiento, excepto si el genotipo de autogamia no hace contribución alguna a la "carga" de polen. ( Nagyaki, 1976). Esto ha sido llamado como "costo del entrecruzamiento".

## II OBJETIVOS

1. Caracterizar los sistemas de apareamiento en 3 especies del género *Datura* (Solanaceae) mediante factores que intervienen en la evolución de éstos sistemas como depresión endogámica, hercogamia y asignación de recursos a estructuras reproductoras.
2. Estimar la depresión endogámica por medio de la diferencia en adecuación entre la progenie producto de autogamia y entrecruzamiento, utilizando el seed-set como indicador de la adecuación.
3. Estimar la variación en la morfología floral de las 3 especies utilizando caracteres relacionados con algún sistema de apareamiento.
4. Determinar la variación en los niveles de hercogamia entre las especies como mecanismo que promueve o limita algún sistema de apareamiento.
5. Estimar la asignación de recursos a las estructuras reproductoras (corola, cáliz, androceo y gineceo) por medio de peso seco y su relación con el sistema de apareamiento.

## III SISTEMA DE ESTUDIO

### 1. REVISION HISTORICA

El uso de plantas narcóticas se remonta a un tiempo muy antiguo en la historia. En el Sánscrito temprano y descripciones chinas hablan de una planta narcótica mágica utilizada como hipnótico que probablemente es igual a *dhatura*, la cual Cristóbal Acosta describió en una relación de las plantas medicinales de las Indias Orientales y que ciertamente es una especie de *Datura*.

Los aztecas utilizaban *D. wrightii* (o *D. meteloides*), a la cual llamaban *ololiuhqui* o “planta mágica”. Las plantas se utilizaban tanto frescas como secas, aprovechaban la planta completa para usarla contra todas las enfermedades, y se aplicaba como ungüento en cortadas o heridas por sus efectos narcóticos. Sacerdotes y brujos preparaban bebidas para varias ceremonias para facilitar su comunicación con los espíritus. La droga tiene varios efectos, dependiendo de la dosis en que se toma. Comúnmente causa ilusiones visuales o estimula a las

personas. Los aztecas consideraban a estas semillas como sagradas y las guardaban en sus altares. Aparentemente todas las especies de *Datura* tienen propiedades narcóticas.

La mención más temprana de una planta de este género es dada probablemente por el árabe Avicenna en el siglo XI en su relación de plantas medicinales utilizadas por los árabes. La descripción de Avicenna fue traducida por Dioscórides y la llamada “nuez” fue reconocida por los primeros botánicos como el fruto de la planta Solanácea, llamada *Datura metel* muchos años después. Los árabes sabían que una dosis pequeña podría intoxicar y que una dosis mayor era fatal. Esta planta era conocida con el nombre de *dhustura* o *unmata* en el Sánscrito y llamada *Jous-mathel*, *datora*, *tatorah* por los árabes y *dhatura*, *unmata* o *unmeta* por la India oriental. Se conocía también en Japón como *asago-elegido*. Los griegos la llamaron *nux-methal*, *neura* o *neurada* (Kilmer, 1930). En nombre genérico de *Datura* derivó de *Dhatura* o *Dutra* (India) o de *Tatorah* (árabe).

El efecto hipnótico posterior a la ingestión de casi cualquier parte de la planta de todas las especies de *Datura* se ha conocido y observado con temor. Estos efectos han sido utilizados tanto en el viejo mundo como en América en ceremonias religiosas, adivinaciones proféticas, o en predicciones de eventos futuros.

En Asia y especialmente en India, los nativos están familiarizados con las propiedades narcóticas y tóxicas de *Datura*, particularmente de *D. metel*, la cual es una especie común en la mayor parte de la India, en donde la droga obtenida se ha utilizado por criminales para aturdir a sus víctimas. Se ha reportado que en India se han utilizado infusiones preparadas con hojas de *D. stramonium* como tratamiento para la hidrofobia. En América, varias especies de *Datura* se han utilizado en rituales religiosos y ceremoniales (Cooper, 1949).

## 2. DISTRIBUCION GEOGRAFICA

Como grupo, las *daturas* herbáceas se encuentran ampliamente distribuidas. Se encuentran en Asia, Europa y América, y pueden encontrarse también en una extensión mas limitada en partes de África y Australia. Es un género principalmente de trópicos y subtropicos del Nuevo Mundo (Barclay, 1959a).

Dentro del género *Datura* se ha encontrado que la autocompatibilidad y la autoincompatibilidad no ocurren al azar, sino que conforman una característica de clasificación subgenérica. Todas las especies herbáceas (anuales o perennes) del género *Datura* son capaces de autofertilización (Santina, et al., 1950). Las flores son casmógamas y la fecundación cruzada es frecuente, en comparación con las especies arborescentes del subgénero *Brugmansia* son autoincompatibles de entrecruzamiento obligado. (Blakeslee, 1945). Las especies herbáceas de *Datura* son de vida relativamente corta y son nativas de ambientes áridos y semiáridos.

Stebbins (1950) postuló que si una planta anual no puede autofecundarse en el momento en que madura sexualmente, morirá sin dejar descendientes. Por esta razón se esperaría que la selección favorecerá la evolución de la autofertilización en plantas anuales y plantas de vida corta que viven en desiertos, regiones alpinas o árticas.

Las especies arborescentes del subgénero *Brugmansia* mantienen un gran número de características primitivas y presentan un sistema genético que requiere del entrecruzamiento obligado. Las especies herbáceas que son nativas de regiones xéricas son capaces de autofertilización.

## **5. ECOLOGIA DEL GENERO 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 "habitats abiertos". Estos habitats están relativamente libres de competencia y pueden considerarse como áreas perturbadas. Estas plantas deben ser tolerantes a una exposición intensa de luz solar, a un amplio rango de temperatura, efectos de erosión y a una naturaleza relativamente inestable del habitat (Barclay, 1959b).

Presentan también un ciclo reproductivo característicamente rápido y producción de numerosas semillas, lo cual es una ventaja también para plantas que viven frecuentemente en zonas áridas o semiáridas perturbadas. Los frutos producen gran cantidad de semillas. Con excepción de *D. ceratocaula*, la cual es semiacuática, los frutos son capsulares y dehiscen tanto regular como irregularmente, lo que ayuda a la disseminación de las semillas.

## 6. DESCRIPCION DE *D. quercifolia*, *D. kimatocarpa* y *D. Innoxia*.

### *Datura quercifolia*.

Son plantas herbáceas anuales con ramificación dicotómica, su altura puede ser hasta de 1m. Las flores son pediceladas erectas, el cáliz es pentadentado pubescente en el exterior y glabro en el interior, de 1.5-4.0 mm de longitud. La corola es blanca en su base y morada en la boca con forma de trompeta pentadentada en su superficie, el márgen de la corola entre los dientes es redondeada (ver Fig. 4). Presentan 5 estambres libres, el estilo es más corto que los estambres. El fruto es una cápsula ovalada de dehiscencia regular por 4 valvas, erecto en el pedicelo, están cubiertos con relativamente pocas espinas desiguales (Barclay, 1959b).

*D. quercifolia* se encuentra distribuida en la región de la Meseta Central de México extendiéndose hasta el sur de Texas y Arizona.

### *Datura kimatocarpa*

Es una hierba anual de ramificación dicotómica con 40 cm o más de altura. Las flores son pediceladas erectas, nacen en las axilas de las ramas. La corola tiene una apariencia de 10 ángulos (ver Fig. 5). Presenta cinco estambres libres. El fruto es una cápsula globosa, pubescente, pendiente en un pedicelo largo, la dehiscencia es irregular y esta cubierto con cerdas pubescentes. (Barclay, 1959b). Esta especie se distribuye a lo largo del Río Balsas en México.

### *Datura innoxia*

*D. innoxia* es una de las especies del género *Datura* que se encuentra distribuida más ampliamente. Es una hierba anual o perenne con ramificación dicotómica hasta de 1 m o más de altura. Las flores nacen en las axilas de las ramas, su corola es blanca en forma de trompeta terminando en un borde pentadentado (Fig. 6). La corola parece tener diez ángulos. Tiene 5 estambres libres, adheridos a la corola por más de la mitad de su longitud. El fruto presenta

dehiscencia irregular, pendiente de pedicelo. El pericarpio esta cubierto con espinas relativamente angostas rígidas hasta de 1 cm o más de longitud.

*Datura innoxia* se distribuye a lo largo de la Meseta Central de México. En su límite norte se extiende hasta la parte sur de las regiones del sur de Texas. También se encuentra en América Central y el norte de América del Sur (Baraclay, 1959b).

#### IV MÉTODOS

La selección de las tres especies de éste trabajo fueron seleccionadas en base al tamaño floral ya que es una característica muy contrastante entre las tres especies que esta relacionada con el sistema de apareamiento.

La población de *Datura kimatocarpa* fué colectadas durante 1997 en Iguala, Gro. y las de *Datura innoxia* y *Datura quercifolia* en Mapimí, Dgo. Se colectaron varios frutos de 30 individuos de una misma población de cada una de las especies, éstos se dejaron secar y posteriormente se tomó un fruto de cada individuo de la población, y se abrieron para extraer las semillas.

##### 1. GERMINACIÓN

De cada especie se seleccionaron de 30 frutos, 1 fruto de cada individuo de una misma población. Se tomaron 40 semillas de cada uno de estos frutos colectados en el campo. Las semillas fueron tratadas con un fungicida (Benlate: ingrediente activo de benomilo) y posteriormente fueron sumergidas en hipoclorito de sodio al 10% durante 10 minutos para desinfectarlas. Dado que las semillas presentan una testa muy gruesa que impide la entrada de agua y retrasa el tiempo de germinación hasta en un mes, a cada semilla se le realizó un pequeño corte a la altura del micrópilo con el fin de acelerar la hidratación y por lo tanto la germinación. Después de esto, se sometieron a remojo durante 48 horas. Las semillas se sembraron en cajas de Petri con agar al 1%. Las cajas se mantuvieron en una cámara ambiental con un promedio de 12 horas de luz al día y temperatura promedio de 25°C. Las cajas de Petri se revisaban a diario y

cuando las semillas germinaban se transplantaban a macetas con tierra y se colocaban en invernadero. Se obtuvo un porcentaje de germinación de 90% en las tres especies.

## **2. CARACTERES MORFOLÓGICOS Y HERCOGAMIA**

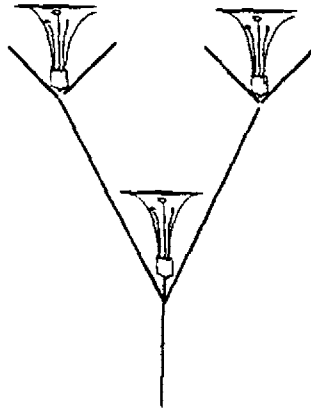
Se realizaron mediciones morfológicas en 30 individuos, en un mínimo de tres flores por individuo por especie cuando estas alcanzaron la madurez. Los caracteres morfológicos medidos fueron la longitud total de la flor, longitud del cáliz, longitud de la corola, diámetro de la corola, longitud de los estambres y longitud del gineceo (Fig. 2). Las mediciones se llevaron a cabo con un vernier digital. Se realizaron análisis de correlación entre los caracteres florales utilizando el programa JMP. Para obtener el índice de hercogamia, se calculó la diferencia entre la longitud del estilo y la longitud de las anteras. El índice de hercogamia es negativo si el estilo es más corto que la altura de las anteras, o positivo (Fig. 3) si es más largo (Robertson & Lloyd, 1991). Se determinaron las diferencias en hercogamia entre individuos de la misma especie y entre especies, así como las diferencias entre individuos de la misma especie mediante análisis de varianza para observar la variación.

Las medidas de morfología floral obtenidas se utilizaron también para analizar la correlación entre longitud de corola, androceo y gineceo.

## **3. DEPRESIÓN ENDOGÁMICA**

Para investigar las consecuencias sobre la adecuación de la endogamia vs. exogamia, se realizaron polinizaciones manuales en cada individuo en el invernadero de las semillas colectadas en el campo. Las flores se emascularon antes de la antesis y cuando el estigma era receptivo se polinizaron. La ramificación en las tres especies es dicotómica. El primer botón se eliminaba y en la siguiente ramificación se autopolinizó un fruto y otro se polinizó cruzadamente usando polen de un individuo de la especie elegido aleatoriamente. Este mismo tratamiento se realizó en la siguiente ramificación para obtener una réplica de cada tratamiento para cada individuo.





Los frutos se embolsaron para no perder semillas y una vez maduros se recolectaron y dejaron secar. Se contaron las semillas de cada fruto para obtener el "seed-set" (i.e. número de semillas por fruto) de cada réplica y se contaron también los abortos en cada caso; de esta manera se obtuvieron dos tratamientos por planta en un mínimo de 30 individuos por especie.

El coeficiente de depresión endogámica se obtuvo aplicando la fórmula  $1-(W_i/W_o)$  donde  $W_i$  es la adecuación relativa promedio de las progenies derivadas de autofertilización y  $W_o$  es la adecuación relativa promedio de las progenies derivadas de entrecruzamiento, se utilizó el seed-set como indicador de la adecuación relativa. Los análisis estadísticos se realizaron usando ANOVA mixtos de 2 vías siendo el sistema de cruce el efecto fijo y el individuo y la interacción sistema de cruce-individuo los efectos aleatorios (Núñez-Farfán et al, 1996). Se realizaron también comparaciones con los valores obtenidos entre las diferentes especies estudiadas. Las diferencias en la producción de semillas entre los diferentes sistemas de cruce se analizaron con el mismo tipo de ANOVA.

#### **4. ASIGNACIÓN DE RECURSOS**

Se determinó la inversión de recursos en la función masculina y femenina utilizando el peso seco de la biomasa. Se seleccionaron al menos 3 flores de cada individuo de las tres diferentes especies estudiadas, antes de la apertura floral (antes de la apertura floral) se cortaron las flores y se separaron en sus diferentes componentes: pétalos (corla), sépalos (cáliz), anteras y filamento (androceo), y ovario y estilo (gineceo), se envolvieron en papel aluminio y se colocaron en una

estufa a una temperatura de 60°C por un mínimo de 48 horas. Posteriormente se pesaron las diferentes partes de cada planta. Se calculó el peso seco de cada flor para poder calcular el porcentaje asignado a cada componente floral. Para el análisis estadístico se utilizó un ANOVA de una vía. Se evaluó la variación intraespecífica y interespecífica utilizando el promedio de los datos por individuo. Se analizó la asignación a la función masculina utilizando el peso seco del androceo y de la función femenina por medio del peso seco del gineceo.

Se utilizó el peso seco de las estructuras reproductivas como medida de asignación porque es sencillo de obtener y es equivalente a los que se obtiene con calorimetría (Hickman & Pitelka 1975; Evenson 1983). El análisis estadístico se hizo con ANOVA. Previo a los análisis los pesos secos se transformaron a logaritmos (base<sup>10</sup>) para corregir la homoscedasticidad y los porcentajes a (arcoseno  $\sqrt{\text{proporción}}$ ) para corregir la normalidad (Sokal & Rohlf, 1995).

## V RESULTADOS

### 1. MORFOLOGIA FLORAL Y HERCOGAMIA

#### 1.1. Variación intraespecífica

Para estimar la variación intraespecífica en los caracteres morfológicos en las tres especies y obtener así una comparación entre individuos y la varianza está dada por las flores de cada individuo se utilizó un ANOVA de una vía con SC tipo III. En los únicos caracteres en donde no se encontró variabilidad intraespecífica significativa es en la hercogamia en *D. quercifolia* ( $P=0.0579$ ) (Fig. 7) y en la corola en *D. innoxia* ( $P=0.4959$ ) (Fig. 9), mientras que en todos los demás caracteres morfológicos si se encontraron diferencias significativas ( $P=0.0001$ ) (Figs. 7, 8 y 9).

#### 1.2. Variación interespecífica.

De las tres especies estudiadas, la flor más grande se presenta en *D. innoxia*, como la longitud total, ( $X=170.070$  mm, E.S.=2.227). *D. kimatocarpa* presenta un tamaño intermedio ( $X=68.828$  mm, E.S.= 0.349). Las flores más pequeñas ( $X=46.776$  mm, E.S.= 0.515) se encuentran en *D. quercifolia*. El mismo orden se observa en cuanto a la longitud de la corola, *D. innoxia* ( $X=84.556$  mm, E.S.= 1.045), *D. kimatocarpa* ( $X=37.367$  mm, E.S.= 0.595) y *D.*

*quercifolia* ( $X=26.750$  mm, E.S.= 0.987) (Fig. 10 a, b y c). Los valores obtenidos para los caracteres morfológicos se presentan en la Tabla 3.

El mayor grado de hercogamia se observa en *D. kimatocarpa* (Fig. 12). En esta especie la hercogamia es negativa en todos los individuos (Fig. 8 a y b). En los estambres se encuentra un valor promedio de 53.274 mm y en el gineceo 45.380 mm, por lo que el valor promedio de la hercogamia para esta especie es de  $-8.032$  mm. El valor negativo indica que el gineceo se encuentra por debajo de los estambres. En *D. quercifolia* se observa también un valor negativo con un valor promedio de  $-2.730$  mm (Fig. 7). El menor valor promedio de hercogamia se encuentra en *D. innoxia* 0.780 mm, sin embargo en ésta especie, la posición de estambres y gineceo varía encontrándose valores tanto negativos como positivos (Fig. 9). El valor promedio absoluto de la hercogamia es de 93.179mm ( $P=0.013$ , E.S.=0.3788). El valor promedio del morfo pin (hercogamia positiva), es de 92.15mm ( $P=0.1515$ , E.S.= 1.472), y el valor promedio del morfo thrum (hercogamia negativa) es de  $-98.09$ mm ( $P=0.0522$ , E.S.=1.040) (Fig. 9 a, b).

### 1.3. Correlaciones morfológicas

Las correlaciones indican en general el grado en que dos caracteres covarían de forma simultánea. La razón para explorarlas es la de observar si existe alguna correlación entre los caracteres que son importantes para la reproducción. En el caso de los caracteres florales medidos en las tres especies de *Datura*, se obtuvieron en general correlaciones positivas, y en pocos casos se obtuvieron correlaciones negativas.

En la mayoría de las correlaciones en *D. quercifolia* (Tabla 5-A) se observan valores positivos y significativos los únicos valores negativos ocurrieron en las correlaciones de la hercogamia con la longitud, de la corola y el androceo. Para *D. kimatocarpa* se encontraron correlaciones positivas significativas entre todos los caracteres a excepción de la correlación entre la hercogamia y la longitud total de la flor, cáliz, corola, diámetro de la corola, androceo y gineceo (Tabla 5-B). En la Tabla 5-C se observa que en *D. innoxia*, al igual que en *D. kimatocarpa* no se encontraron correlaciones significativas entre la hercogamia y los caracteres medidos, tampoco existe correlación significativa entre la corola, el cáliz y el androceo. Entre los demás caracteres sí se observaron correlaciones positivas significativas.

Para poder evaluar la relación de la hercogamia con el tamaño total de la flor en las tres especies de *Datura* se realizó un ANCOVA usando como covariable la longitud total de la flor y como variable dependiente la hercogamia. La longitud total de la flor se consideró un estimador del tamaño. En las Tablas 5 A, B y C se observa que el resultado obtenido en las tres especies de *Datura* indican que no se encontraron diferencias significativas, por lo que se puede concluir que para estas tres especies, la hercogamia es independiente del tamaño de la flor.

## 2. DEPRESION ENDOGÁMICA

Los resultados obtenidos de las polinizaciones manuales se resumen en las Tablas 6-A, B y C. Se encontraron diferencias significativas ( $P=.0001$ ) en el número de semillas producidas por ambos tratamientos en *D. quercifolia* y *D. innoxia*. En la primera especie se encontró un mayor número promedio de semillas en el tratamiento de autofecundación ( $X= 132.05$ , E.S.= 4.63) que en el de entrecruzamiento ( $X= 77.30$ , E.S.= 4.61). En la segunda especie el mayor número se encontró en el tratamiento de entrecruzamiento ( $X =175.07$ , E.S.=6.11) vs ( $X=116.50$ , E.S.=7.23). En *D. kimatocarpa* no se encontró diferencia significativa entre ambos tratamientos ( $P= 0.7903$ ). El valor que se observa en el tratamiento de autofecundación es de  $X=55.17$ , E.S.=1.86 y entrecruzamiento  $X= 55.87$ , E.S.= 1.86 (Fig. 14).

En *D. quercifolia* se encontró una diferencia significativa ( $P=.0001$ ) entre los tratamientos en el número de abortos  $X=24.33$ , E.S.=3.23 en frutos de autofecundación y  $X=72.90$ , E.S.=3.23 en los de entrecruzamiento. Esta misma diferencia ( $P=.0001$ ) se encontró también en *D. innoxia*, encontrándose menor número de abortos en el tratamiento de entrecruzamiento ( $X=6.27$ , E.S.=6.90) que en el de autofecundación ( $X=54.60$ , E.S.= 4.32). En *D. kimatocarpa*, al igual que en el número de semillas, no se encontró diferencia significativa en el número de abortos en ambos tratamientos (Fig.15 ).

Se calculó el número de óvulos en cada fruto sumando el número de semillas con el número de abortos. No se encontraron diferencias significativas en el número de óvulos entre los tratamientos (Fig. 15 ).

Utilizando el número de semillas (seed-set) de ambos tratamientos se calculó la depresión endogámica ( $1-W_o/W_s$  ). Los resultados promedio de depresión endogámica ( $\delta$ ) para cada una

de las especies se muestran en la Tabla 7. No se encontraron diferencias significativas en ninguna especie. Los valores promedios de depresión endogámica estimados fueron, para *D. innoxia* de  $\delta=0.269$  ( $P=0.0003$ , E.S.= 0.207), *D. quercifolia*.  $\delta =-0.551$  ( $P= 0.5659$ , E.S.= 0.512) y *D. kimatocarpa*  $\delta=-0.004$ , ( $P= 0.1361$ , E.S= 0.136) (Fig.16).

### 3. ASIGNACION DE RECURSOS

#### 3.1. Variación intraespecífica

En casi todas las estructuras se encontraron diferencias significativas. En *D. quercifolia* no se observan diferencias significativas en el cáliz (Fig. 17). En *D. kimatocarpa*, en el cáliz y las anteras no se encontraron diferencias significativas (Fig.18) y en *D. innoxia*, se presentan diferencias significativas en todos los componentes de asignación sexual considerados (Fig. 19).

#### 3.2. Variación interespecífica

En *D. quercifolia*, que es la especie con la flor de menor tamaño, la estructura reproductiva a la cual se asigna mayor porcentaje es la corola (37.59%), al gineceo se asigna un porcentaje muy cercano al anterior (33.20%). Al cáliz se asigna 14.88% y la estructura que tiene menor asignación es el androceo (12.89%). *D. kimatocarpa* que es la especie que presenta un tamaño intermedio de flor entre las tres especies asigna su mayor porcentaje a la corola (55.60%) y al gineceo 21.03%. Las estructuras reproductoras con menor asignación son el cáliz (14.141%) y por último el androceo (9.22%). *D. innoxia* que presenta la flor más grande, asigna un 65.96% a la corola, 13.66% al cáliz, 11.86% al androceo y la menor asignación es para el gineceo (8.53%) (Fig.20 , Tablas 9 y 10).

Utilizando los datos de las tres especies estudiadas en este trabajo y los obtenidos por Zamudio (no publicados) de otras cuatro especies de *Datura* (*D. ferox*, *D. discolor*, *D. stramonium* y *D. pruinosa*) se estimó la correlación de los caracteres considerados en la asignación sexual y la depresión endogámica. Se encontró una relación lineal positiva entre la asignación a la corola (Fig. 21b) y al androceo (Fig. 22a) con la depresión endogámica. Se encontró una correlación negativa significativa entre la asignación a gineceo y la depresión endogámica ( $P= 0.0348$ ), (Fig. 22b). No se encontró ninguna relación entre el cáliz y la depresión endogámica ( $P= 0.8643$ ), (Fig. 21a).

## VI DISCUSIÓN

### 1. CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS

En el único carácter morfológico medido que no se encontró diferencia significativa entre los individuos de *D. innoxia* fue la corola. De las tres especies de *Datura* consideradas, ésta es la especie de flor más grande con una longitud promedio de 170 mm. El no presentar diferencia en éste carácter puede sugerir que el tamaño de la corola es un componente reproductivo importante y es constante en la especie. Las correlaciones significativas en la morfología significan que son caracteres alométricos. El cáliz no presenta correlación significativa con la corola en *D. quercifolia* ni en *D. innoxia*, lo cual puede deberse a que el cáliz no tiene relación con la función de la corola de atracción a polinizadores. La mayor correlación en las tres especies se observa entre la longitud de los estambres y la longitud del gineceo siendo una correlación positiva, lo cual señala que la hercogamia es independiente del tamaño de ambos órganos sexuales.

### 2. HERCOGAMIA

La hercogamia es una característica que influencia la frecuencia de autopolinización. Tradicionalmente la hercogamia se ha considerado como un mecanismo para evitar la autofecundación, sin embargo ésta favorece el entrecruzamiento pero no evita la autopolinización. Breese (1959) encontró que los cambios en la posición relativa del estigma y de las anteras en *Nicotiana rustica* alteran la tasa de entrecruzamiento; también se han observado correlaciones entre la hercogamia y la tasa de entrecruzamiento entre especies de *Mimulus* (Ritland y Ritland, 1989), en *Ipomoea* (Ennos, 1981), y entre poblaciones de *Eichornia paniculata* (Barret y Husband, 1990). Dentro de las especies de *Datura* trabajadas, *D. quercifolia* y *D. kimatocarpa* presentan siempre hercogamia negativa, lo que significa que la longitud del gineceo es siempre menor que la de los estambres. Este tipo de hercogamia no impide la autofecundación, ya que sí es posible el contacto del polen y el estigma. De estas dos especies, *D. kimatocarpa* presenta un valor mayor de hercogamia (-8.03mm). En la variación intraespecífica del valor de la hercogamia en *D. quercifolia* no se detectaron diferencias individuales significativas, por lo tanto en esta especie no sólo la posición de gineceo con

respecto a los estambres y la distancia entre éstos son características que presentan muy poca variación, lo cual puede sugerir que es una característica que ha sido favorecida por la selección. En *D. innoxia*, a diferencia de las dos especies anteriores, la posición del gineceo con respecto a los estambres varía presentando tanto hercogamia positiva como negativa. Si consideramos el promedio del valor absoluto de hercogamia en esta especie, éste es el más grande encontrado en las especies trabajadas presentando diferencias significativas.

La hercogamia en *D. innoxia* no es una característica constante, sino que tiene una gran variación entre la especie. Se encontraron indistintamente flores con hercogamia positiva y negativa en el mismo individuo y en total de 107 flores, 49 mostraron un valor positivo y 58 negativo.

En *D. quercifolia* se encontró una correlación negativa significativa entre la hercogamia y la longitud de la flor, el tamaño de la corola y el androceo. Esta correlación con la longitud total de la flor se traduce en que las flores pequeñas presentan valores de hercogamia mayores. Las características morfológicas de esta especie, comparadas con las de otras especies del género *Datura* nos permiten caracterizar a *D. quercifolia* como una especie autógama, sin embargo se observa que flores más pequeñas tienen más hercogamia lo cual nos indica que es posible que la hercogamia negativa no sea un mecanismo que evite la autofecundación, sino que puede tratarse de una especie que lleve a cabo una autofecundación previa o facilitada (Lloyd, 1979). En estos casos, la dehiscencia de las anteras y la receptividad de los estigmas ocurre antes de la antesis, y las dos superficies de polinización se encuentran en posición y orientación de tal manera que existe contacto entre ellas antes de abrir. La hercogamia en esta especie está determinada por la longitud de los estambres.

A diferencia de *D. quercifolia*, en *D. kimatocarpa* y *D. innoxia* la hercogamia no está correlacionada con el tamaño total de la flor y en ambas existe una correlación positiva significativa entre la hercogamia y el gineceo, por lo que la hercogamia está determinada por la longitud del gineceo y no por la de los estambres. En *D. kimatocarpa*, como se mencionó anteriormente, la hercogamia es siempre negativa y puede no evitar la autofecundación, esto podría sugerir la posibilidad de que se lleve cabo una autogamia retardada, en la cual el movimiento de partes de la flor al final de la antesis permite el contacto entre polen. Así, la fertilización de óvulos que no se entrecruzaron previamente puede llevarse a cabo (Lloyd, 1979). La hercogamia que se presenta en *D. innoxia*, al ser tanto positiva como negativa y variar mucho

el valor de ésta (desde flores que presentan valores de +130mm y -140mm hasta valores cercanos al cero), no es una característica que pueda usarse para caracterizar su sistema de apareamiento.

### 3. *DEPRESIÓN ENDOGÁMICA*

Con los valores de la depresión endogámica se puede caracterizar a *D. innoxia* como una especie de entrecruzamiento, *D. kimatocarpa* con un sistema mixto y *D. quercifolia* como una especie de autofecundación.

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 Zamudio (sin publicar) de cuatro especies de *Datura* y los de las tres especies consideradas en este trabajo, se observa una correlación lineal positiva entre la asignación de recursos a la corola y androceo, con la depresión endogámica (ver Fig. 21b, y 22a); por el contrario, en las especies de flor pequeña se observa una relación negativa entre la asignación a gineceo y la depresión endogámica (ver Fig. 22b). Estos resultados apoyan los modelos que predicen que una mayor asignación a la función femenina con relación al grado de autogamia (Charlesworth & Charlesworth, 1981; Charnov, 1982; Williams, 1975).

En un estudio realizado por Husband y Schemske (1996) se encontró una correlación negativa entre la depresión endogámica acumulada y la tasa de endogamia. La depresión endogámica en especies de entrecruzamiento excede en un 43% a la de las especies de autofecundación. Esta correlación se ha encontrado intragenéricamente en *Clarkia* (Holstford & Ellstrand, 1990), *Eichhornia* (Toppings, 1989), *Epilobium* (Parker, Nakamura & Schemske, datos sin publicar) y *Lupinus* (Karoly, 1991).

El estadio del ciclo de vida en el que se estimó la depresión endogámica fue en 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. Los resultados obtenidos son consistentes con la hipótesis de que las especies autógamas presentan una depresión endogámica menor que las especies alógamas. El valor de depresión más alto se encontró en la especie que presenta flores de mayor tamaño (*D. innoxia*), la especie con flores de tamaño intermedio (*D. kimatocarpa*) no presentó depresión endogámica, y la especie de flor pequeña (*D. quercifolia*) presentó un valor negativo



de depresión. El valor negativo de  $\delta$  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; Hogenboom, 1975; Vickery, 1978; Banyard & James, 1979). En estos casos, el mecanismo "genético" de la depresión exogámica ocurriría por la ruptura de combinaciones de genes coadaptados, el mecanismo "genético" de la depresión exogámica (Waser & Price, 1989; Shields, 1982). Esta depresión también puede ocurrir dentro de poblaciones (Coles & Fowler, 1976; Lertzman, 1981; Waser & Price, 1983; Svenson, 1988). En este caso, la causa parece ser la ruptura de adaptaciones a ambientes locales, que 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 alta adaptación locales, y ocurre en varias especies de plantas (Hickey & McNeilly, 1975; Turkington & Harper, 1979; Schemske, 1984; Waser & Price, 1985). Una explicación diferente dentro de poblaciones continuas es la coadaptación intragenómica en ausencia de selección espacial, y constituir un "mecanismo genético puro". Esta requiere que la deriva génica sea suficiente fuerte 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 llevar al desarrollo 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) (Müller, 1883; Batson, 1978; Templeton, 1986; Price & Waser, 1979), 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 distancia intermedia de entrecruzamiento óptimo (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. quercifolia* presenta un sistema de cruza de autofecundación.

La diferencia en el número de semillas maduras entre los frutos derivados de entrecruzamiento y autofertilización no se debió a diferencias en el número de óvulos, ya que no se detectaron diferencias significativas entre los frutos de ambos tratamientos en las tres especies

Los datos obtenidos son el resultado de trabajo en invernadero, y presenta la ventaja de que las condiciones son homogéneas para todos los individuos. No obstante, para ampliar los resultados sería conveniente realizar el mismo estudio en ambientes naturales (o controlados

variando factores del ambiente) para poder considerar temperatura, luz, humedad, edad de la flor, polinizadores, etc. ya que el ambiente tiene influencia muy fuerte en caracteres de expresión floral y vegetativa (Elle, 1999). La asignación sexual no siempre esta controlada 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, 1977; Freeman et al., 1981; Lloyd & Bawa, 1984). Por ello, existen aspectos que serían interesantes contemplar en estudios futuros como es la plasticidad fenotípica de la expresión sexual, y sus implicaciones sobre la 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 (Holsinger, 1999).

Finalmente, es necesario tener en cuenta que los resultados de depresión endogámica se obtuvieron únicamente en una generación y sólo en el seed-set, por lo que para generalizar los resultados, sería necesario considerar mas generaciones e incluir otros estadios del ciclo de vida y comparar la expresión de la depresión endogámica entre especies.

#### **4. ASIGNACIÓN DE RECURSOS**

La presencia de diferencias en la proporción polen-óvulos en especies de entrecruzamiento, de entrecruzamiento facultativo (sistema mixto) y de autofecundación (Cruden, 1977) aunada con las diferencias paralelas en el tamaño floral (Ornduff, 1969), sugieren grandes diferencias en la asignación de recursos a las partes florales entre plantas con diferentes sistemas de apareamiento. Los resultados de la asignación de biomasa fueron consistentes con observaciones repetidas de Ornduff (1969) y resultados obtenidos por Cruden y Lyon (1985) quienes utilizaron el peso seco para observar diferencias en asignación a estructuras reproductivas en especies con diferentes sistemas de apareamiento. *D. quercifolia*, que es la especie con menor tamaño floral, presentó casi tres veces más asignación a la función femenina (gineceo), que a la función masculina. De la misma forma, al igual que la anterior, *D. kimatocarpa*, con una flor de tamaño intermedio, presenta mayor asignación a la función femenina que a la masculina, pero en menor

proporción. Finalmente, *D. innoxia*, especie de flor grande asigna 1.4 veces más a la función masculina. En *Hibiscus trionum* que es una especie autógama, Lovett Doust & Cavers (1982) encontraron que asigna el doble de recursos a la función femenina, mientras que *Trillium grandiflorum*, *Erythronium albidum* y *Lilium superbum* aún cuando asignan más a la función femenina, pero lo hacen en menor proporción por lo que proponen que estas especies presentan un sistema de apareamiento mixto. Cruden & Lyon (1985) encontraron que todas las partes florales de especies de entrecruzamiento y entrecruzamiento facultativo (sistema mixto) tienen mayor peso que las autógamas, y las estructuras florales de las especies de entrecruzamiento son más pesadas que las de sistemas mixtos. La asignación a la corola (estructura atractiva) es mayor en *D. innoxia* y en orden decreciente en *D. kimatocarpa* y *D. quercifolia*. La asignación al cáliz, el cual se considera por algunos autores como estructura atractiva (Charlesworth & Charlesworth, 1987; Lloyd, 1987) fue muy similar en las tres especies y no se observa correlación entre esta estructura y la depresión endogámica. Los resultados obtenidos de la asignación de biomasa a estructuras reproductivas sugieren que *D. quercifolia* presenta un sistema de apareamiento de autofecundación, *D. kimatocarpa* un sistema mixto y *D. innoxia* de entrecruzamiento. En los resultados obtenidos por Zamudio (sin publicar) de cuatro 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. discolor* que presenta flor grande asigna más a la función masculina que a la femenina; de igual manera, pero en menor proporción, *D. stramonium* con un sistema de cruce mixto asigna más a la función masculina (Moten & Antonovics, 1992; Cuevas, 1996). Finalmente, *D. pruinosa* y *D. ferox*, especies de flor pequeña, la asignación es mayor a la función femenina.

## VII CONCLUSIONES

Las especies de entrecruzamiento presentan ciertas características en su diseño floral como un tamaño grande en la flor, y debido a que la hercogamia se postula como un mecanismo que favorece el entrecruzamiento, estas especies presentan niveles altos de hercogamia. Basado en estas características, de las tres especies de *Datura* estudiadas, *D. innoxia* es la especie que presenta un mayor tamaño floral, valor de hercogamia grande, depresión endogámica y mayor asignación de recursos a la función masculina, todas estas características nos sugieren que se trata de una flor alógama. *D. kimatocarpa* con un tamaño intermedio entre las especies estudiadas, al igual que el nivel de hercogamia, no presenta depresión endogámica y con la asignación al gineceo se podría caracterizar como una especie con un sistema mixto. En *D. quercifolia* se observa el menor tamaño así como el menor nivel de hercogamia, depresión exogámica y mayor asignación a la función femenina, por lo que se puede suponer que se trata de una especie autógena. Es necesario, para poder caracterizar con precisión el sistema de apareamiento de estas especies obtener estimaciones genéticas.

La evolución del sistema de apareamiento está influenciado por la selección que actúa sobre la cantidad y calidad de la descendencia. En general, se piensa que los efectos nocivos de la depresión endogámica que se observan en la descendencia producto de autofecundación son la fuerza principal detrás de la evolución de mecanismos de entrecruzamiento. La asignación de recursos a estructuras reproductoras apoya la hipótesis de Charnov & Wyatt (1988) de que la evolución de la autofecundación es seguida típicamente por adaptaciones secundarias de autogamia incluyendo tasas bajas de atributos sexuales y de recompensa. Los resultados de la asignación de recursos obtenidos corroboran la caracterización hecha de los sistemas de apareamiento en las tres especies de *Datura*.

El análisis dentro del género *Datura* nos permite eliminar sesgos producidos por la historia evolutiva (filogenia), ya que las especies trabajadas se agrupan en distintos clados independientemente de la longitud de la corola (ver Fig. 23).

Tabla 3. Valores promedio de los caracteres medidos en todas las flores de las tres especies de *Datura*  $\pm$  E.S.

Caracteres morfológicos	<i>D. innoxia</i>	<i>D.kimatocarpa</i>	<i>D.quercifolia</i>
longitud total (mm)	170.07 $\pm$ 2.2	68.828 $\pm$ .35	46.776 $\pm$ .52
corola (mm)	84.556 $\pm$ 1.0	37.367 $\pm$ .59	26.751 $\pm$ .98
cáliz (mm)	85.367 $\pm$ .72	31.46 $\pm$ .41	20.027 $\pm$ .68
diámetro corola (mm)	78.409 $\pm$ .62	36.996 $\pm$ .35	16.147 $\pm$ .58
estambres (mm)	156.665 $\pm$ .87	53.274 $\pm$ .49	34.222 $\pm$ .82
pistilo (mm)	157.445 $\pm$ .99	45.8 $\pm$ .57	31.489 $\pm$ .94
N	106	327	119

Tabla 4. Nivel promedio de hercogamia (mm), calculado de la diferencia entre estilo y androceo. El valor negativo indica la mayor longitud de los estambres con relación al pistilo. La hercogamia en *D. innoxia* ( \* ) se calculó utilizando los valores absolutos.

Especie	hercogamia	E.S.	N
<i>D. quercifolia</i> (mm)	-2.7327	0.5237	119
<i>D. kimatocarpa</i> (mm)	-8.033	0.3159	327
<i>D. innoxia</i> (mm)	0.7802	0.5548	106
<i>D. innoxia</i> (mm) *	97.080 *	0.5548	106

Tabla 5-A. Correlaciones morfológicas de las medias de individuos en los distintos caracteres considerados en *Datura quercifolia*. Los valores que en negritas presentan valores significativos ( $P < 0.05$ ).

Variable	longitud	cáliz	corola	diámetro	androceo	gineceo	hercogamia
longitud	1						
cáliz	0.3562	1					
corola	<b>0.8271.</b>	-0.2305	1				
diámetro	<b>0.4531.</b>	<b>0.4019.</b>	0.2297	1			
androceo	<b>0.8785.</b>	<b>0.4796.</b>	<b>0.628.</b>	<b>0.3641.</b>	1		
gineceo	<b>0.7781.</b>	<b>0.483.</b>	<b>0.5221.</b>	<b>0.3882.</b>	<b>0.9349.</b>	1	
hercogamia	-0.6722	0.2439	<b>-0.5527.</b>	-0.1396	<b>-0.6611.</b>	-0.3518	1

Tabla 5-B. Correlaciones morfológicas de las medias de individuos en los distintos caracteres considerados en *Datura kimatocarpa*. Los valores que en negritas presentan valores significativos ( $P < 0.05$ ).

Variable	longitud	cáliz	corola	diámetro	androceo	gineceo	hercogamia
longitud	1						
cáliz	<b>0.7558.</b>	1					
corola	<b>0.8989.</b>	<b>0.3925.</b>	1				
diámetro	<b>0.8179.</b>	<b>0.6157.</b>	<b>0.7369.</b>	1			
androceo	<b>0.8852.</b>	<b>0.7308.</b>	<b>0.7544.</b>	<b>0.686.</b>	1		
gineceo	<b>0.8107.</b>	<b>0.7281.</b>	<b>0.6515.</b>	<b>0.6027.</b>	<b>0.8922.</b>	1	
hercogamia	0.0934	0.2115	-0.0103	0.254	0.0466	<b>0.4892.</b>	1

Tabla 5-C. Correlaciones morfológicas de las medias de individuos en los distintos caracteres considerados en *Datura innoxia*. Los valores que en negritas presentan valores significativos ( $P < 0.05$ ).

Variable	longitud	cáliz	corola	diámetro	androceo	gineceo	hercogamia
longitud	1						
cáliz	<b>0.7148 .</b>	1					
corola	<b>0.7517.</b>	0.077	1				
diámetro	<b>0.7832.</b>	<b>0.6736.</b>	<b>0.4761.</b>	1			
androceo	<b>0.6819.</b>	<b>0.6773.</b>	0.3344	<b>0.6732.</b>	1		
gineceo	<b>0.6367.</b>	<b>0.5749.</b>	<b>0.3703.</b>	<b>0.5599.</b>	<b>0.905.</b>	1	
hercogamia	0.0578	-0.0785	0.1655	-0.1062	0.0165	<b>0.4402.</b>	1

Tabla 6-A. Número promedio de semillas, abortos y óvulos obtenidos en los tratamientos de polinización manual de autofecundación y entrecruzamiento en *D. quercifolia* ± E.S. (N=60, 30 individuos)

<i>D. quercifolia</i>	Autofecundación	Entrecruzamiento	P
Semillas	132.05±4.60	77.3±4.60	0.0001
Abortos	24.33±3.23	72.9±3.23	0.0001
Ovulos	156.38±4.75	150.2±4.75	0.2105

Tabla 6-B. Número promedio de semillas, abortos y óvulos obtenidos en los tratamientos de polinización manual de autofecundación y entrecruzamiento en *D. kimatocarpa* ± E.S. (N=60, 30 individuos)

<i>D. kimatocarpa</i>	Autofecundación	Entrecruzamiento	P
Semillas	55.167±1.86	55.87±1.86	0.7903
Abortos	8.897±1.46	7.568±1.07	0.5303
Ovulos	60.883±1.83	60.55±1.83	0.949

Tabla 6-C. Número promedio de semillas, abortos y óvulos obtenidos en los tratamientos de polinización manual de autofecundación y entrecruzamiento en *D. inoxia* ± E.S.

<i>D. inoxia</i>	Autofecundación	Entrecruzamiento	P
Semillas	116.5±7.23	175.07±6.1	0.0001
Abortos	54.6±4.31	6.267±.69	0.0001
Ovulos	171.1±5.54	171.33±5.75	0.0938

Tabla 7. Valores obtenidos de depresión endogámica para las tres especies de *Datura* estimados por medio de la fórmula  $1 - W_o / W_s$  tomando el seed - set como indicador de la adecuación. De acuerdo con la prueba Bonferroni/Dun, con un nivel de significancia de 0.05 si existen diferencias significativas en todas las especies ( $P=0.001$ ).

Especie	&	N	P	E.S.
<i>D. quercifolia</i>	-0.551	44	0.9953	0.050
<i>D.kimatocarpa</i>	-0.004	60	0.1840	0.027
<i>D.innoxia</i>	0.269	60	0.5220	0.050

Tabla 9. Asignación proporcional de biomasa en porcentaje de peso seco para estructuras reproductivas.

Especie	N	% cáliz	% corola	% gineceo	% androceo
<i>D. quercifolia</i>	98	14.882	37.585	33.202	12.889
<i>D.kimatocarpa</i>	232	14.141	55.603	21.034	9.222
<i>D. innoxia</i>	91	13.657	65.958	8.525	11.86

Tabla 10. Valores promedio de biomasa en peso seco en mg para estructuras reproductivas en tres especies de *Datura*  $\pm$  E.S.

Especie	N	cáliz	corola	gineceo	androceo
<i>D. quercifolia</i>	98	3.28 $\pm$ .25	8.09 $\pm$ .26	7.1 $\pm$ .20	2.69 $\pm$ .06
<i>D.kimatocarpa</i>	232	8.33 $\pm$ .14	32.8 $\pm$ .39	12.3 $\pm$ .20	5.38 $\pm$ .07
<i>D. innoxia</i>	91	45.6 $\pm$ 1.43	218.7 $\pm$ 4.7	27.74 $\pm$ 1.19	37.8 $\pm$ .79



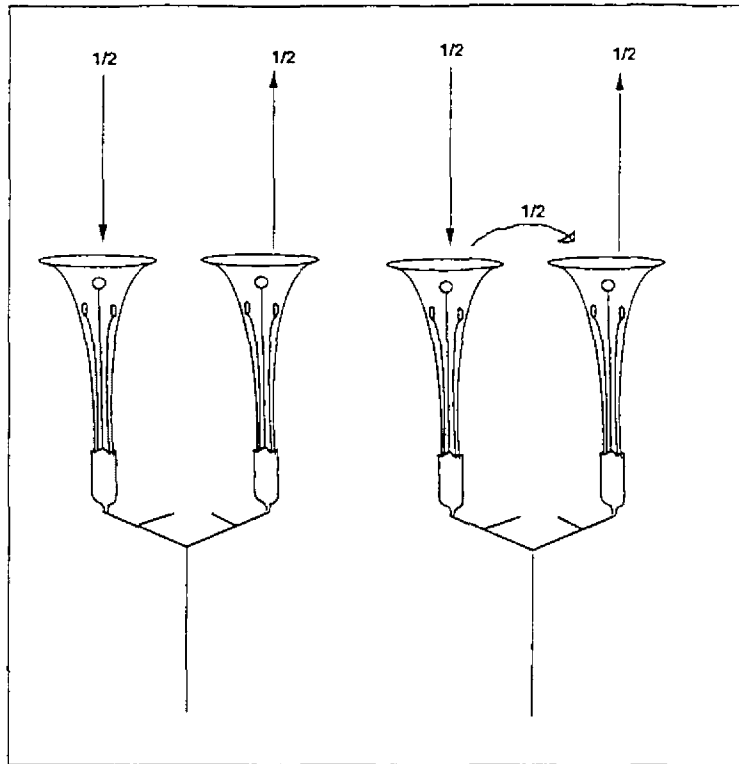


Fig. 1 Modelo de la ventaja automática de Fisher

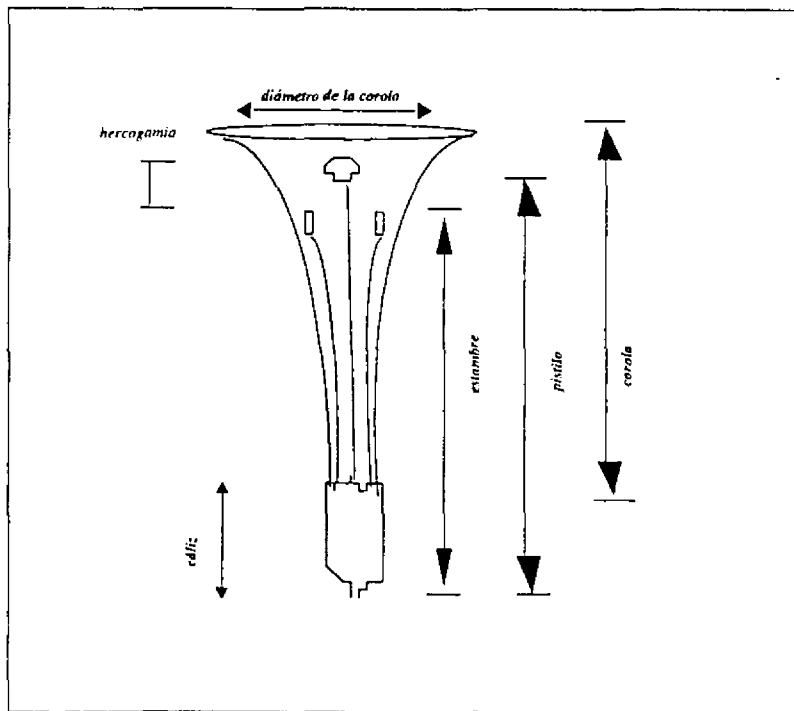


Fig. 2 Caracteres medidos para la morfología floral.

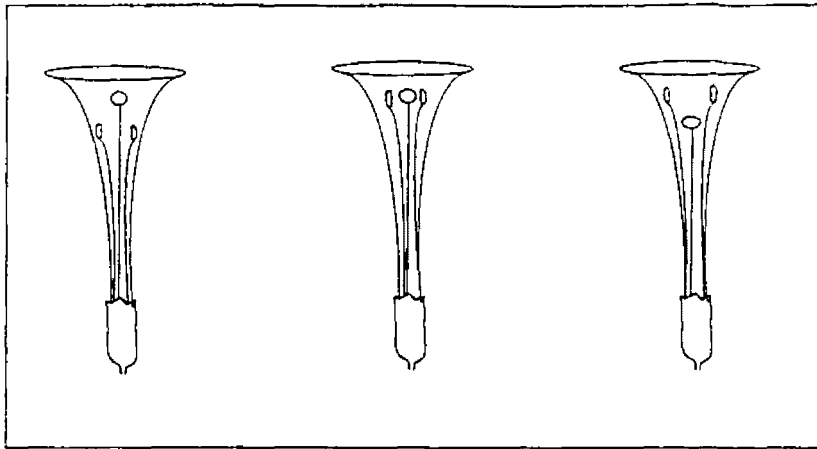


Fig. 3 Niveles de hercogamia descritos por Webb y Loyd 1986.



Fig. 4. *Datura quercifolia*.



Fig. 5. *Datura kimatocarpa*.

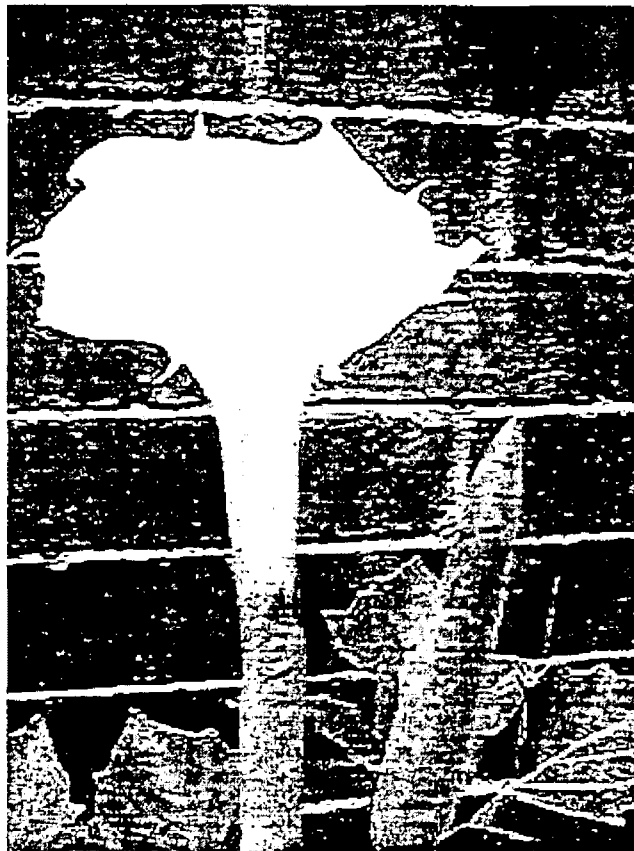


Fig. 6. *Datura innoxia*.

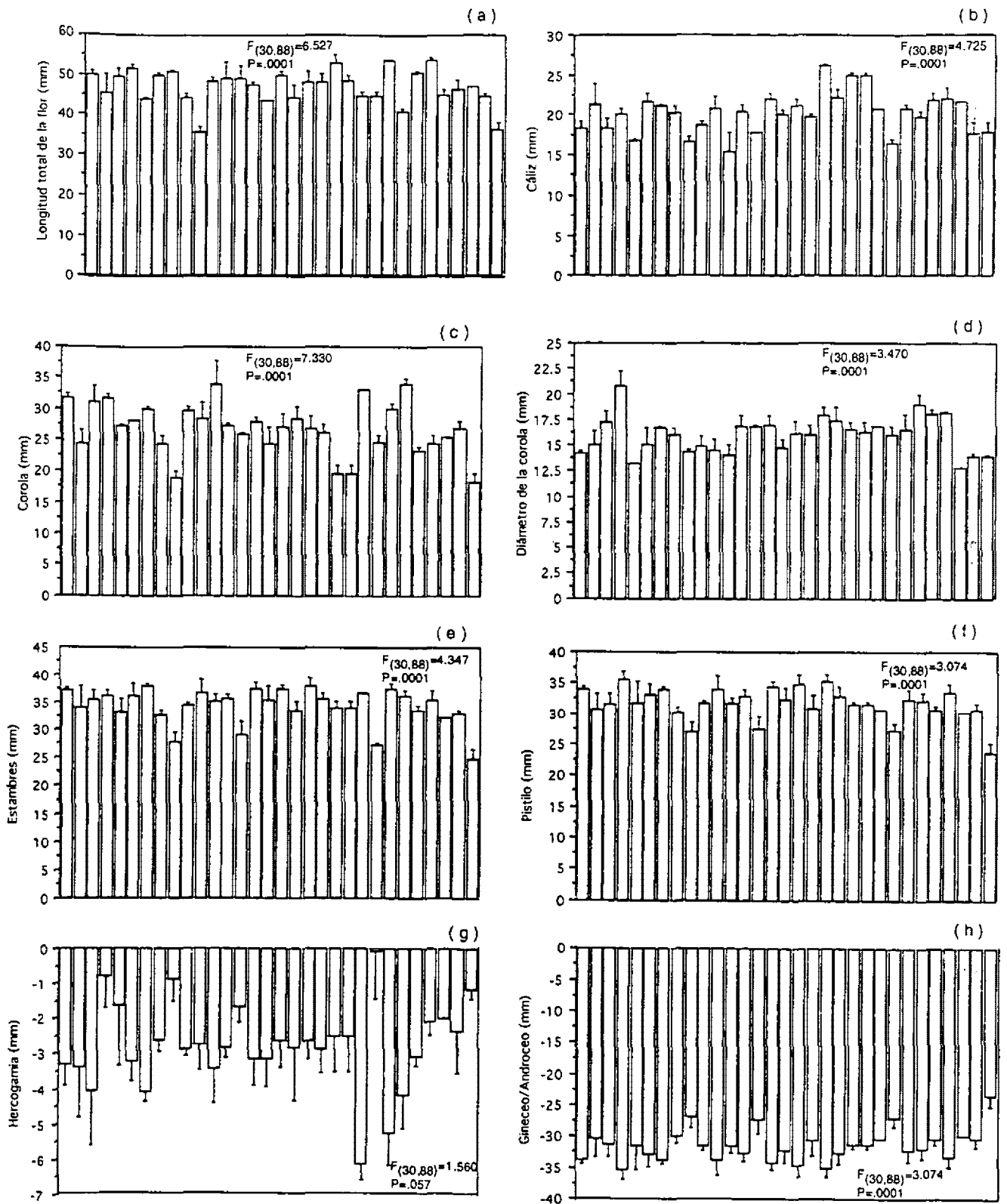


Fig. 7. Las figs. ( a - e ) indican la variación intraespecífica entre los individuos en *D. quercifolia* en los caracteres considerados. La figura ( g ) muestra la hercogamia obtenida de la diferencia entre estilo y androceo. La figura ( h ) muestra la proporción entre estilo y androceo. N = 119 (31 individuos) . Las barras son el error estandar.

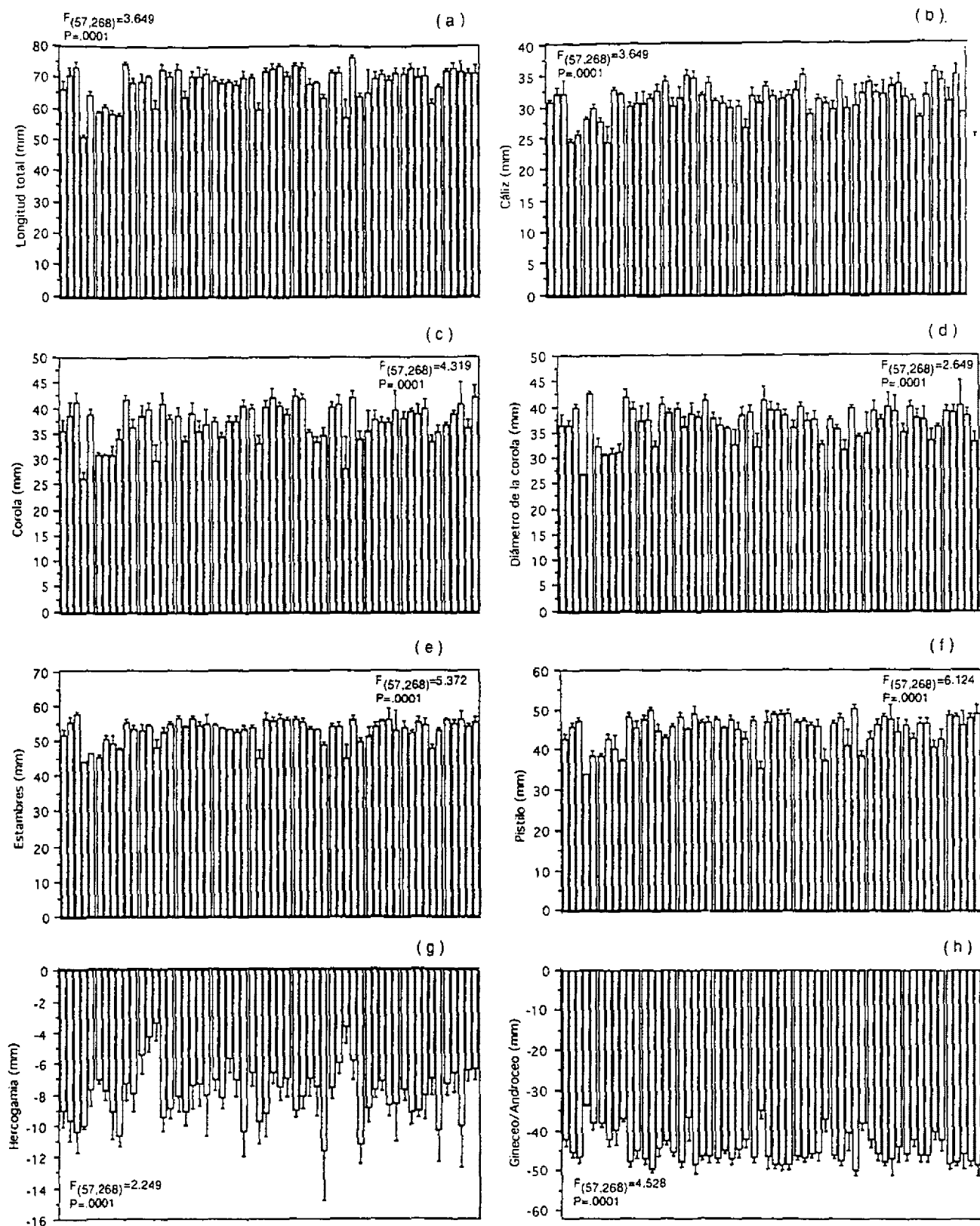


Fig. 8. Las figs. ( a - e ) indican la variación intraespecífica entre los individuos en *D. kimatocarpa* en los caracteres considerados. La figura ( g ) muestra la hercogamia obtenida de la diferencia entre estilo y androceo. La figura ( h ) muestra la proporción entre estiloy androceo. N = 327 (58 individuos) . Las barras son el error estándar.

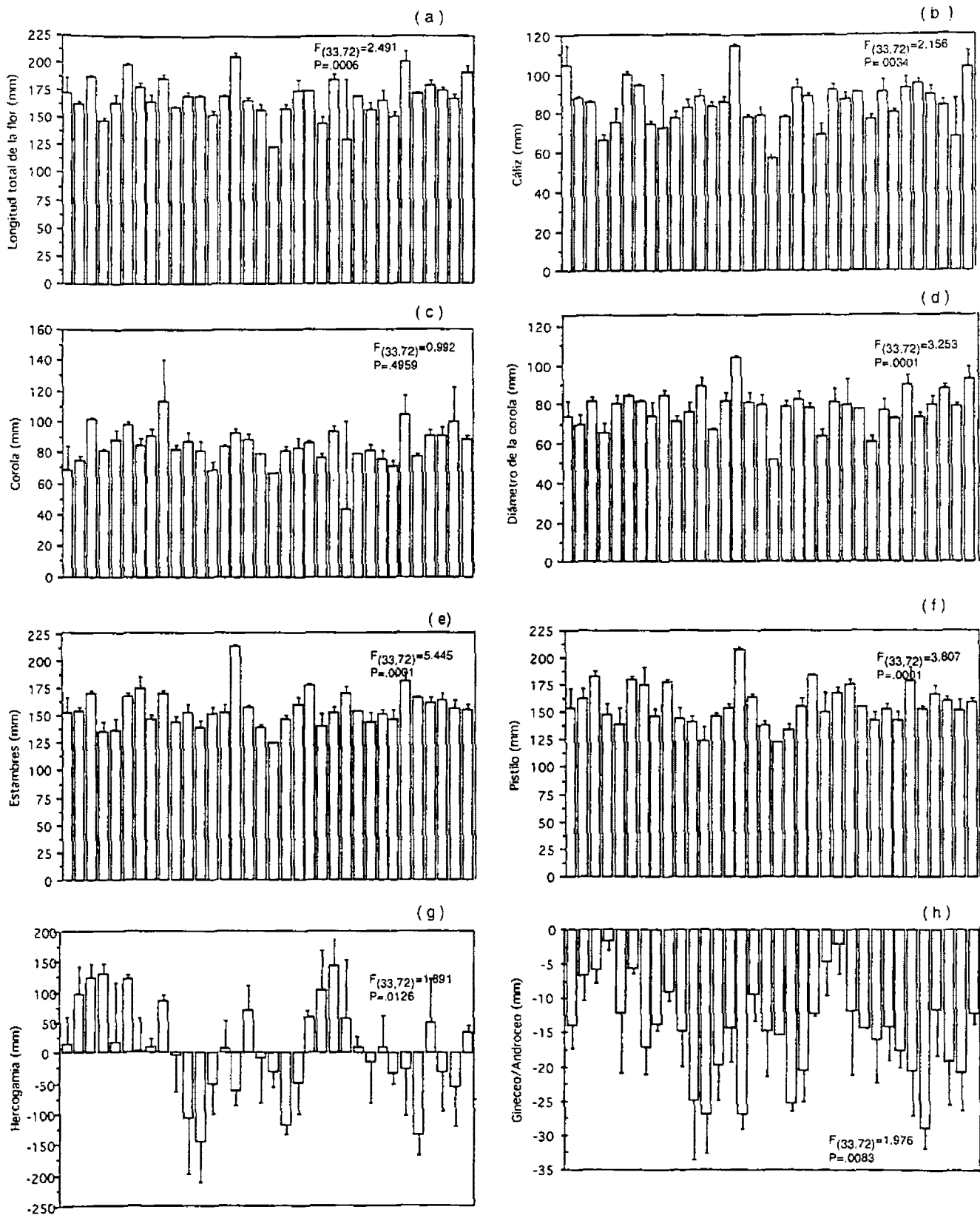


Fig. 9. Las figs. ( a - e ) indican la variación intraespecífica entre los individuos en *D. inoxia* en los caracteres considerados. La figura ( g ) muestra la hercogamia obtenida de la diferencia entre estilo y androceo. La figura ( h ) muestra la proporción entre estiloy androceo. N = 106, (34 individuos) . Las barras son el error estándar.

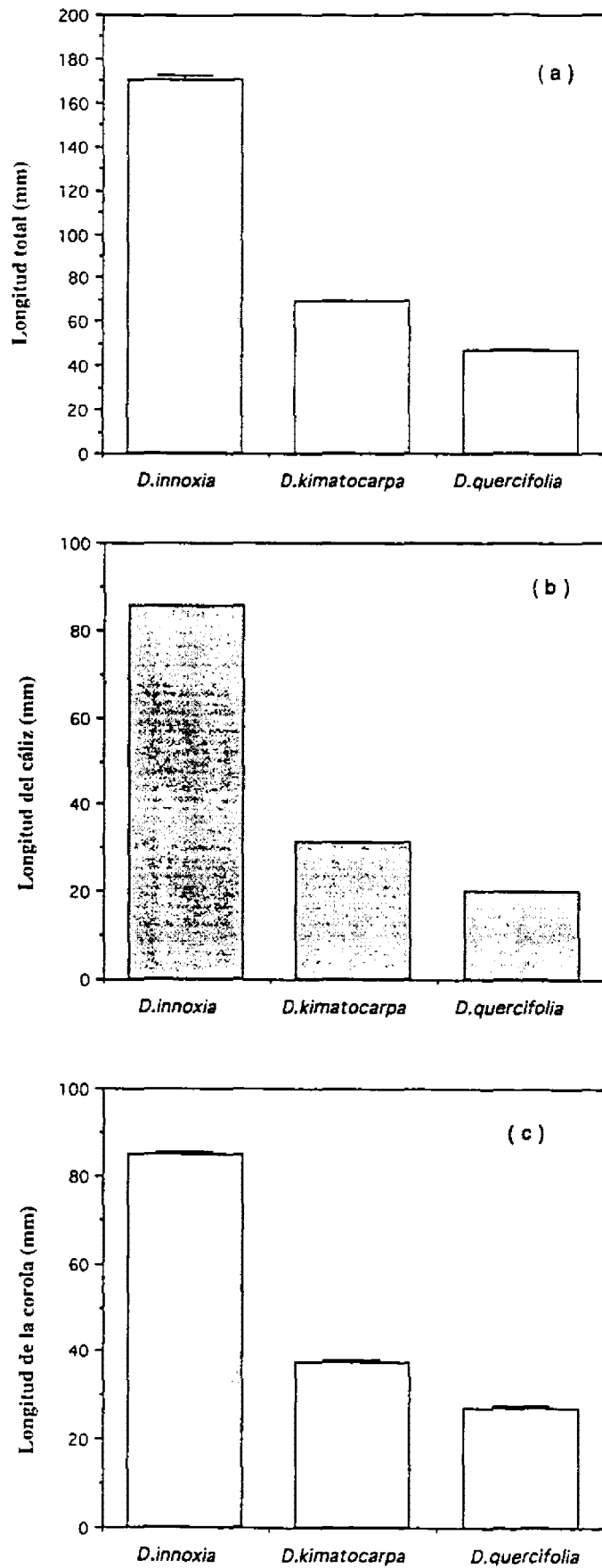


Fig. 10 Valor promedio en mm de tres caracteres florales en las 3 especies de *Datura*. (a) longitud total de la flor, (b) longitud del cáliz y (c) longitud de la corola. Las barras de error son el error estándar.

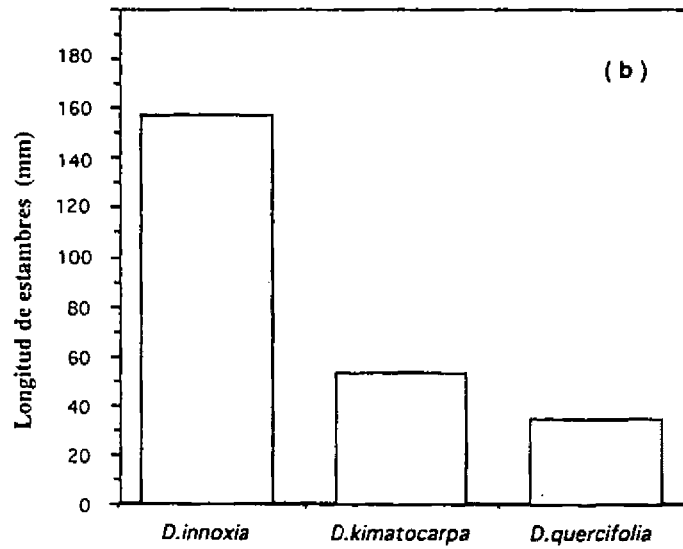
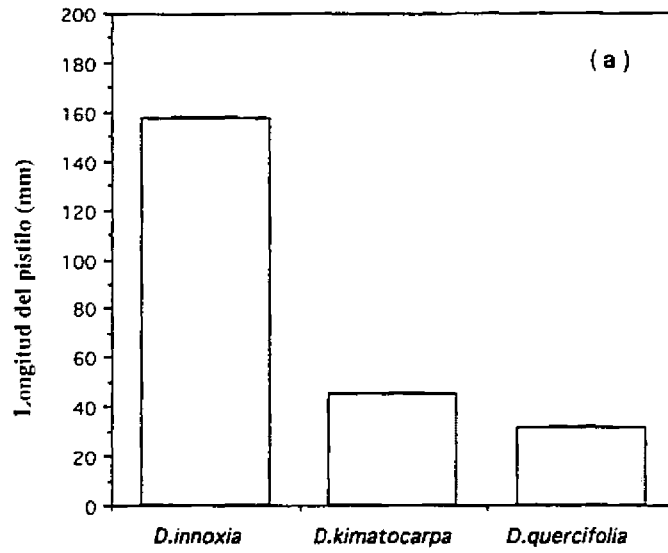


Fig. 11 Valores promedio en mm de dos caracteres florales medidos en las tres especies de *Datura*. Fig. (a) tamaño promedio del pistilo y (b) tamaño promedio de los estambres.



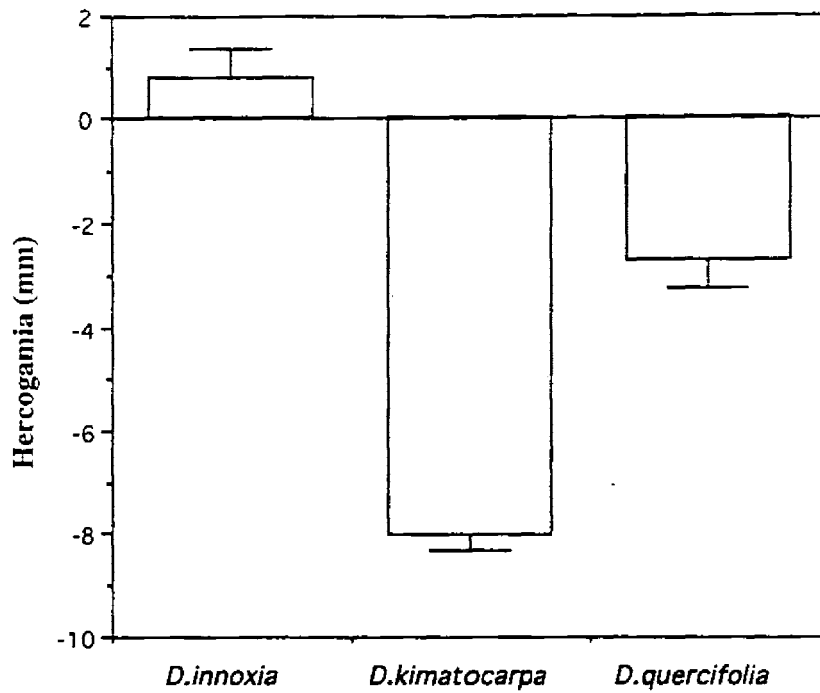


Fig. 12. Valores promedio de hercogamia calculados con la diferencia de la longitud de estambres y estilo en las tres especies de *Datura*.

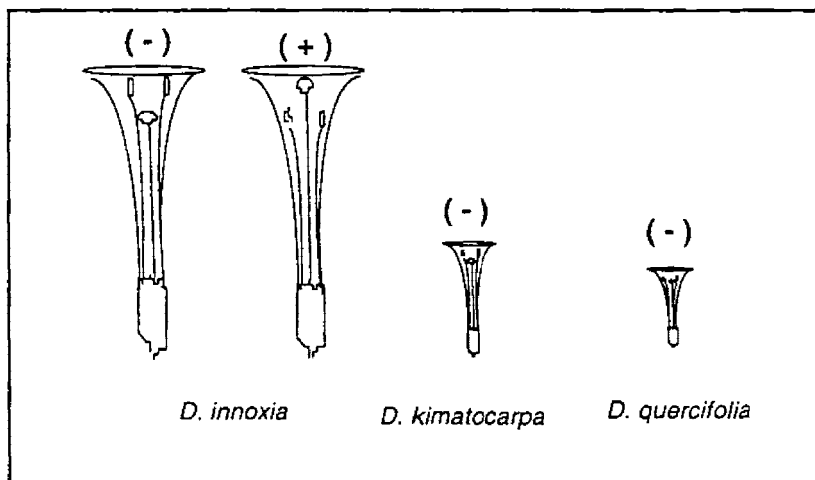


Fig. 13 Diferentes niveles de hercogamia que se observaron en las tres especies de *Datura*. *D. innoxia* presenta hercogamia positiva y negativa, *D. kimatocarpa* y *D. quercifolia* presentan únicamente hercogamia negativa.

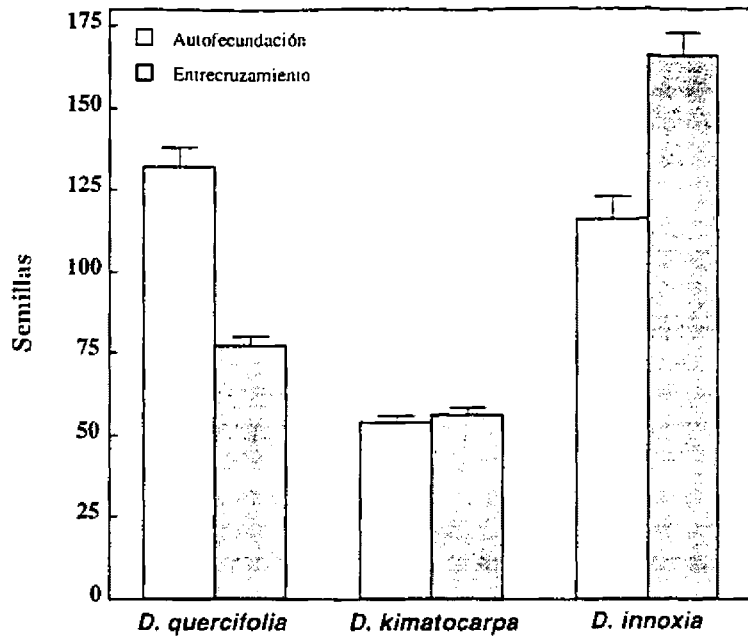


Fig.14 Componente de adecuación considerado para el cálculo de la depresión endogámica. Las barras blancas indican el tratamiento de autofecundación y las barras oscuras de entrecruzamiento. Las barras de error indican E.S. 1.

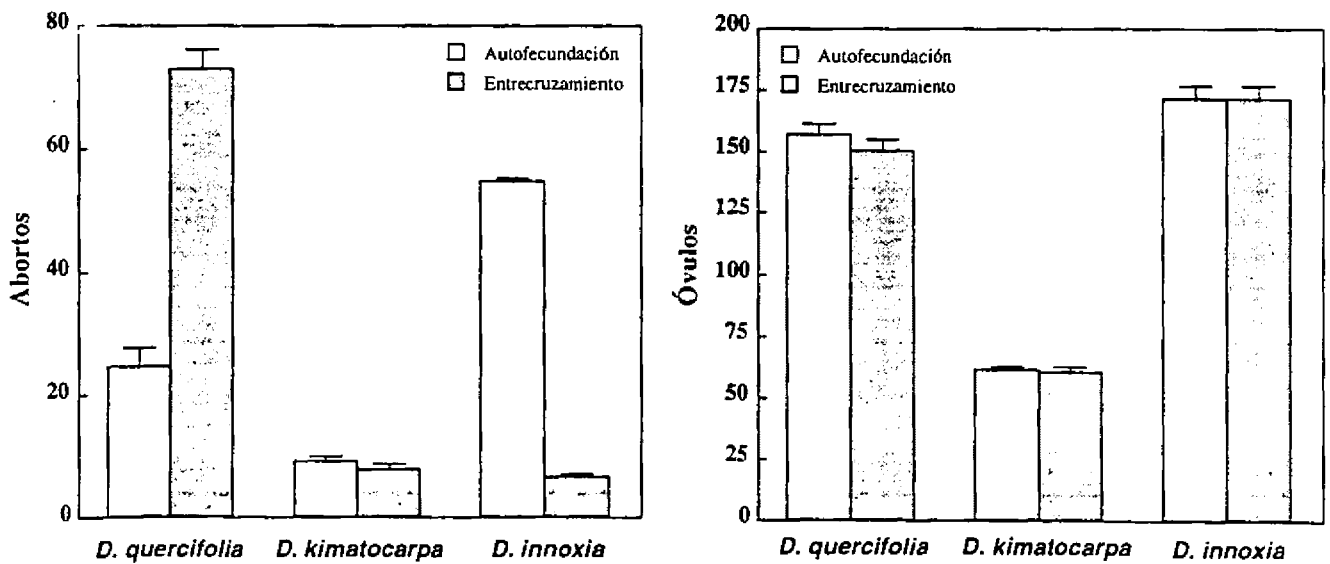


Fig.15 (a) Abortos obtenidos de los tratamientos de autofecundación (barras blancas) y entrecruzamiento (barras oscuras). (b) Número de óvulos por fruto en ambos tratamientos. La barra de error indica E.S. 1.

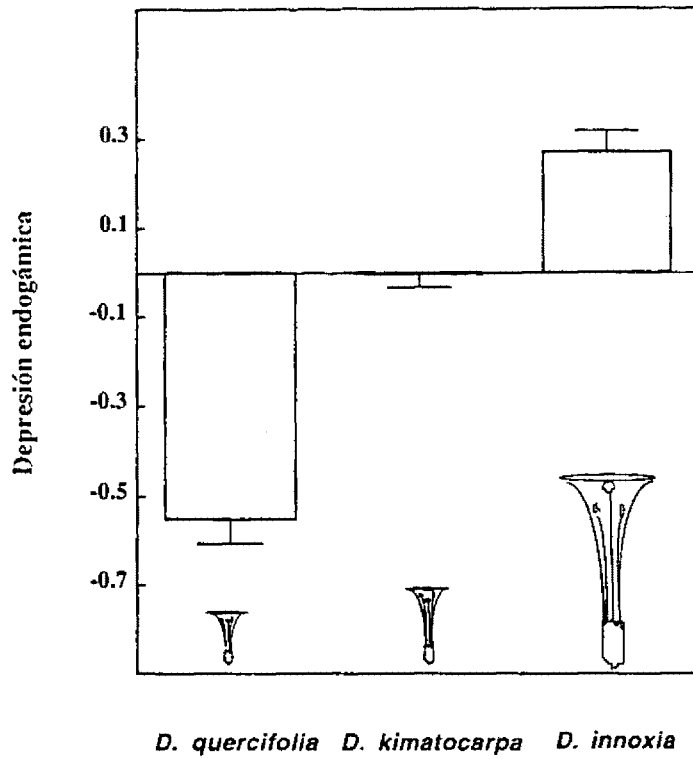


Fig. 16 Depresión endogámica calculada utilizando la fórmula  $\delta = 1 - W_o/W_s$  utilizando el seed-set como indicador de la adecuación en tres especies de *Datura*. El orden en el que se encuentran las especies es de acuerdo con el tamaño de la flor, siendo *D. quercifolia* la de menor tamaño y *D. innoxia* la de mayor. La barra del error indica E.S 1.

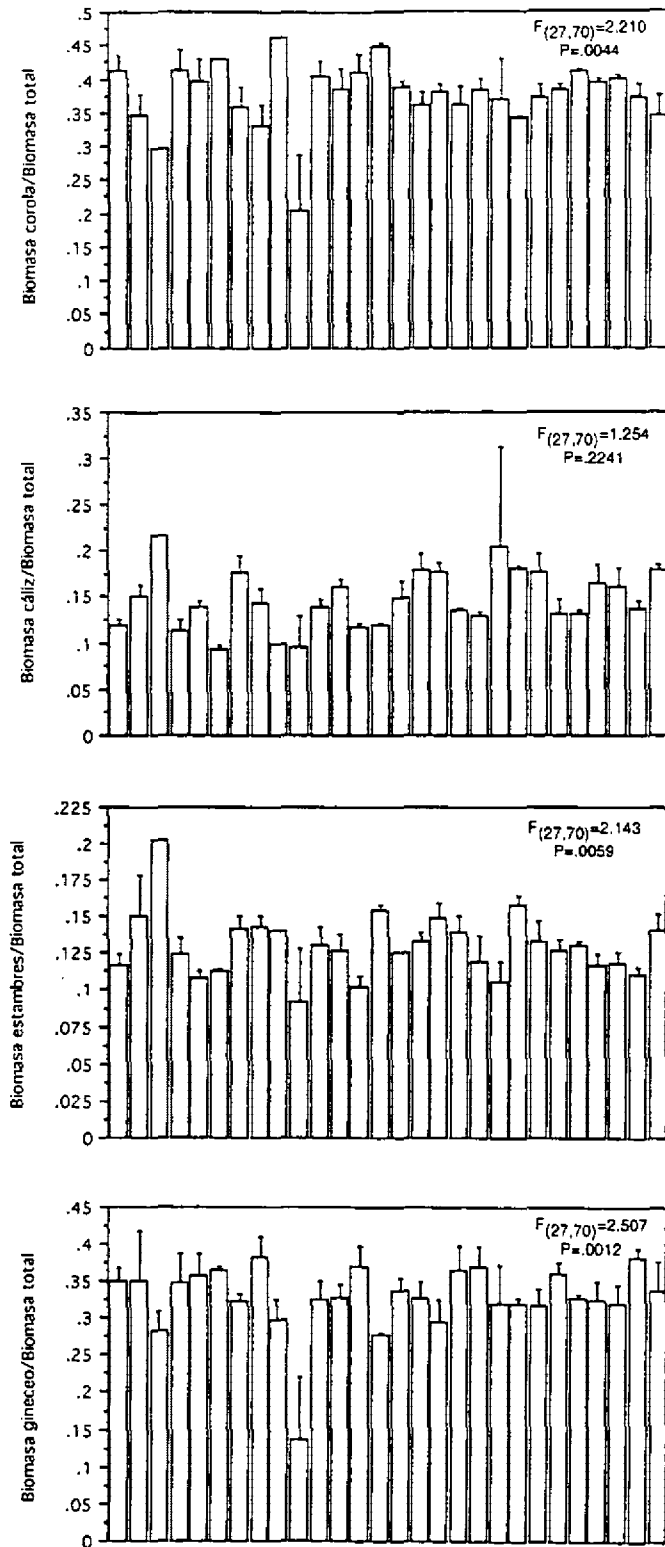


Fig.17 Variación intraespecífica en *Datura quercifolia* de la asignación a estructuras reproductivas utilizando la biomasa del peso seco en gr. El valor graficado es la proporción con relación a la biomasa total de la flor. Las barras de error indican el error estándar. (N=94) (28 individuos).

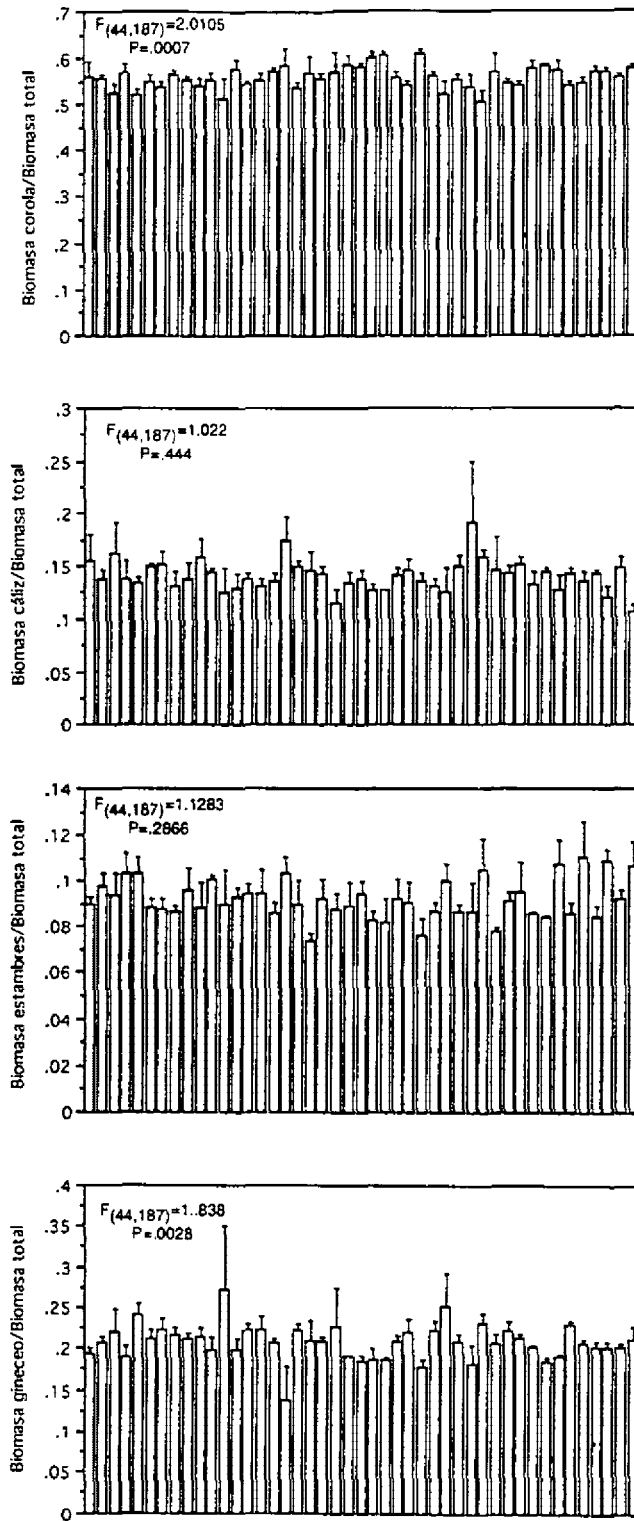


Fig. 18 Variación intraespecífica en *Datura kimatocarpa* de la asignación a estructuras reproductivas utilizando la biomasa del peso seco en gr. El valor graficado es la proporción con relación a la biomasa total de la flor. Las barras de error indican el error estándar. (N=232) (45 individuos).

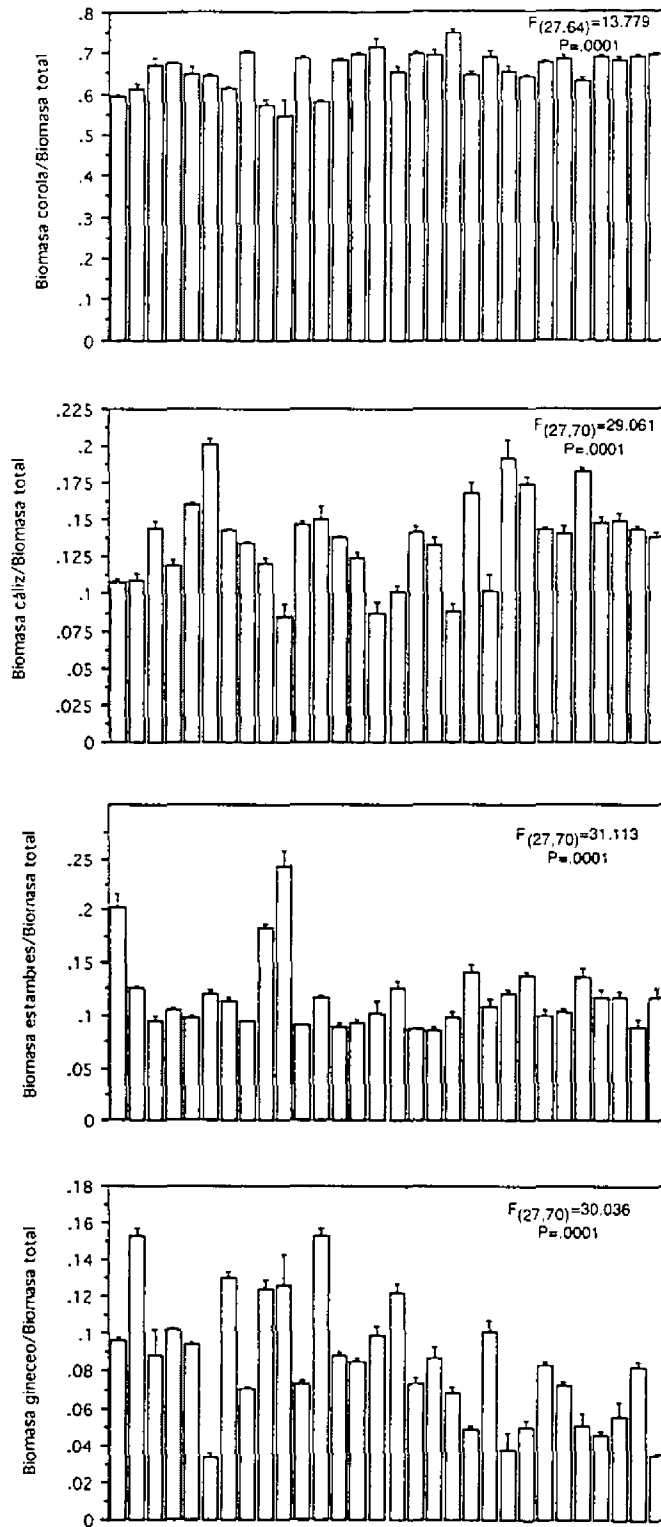


Fig. 19 Variación intraespecífica en *Datura innoxia* de la asignación a estructuras reproductivas utilizando la biomasa del peso seco en gr. El valor graficado es la proporción con relación a la biomasa total de la flor. Las barras de error indican el error estandar. (N=94) (30 individuos).

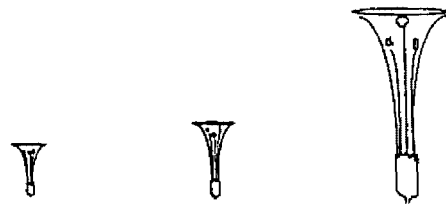
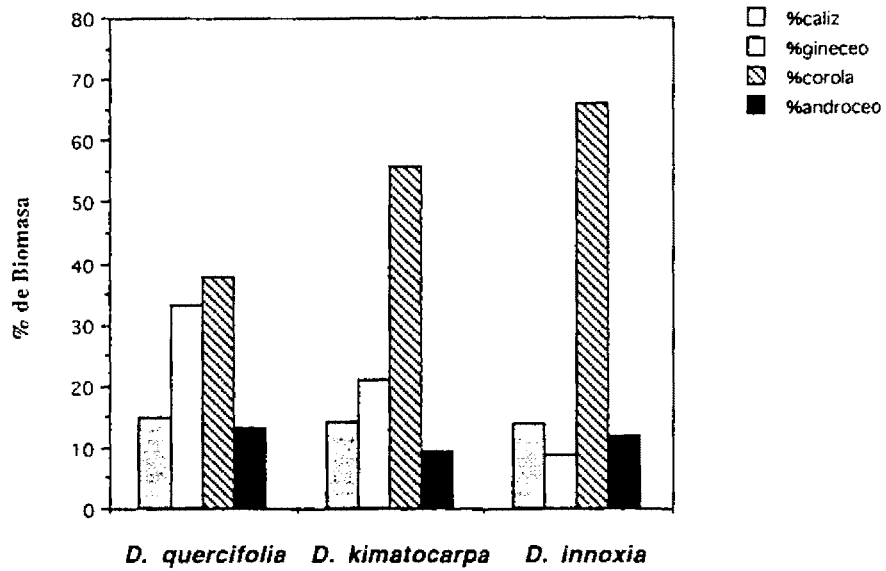


Fig. 20 Porcentaje de biomasa asignada a estructuras reproductivas en las 3 especies de *Datura*.

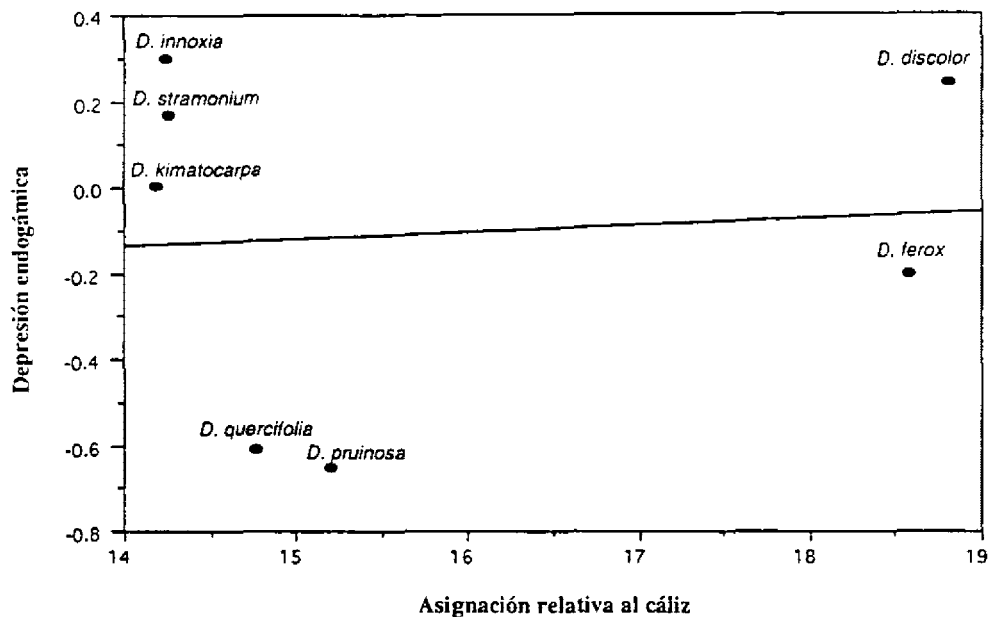
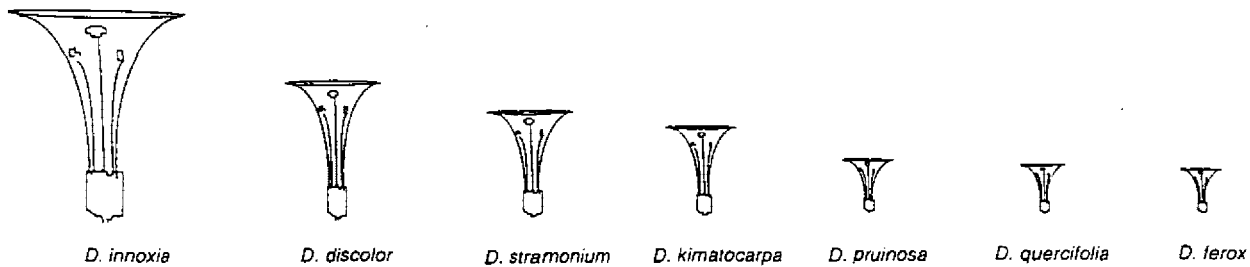


Fig. 21 a.. Correlación entre asignación sexual al cáliz y la depresión endogámica en cinco especies del género *Datura*.  $\delta = 0.0152 - 0.347$ ;  $R^2 = 0.006$   $P=0.8643$

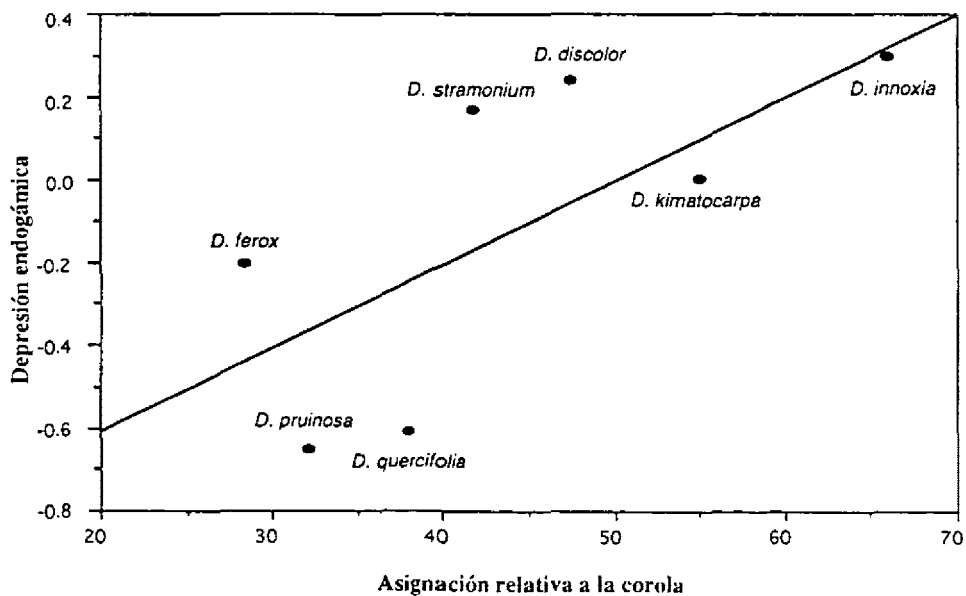


Fig. 21 b.. Correlación entre asignación sexual a la corola y la depresión endogámica en cinco especies del género *Datura*.  $\delta = 0.0277 - 1.023$ ;  $R^2 = 0.487$   $P=0.0812$



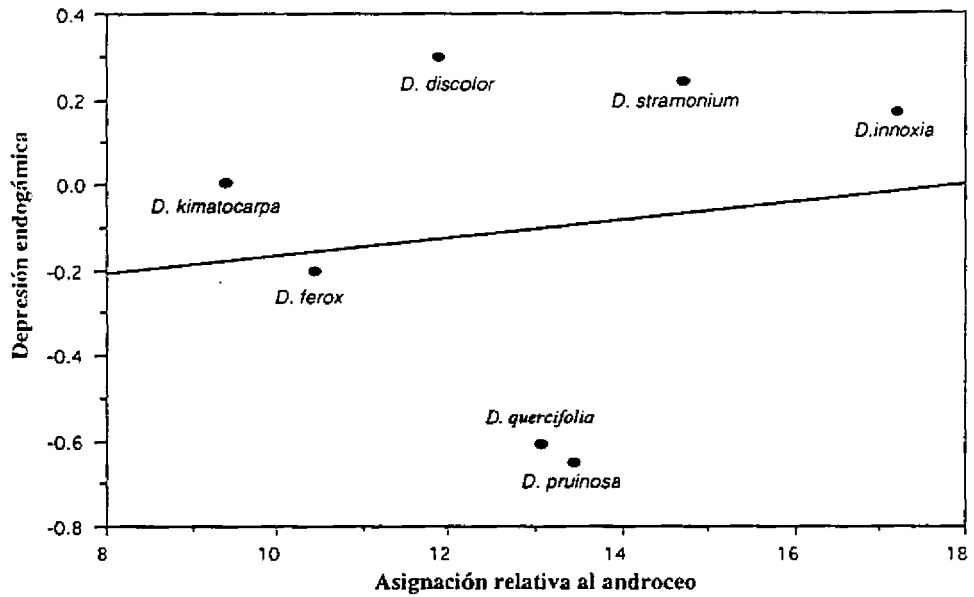
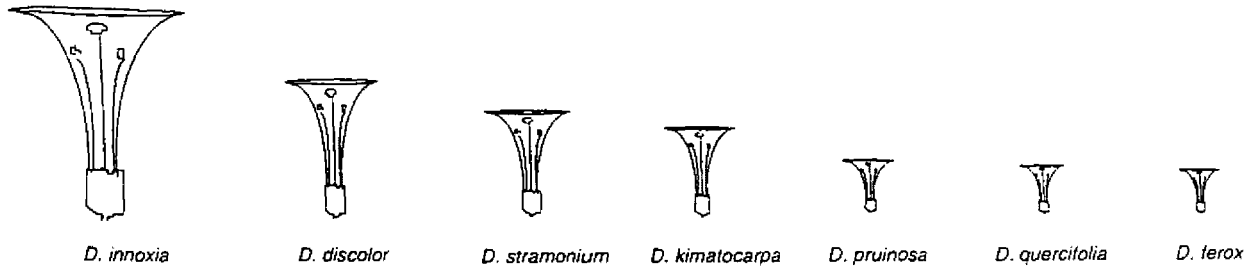


Fig. 22 a. Correlación entre asignación sexual a androceo y la depresión endogámica en cinco especies del género *Datura*.  $\delta = 0.0209 - 0.377$ ;  $R^2 = 0.020$   $P=0.7647$

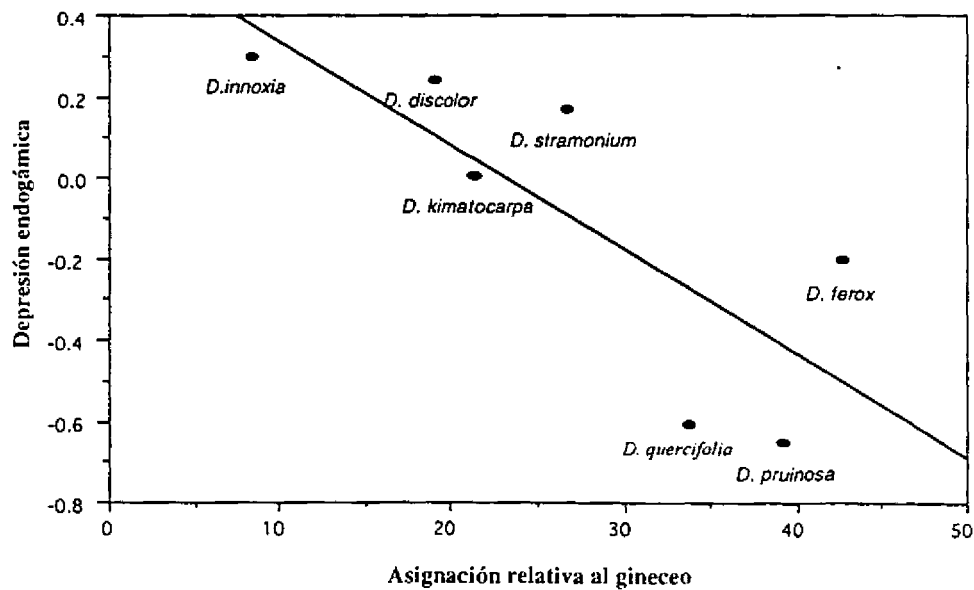


Fig. 22 b. Correlación entre asignación sexual al gineceo y la depresión endogámica en cinco especies del género *Datura*.  $\delta = 0.5934 - 0.256$ ;  $R^2 = 0.623$   $P= 0.0348$

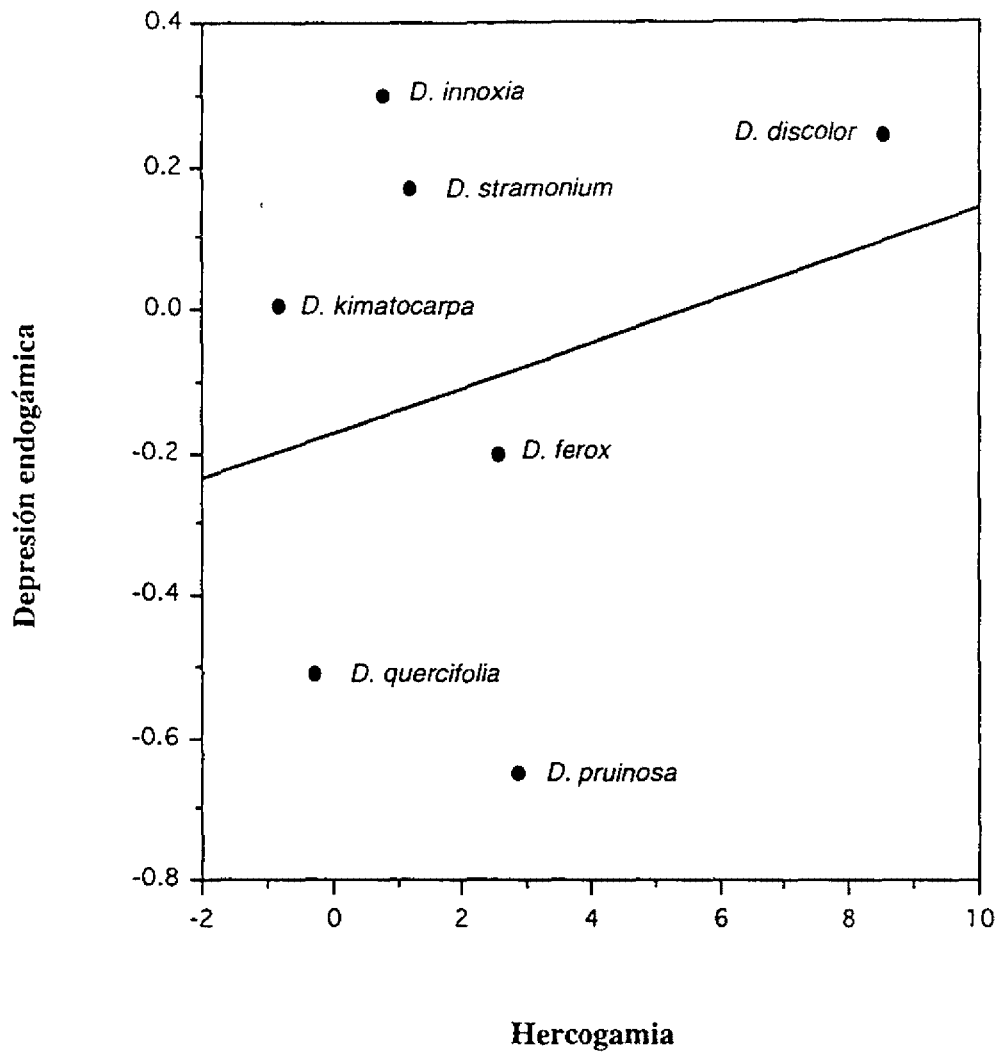


Fig. 23. Correlación entre la depresión endogámica y la herkogamia en siete especies del género *Datura*.  $\delta = -0.17367 + 0.03153 R^2 = 0.063 P = 0.5864$

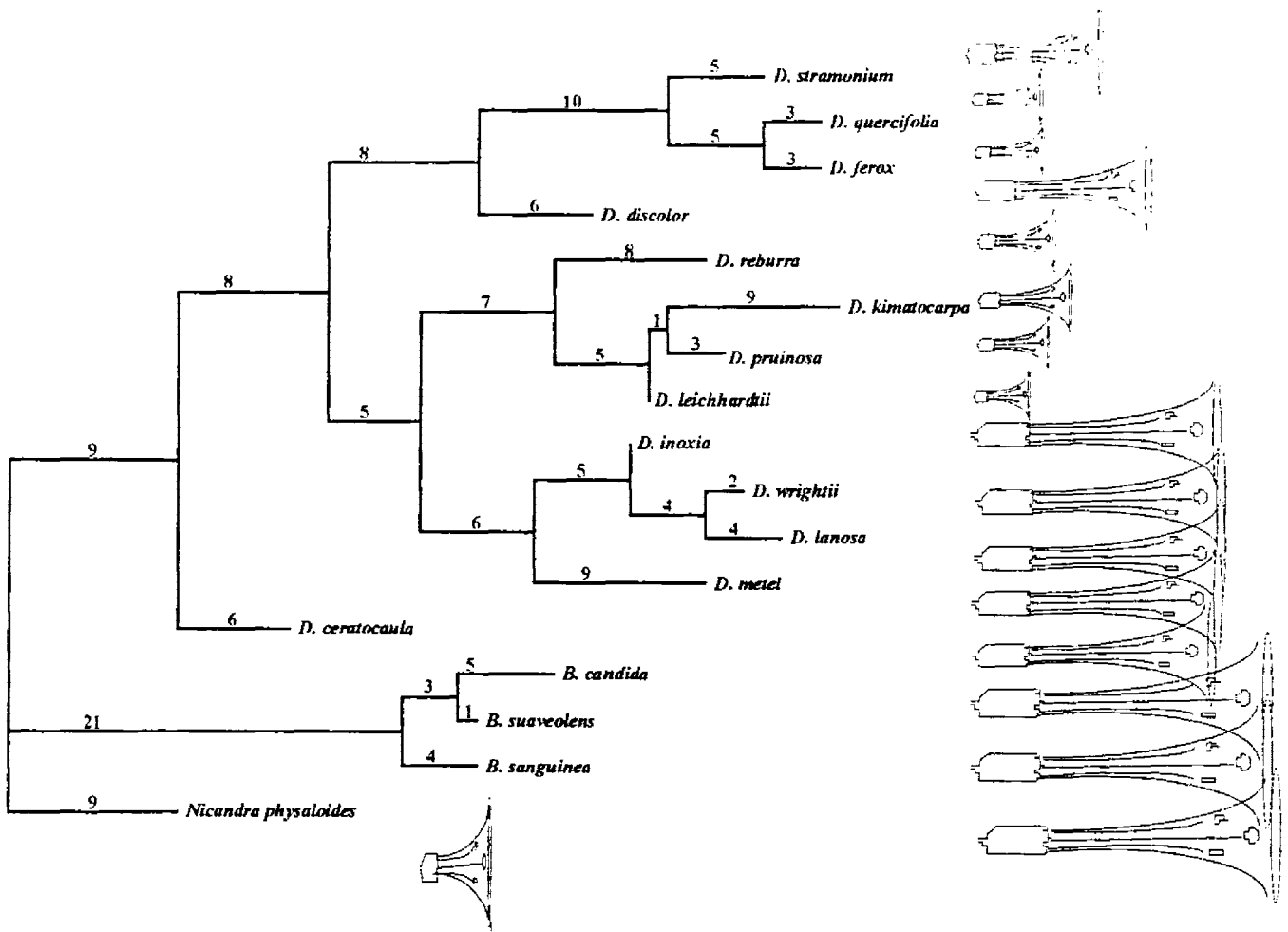


Fig. 24. Filogenia morfológica del género *Datura* (Cabrales, sin publicar).

## LITERATURA CITADA

- Abrahamson, W.G. 1979. Patterns of resource allocation in windflower populations on fields and woods. *Am. J. Bot.* **66**: 71-79.
- Aide, T. M. 1986. The influence of wind and animal pollination on variation in outcrossing rates. *Evolution* **40**: 434-435.
- Allard, R. W. 1960. Principles of plant breeding. New York: Wiley.
- Allard, R. W. 1975. The mating System and microevolution. *Genetics* **79**: 115-126.
- Allard, R. W., S. K. Jain y P. L. Workman. 1968. The genetics of inbreeding populations. *Adv. Gnet.* **14**: 55-131.
- Ambruster, S.W. 1996. Evolution of floral morphology and function: An integrative Approach to adaptation, constraint, and compromise in *Dalechampia* (Euphorbiaceae). En: Lloyd G. & H. Barrett. *Floral Morphology*. Chapman &
- Anderson, E. 1952. Plants, man and life. Boston: Little, Brown & Co. 245 pp.
- Antonovics, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. V. Evolution of Self-fertility. *Heredity*, **23**:219-238.
- Arroyo, M. T. 1973. Chiasma frequency evidence on evolution of autogamy in *Limnanthes floccosa*. *Evolution*, **27**: 679-688.
- Arroyo, M. T. 1975. Electrophoretic studies of genetic variation in natural populations of allogamous *Limnanthes floccosa* (Limnanthaceae). *Heredity*, **35**: 153-164.
- Avery, A.G. , Santina, S. Y Rietsema, J. (eds.). 1959. The genus *Datura*. Ronald Press Company, New York.
- Baker, H. 1953. Dimorphism and monomorphism in the Plumbaginian pollen and stigmata in the enus *Limonium*. *Ann. Bot. II* **17**: 433-445.
- 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. *The genetics of Colonizing Species*. Academic Press, N. Y. pp.147-172.
- Baker, H. G. 1966. Elf-compatibility and establishment after long-distance dispersal. *Evolution* **9**: 347-348.
- 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.
- Barclay, A.S. 1959a. New considerations in an old genus: *Datura*. *Bot. Mus. Leafl.* **18**:245-272.
- Barclay, A.S. 1959b. Studies in the Genus *Datura* (Solanacea). Tesis doctoral, Harvard University, Cambridge Massachusetts.
- 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, y J. S. Shore. 1987. Variation and evolution in the *Turnera ulmifolia* complex (Turneraceae). *Evolution* **41**: 340-345.
- Barrett, S. C. 1990. The evolution and adaptative significance of heterostyly. *TREE*. **5**:144-148.
- 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, NewYork. pp. 229-254.
- Barrett, S. C. y D. Charlesworth. 1991. Effects of change in the level of inbreeding in 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.

- Bateman, A.J. 1956. Cryptic self-incompatibility in the wallflower: *Cheiranthus cheiri* L. *Heredity* 10: 257-261.
- Bateson, P. P. G. 1983. Optimal outbreeding. In *Mate Choice*, ed. P.P.G. Bateson, 257-277 Cambridge: Cambridge University Press.
- Bawa, K.S. y Beach, J.H. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 254-274.
- Becerra, J. y D.J. Lloyd. 1992. Competition-dependent abscission of self-pollinated flowers of *Phormium tenax* (Agavaceae): a second action of self-incompatibility at the whole-flower level? *Evolution* 46: 458-469.
- Belaoussoff, S. y J. S. Shorl. 1995. Floral correlates and fitness consequences of mating-system variation in *Turnera ulmifolia*. *Evolution* : 545-556.
- Bell, G. 1985. On the function of flowers. *Proc. Roy. Lond. B.* pp. 223-265.
- Bernhardi, J.J. 1883. Ueber die Arten der Gattung *Datura*. *Trommsdorf N. Jour. R. Pharm.* 26: 118-158.
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Amer. Naturalist* 117: 838-840.
- Blakeslee, A. F. 1921. Types of mutation and their possible significance in evolution. *American Naturalist* 45: 254-267.
- Blakeslee, A. F. 1945. Removing some of the barriers to crossability in plants. *Proc. Am. phil. Soc.* 89: 561-574.
- Breese, E. L. Selection for differing degrees of outbreeding in *Nicotiana rustica*. *Ann. Bot.* 23: 331-344.
- Brown, A. H. 1979. Enzyme polymorphisms in plant populations. *Theoret. Pop. Biol.* 15: 1-42.
- Brown, A. H. 1990. Genetic characterization of plant mating systems. Pp. 43-63 en A.H.D. Brown, M. Clegg, A.L. Kahlen y B.S. Weir, eds. *Plant population genetics, breeding and genetic resources*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Brown, A. H., D. R. Marshall, y L. Albrecht. 1974. The maintenance of alcohol dehydrogenase polymorphism in *Bromus mollis*. *L. Aust. J. Biol. Sci.* 27: 545-559
- Brunet, J. 1991. Factors influencing sex allocation among flowers on inflorescences of hermaphroditic plants. (En preparación).
- Brunet, J. 1992. Sex allocation in Hermaphroditic Plants. *TREEEE*. vol.7, no. 3.
- Bulmer, M. G. y P. D. Taylor. 1980. Dispersal and sex ratio. *Nature (London)* 284:448-449.
- Campbell, R. B. 1986. The interdependence of mating structure and inbreeding depression. *Theor. Popul. Biol.* 30: 232-244.
- Campbell, R. B. y N. M. Waser. 1987. The evolution of plant mating systems: Multilocus Simulations of pollen dispersal. *Am. Nat.* 139: 735-748.
- Conklin, M.E. 1976. Genetic and biochemical aspects of the development of *Datura*. S. Krager. New York, N.Y.
- Cooper, J.M. 1949. Stimulants and narcotics. *The Comparative Ethnology of South America Indians*. Smithsonian Instit. Bull. No. 143, volume 5. 525-558.
- Cruden, R.W. & Lyon, D.L. 1985. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia*. 66:299-306.
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative index of breeding systems in flowering plants. *Evolution*. 31:32-46.
- Cruzan, M.B. y S.C. Barrett. 1993. Contribution of cryptic incompatibility to the mating system of *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae). *Evolution*, 47: 925-938.

- Cuguen, J., et al. 1989. Breeding system differentiation in *Arrhenatherum elatius* populations: evolution toward selfing?. *Evolutionary trends in plants*, 3(1):17-24.
- Charlesworth, B. 1980. The cost of sex in relation to mating system. *J. Theor. Biol.* 84: 655-671.
- Charlesworth, D. 1980. *Evolution in age-structured populations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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 M.T. Morgan. 1991. Allocation of resources to sex functions in flowering plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 332: 91-102.
- Charlesworth, D. y Charlesworth, B. 1979. The evolution and breakdown of S-allele systems *Heredity*. 43:159-164.
- Charlesworth, D. y Charlesworth, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences *Annual Review of ecology and Systematics* 18: 237-268.
- Charlesworth, D. y Charlesworth, B. 1990. Inbreeding depression with heterozygote advantage and its effect on selection for modifiers changing the outcrossing rate. *Evolution* 44(4): 870-888.
- Charlesworth, D., M.T. Morgan y B. Charlesworth. 1990. Inbreeding depression, genetic load, and the evolution of outcrossing rates in a multilocus system with no linkage. *Evolution* 44: 1469-486.
- Charnov, E. L. & J.J. Bull. 1977. When is sex environmentally determined? *Nature* 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.
- Charnov, E. L. 1987. On sex allocation and selfing in higher plants. *Evolutionary Ecology*. 1: 30-36.
- Charnov, E. L., Maynard Smith, J.J. & Bull, J.J. 1976. Why be an hermaphrodite? *Nature, Lond.* 263: 125-126.
- 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. 1868. *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. London: John Murray.
- 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 self-fertilization in the vegetable Kingdom*. Jhon Murray London.
- Darwin, C. R. 1877. *The different forms of flowers on plants of the same species*, Appleton New York.
- 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.
- Eguiarte, L.E., 1990. *Genética de poblaciones de Astrocaryum mexicanum* Liebm. En Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Doctorado. Centro de Ecología, UNAM, D.F. México.
- Eguiarte, L.E., Núñez-Farfán, J., Domínguez, C. y Cordero C., 1992. *Biología evolutiva de la reproducción en plantas*. *Ciencias*. 6: 69-86.
- Elle, E. 1999. Sex allocation and reproductive success in the andromonoecious perennial *Solanum carolinense* (Solanaceae). I. Female success. *Amer. Journal of Botany*, 86(2): 278-286.
- Endler, J. A. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 333 p.

- Ennos, R. A. 1981. Quantitative studies of the mating systems in two species of *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.
- Estes, J.R. & L.S. Brown. 1973. Entomophilous intrafloral pollination in *Phyla incisa*. *Am. J. Bot.* 60: 228-230.
- Evans, W.C. y A.O. Somanabandhu. 1974. Alkaloids of *Datura discolor*. *Phytochemistry* 13: 304-305.
- Evans, W.C. y W.J. Griffin. 1964. Translocation of alkaloids in *Datura* species. *J. Pharm. Pharmac.* 5: 503-511.
- Evenson, W. E. 1983. Experimental studies of reproductive energy allocation in plants. En: Jones, C. E. Little R. J. (eds), *Handbook of Experimental Polination 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. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford Clarendon.
- Fisher, R.A. 1941. Average excess and average effect of a gene substitution. *Ann.of Eugenetics* 11: 53-63.
- Fowler, D.P. 1965. Effects of inbreeding in Red Pine, *Pinus resinosa* Ait. II. Pollination studies. *Silvae Genet.* 14: 12-23.
- Freeman, D.C., E.D. McArthur, K.T. Harper & 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.
- Gillespie, J.H. 1978. A general model to account for enzyme variation in natural populations. V. The SAS-CFE model. *Theor. Popul. Biol.* 14: 1-45.
- Glober, D.E., y S.C.H. Barrett. 1968. Variation in the mating system of *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms. (Pontederiaceae). *Evolution* 40: 1122-1131.
- Golman, D. A. y M. F. Willson. 1986. Sex allocation in funtionally Hermaphroditic plants: A
- Gould, S.J. & E.S. Verba, 1982. Exaptation: a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.
- Grant, V. 1975. *Genetics of flowering plants*. Columbia University Press, New York, NY.
- Grant, V. 1954. Genetic and taxonomic studies in *Gilia*. IV. *Gilia achilleaefolia*. *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.
- Gray, A. 1848. *A manual of botany of the Northern United States*. Boston and Cambridge, James Munro & Co. 710 pp.
- Gross, K.B. & J. Soule. 1981. Differences in biomass allocation to reproductive and V egetative structures in male and female plants of dioecius, perennial herb, *Silene alba* (Miller) Krause. *Amer. J. Bot.* 68: 801-807.
- Hainsworth, F.R., L.L. Wolf y T. Mercier. 1985. Pollen limitation in a monocarpic species, *Ipomopsis aggregata*. *J. Ecol.* 73: 236-270.
- Hamrick J.L. y M.J. Godt. 1996. Effect of life history traits on genetic diversity in plant Species. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 351: 1291-1298.

- Hamrick, J.L. y M.J.W. Godt. 1990. Allozyme diversity in plant species. pp. 43-63 en A.H.D. Brown M.t. Clegg, A.L. Kahlen y B.S. Weir, eds. Plant population genetics, breeding and genetic resources. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Harder, L. D. y S. C. Barrett. 1995. Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature*. **373**: 512-515.
- Hedrick, P. W. 1983. *Genetics of Populations*. Science Books International, Boston. Hedrick, P. W. 1986. Genetic polymorphism in heterozygenous enviroments: A decade . later. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 535-566.
- Hedrick, P. W. 1987. Estimation of the rate of partial inbreeding. *Heredity* **58**: 161-166.
- Hinton, W.F. 1976. The evolution of insect-mediated self-pollination from an outcrossing system in *Calyptridium* (Portulacaceae): *Am. J. Bot.* **63**: 979-986.
- 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** (1990): 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. Inbreeding depression does not matter: the genetic basis of mating system evolution. *Evolution* **42**: 1235-1244.
- Holsinger, K.E. 1991. Inbreeding Depression and the Evolution of Plant Mating Systems. *TREE* **6**(10): 307-308.
- Holsinger, K.E. 1991. Mass-action models of planat mating systems: The evolutionary stability of mixed mating system. *Am. Nat.* **138**:606-622.
- Holsinger, K.E., et al., 1984. The evolution of self-fertilization in plants: A population genetic model. *Am. Nat.*, **124**:446-453.
- Holtsford. T. P. y N. C. Ellstrand. 1990. Inbreeding effectsmin *Clarika tembloriensis* (Onagraceae) populations with different outcrossing rates. *Evolution* **44**: 2301-2046.
- Horovitz, A. & 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 magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution* **50**(1): 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) pp. 291-316, Oxford & IBH, Nueva Delhi, India.
- Jain, S.K. y P.S. Martins. 1979. Ecological genetics of the colonizing ability of rose clover (*Trifolium hirtum* A II.). *Am. Journal of Botany*, **66**: 361-366.
- James, W.O. 1946. Demostration of alkaloids in solanaceous meristems. *Nature, Lond.* **158**: 377-378.
- James, W.O. 1947. Letter to the editor. Biosynthesis of the belladonna alkaloids. *Nature, Lond.* **159**: 196-197.
- Johnston, M.O. 1990. Natural selection, inbreeding depression and self-fertilization in two species of *Labellia* with different pollinators. Ph.D. diss., University of Chicago, Chicago.



- Jones, C.E. y M.B. Cruzan. 1999. Floral morphological changes and reproductive success in deer weed (*Lotus scoparius*, Fabaceae). *American Journal of Botany* 86(2): 273-277.
- Jones, D.F. 1928. *Selective Fertilization*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Kampny, C. M. y N. G. Dengler. 1997. Evolution of flower shape in *Veroniceae* (Scrophulariaceae). *Pl. Syst. Evol.* 205: 1-25.
- Kilmer, R.B. 1930. The Daturas. *Am. Jour. Pharm.* 102: 526-534.
- Kimura, M. 1959. Conflict between self-fertilization and outbreeding in plants. *Annu. Rep. Natl. Inst. Gnet. Jpn.* 9: 87-88.
- Kirk, W. D. J. 1992. Interspecific size y number variation in pollen grain and seeds. *Biol. J. Linn. Soc.* 49: 239-248.
- Knight, T. 1799. An account of some experiments on the fecundation of vegetables. *Phil. Trans. Roy. Soc.* 89: 195-204.
- Knowlton, W. y J.B.C. Jackson. 1993. Inbreeding and outbreeding in marine invertebrates. In the natural history of inbreeding and outbreeding: Theoretical and Empirical perspectives, de. NW Thornhill, pp. 200-249 Chicago: Univ. Chicago Press.
- Knuth, P. 1906-1909. *Handbook of flower pollination*. Vol. III. Clarendon Press. Oxford.
- Kuhn, M. 1867. Einige Bemerkungen über *Vandellia* und den Blütenpolymorphismus. *Bot. Z.* 25: 65-67.
- Lande, R. y D. W. Schemske. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic Models. *Evolution* 39: 24-40.
- Lerner, I. M. 1954. *Genetic Homeostasis*. Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Levin, D.A. 1978. Genetic variation in annual Phlox: Self compatible versus self incompatible species. *Evolution* 32: 245-263.
- Lewontin, R.C. 1985. Population genetics. *Annu. Rev. Genet.* 19: 81-102.
- Linneo, C. 1737. *Hortus Cliffortianus*. Amstelaedami. 26 unnumb. pp., i-x, 1-231, 301-501, 16 unnumb. pp. of index.
- Lockwood, T.E. 1973. Generic recognition of *Brugmansia*. *Harv. Univ. bot. Mus. Leaf.* 23: 273-284.
- Lord, E.M. 1981. Cleistogamy: A tool for the study of floral morphogenesis, function, and evolution. *Bot. Rev.* 47: 421-449.
- Lovett, D. J. y J.L. Harper. 1980. The resource costs of gender and maternal support in an andromonoecious umbellifer, *Smyrniium olusatrum*. *L. New Phytol.* 85:251-264.
- Lovett, D. J. y P. B. Cavers. 1982. Biomass allocation in hermaphrodite flowers. *Canad. J. Bot.* 60: 2530-2534.
- Lovett, D. J. y P. B. Cavers. 1982b. Sex and gender dynamics in Jack-in-the-pulpit. *Arisaema triphyllum* (Aaraceae). *Ecology* 63: 797-808.
- Lyons, E.E., et al. 1989. Sources of variation in plant reproductive success and implications for concepts of sexual selection. *Am. Nat.* 134: 409-433.
- 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.
- Lloyd, D. G. 1984. Gender allocations in outcrossing cosexual plants. pp. 277-300. *Perspectives on plant Population ecology*. Sinauer, Sunderland Mass.

- Lloyd, D. G. 1992. Self-and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilizaation. *Int. J. Plant Sci.* **153**: 370-380.
- Lloyd, D. G. y C. J. Webb. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms I. Dichogamy. *N. Z. J. Bot.* **24**: 135:162.
- 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.
- Lloyd, D. G. y K.S. Bawa. 1984. Modification of the gender of seed plants in varying Conditions. *Evol. Biol.* **17**: 255-338.
- Matuda, E. 1952. El género *Datura* en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México.* **14**: 1-13.
- Maynard Smith, J. 1971. The origin and maintenance of sex. 163-175. G.C. Williams, ed. *Group selection*. Aldine-Atherton, Chicago.
- Maynard Smith, J. 1977. The sex habit in plants and animals. In *Measuring Selection in Natural Populations*, ed. F.B. Christiansen and T.M. Fenchel, 315-331. Berlin :Springer-Verlag.
- Maynard Smith, J. 1978. *The evolution of sex*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Milne-Edwards, A. 1864. De la famille des Solanacées. Thèse. 1-137. Paris, Martinet.
- Mitchel-Olds, T. y D. M. Waller. 1985. Relative performance of selfed and outcrossed progeny in *Impatiens capensis*. *Evolution* **39**: 533-544.
- Mitchel-Olds, T. y R. G. Shaw. 1987. Regession analysis of natural selection: statistical inference and biological interpretation. *Evolution* **39**: 1149-1161.
- Mitton, J.B. y M.C. Grant. 1984. Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 479-499.
- Moll, R. H. et al.. 1965. The relationship of heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics*, **52**: 139-144.
- Morgan M. T. y C.H. Brett. 1989. Reproductive correlates of mating system variation in *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms (Pontederiaceae) *J. Evol. Biol.* **2**: 183-203.
- 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*. Translated by D. Thompson. Macmillan, London.
- Nagyilaki, T. 1976. A model for the evolution of self-fertilization and vegetative reproduction. *J. Theor. Biol.*, **58**: 55-58.
- Núñez-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.
- Núñez-Farfán, J. 1995. Ecología evolutiva de *Datura stramonium* (toloache) en México. *Ciencia* **46**: 197-214.
- Ockendon, D.J. y L. Currah. 1978. Time of cross and self-pollination affects the amount of self-seed set by partially self-incompatible plants of *Brassica oleracea*. *Theor. Appl. Genet.* **52**: 233-237.
- Ornduff, R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon* **18**: 121-133.
- Piper, J.G., B. Charlesworth y D. Charlesworth. 1984. A high rate of self-fertilization and increased seed fertility of homostyle primroses. *Nature* **310**: 50-51.
- Price, M. V. y N. M. Waser. 1979. Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature*. **227**: 294-297

- Price, M. V. y N. M. Waser. 1982. Population structure, frequency-dependent selection, and the maintenance of sexual reproduction. *Evolution* 36: 35-43.  
 Report for 1920, Publ. 2644, 537-567.  
 Review and critique. *The Botanical Review* 52: 157-194
- Richards, A.J., 1986. *Plant Breeding Systems*, George Allen and Unwin, London.
- 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.
- Ritland, C. & F.R. Ganders. 1985. Variation in the mating system of *Bidens menziesii* (Asteraceae) in relation to population substructure. *Heredity* 47: 35-52.
- Robertson, A.W. 1992. The relationship between floral display size, pollen carryover and geitonogamy in *Mysotis colensoi* (Kirk) Macbride (Boraginaceae). *Biol. J. Linn. Soc.* 46: 333-349.
- Robertson, A.W. y D. Lloyd., 1991. Herkogamy, Dichogamy and self-pollination in six species of *Myosotis* (Boraginaceae). *Evolutionary Trends in Plants*, 5(1): 53-63.
- Robinson, T. 1974. Metabolism and function of alkaloids in plants. *Science, N.Y.* 184: 430-435.
- Rollins, R.C. 1963. The evolution and systematics of *Leavenworthia* (Cruciferae). *Contrib. Gray Herb. Harv. Univ.* 192:3-98.
- Ross, M.D. y H.R. Gregorius. 1983: Outcrossing and sex function in hermaphrodites: A resource-allocation model. *Amer. Naturalist* 121: 204-222.
- Roughgarden, J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. New York: Macmillan.
- Safford, S.E. 1921, Synopsis of the genus *Datura*. *Jour. Wash. Acad. Sci.* 11: 173-189.
- Safford, S.E. 1922. *Daturas of the old world and new. An account of their narcotic Properties and their use in oracular and initiatory ceremonies*. Smithsonian
- Sanders, T.B., y J.L. Hamrick. 1980. Variations in the breeding system of *Elymus canadensis*. *Evolution* 34: 117-122.
- Santina, S., et al.. 1950. Ovular tumors connected with incompatible crosses in *Datura*. *Am. J. Bot.* 37: 576-568.
- Schemske, D. W. 1978. Evolution of the reproductive characteristics in *Impatiens* (Balsaminaceae): the significance of cleistogamy. *Ecology* 59:596-613.
- Schemske, D. W. 1983. Breeding systems and habitat effects on fitness components in three neotropical *Costus* (Zingiberaceae). *Evolution*. 37: 523-539.
- 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, 1987. On the evolution of plant mating systems: a reply to Waller. *American Naturalist*. 130: 804-806.
- Schlichting, C. D. 1997. Stressing the differences between male and female functions in hermaphroditic plants. *TREE*, 12(2): 51-52.
- Schneider, E.L. y J.D. Buchanan. 1980. Morphological studies of Nymphaeaceae. XI. The floral biology of *Nelumbo pentapetala*. *Am. J. Bot.* 67: 182-193.
- Schoen, D. J. y H.D. Brown. 1991. Whole-and part-flower self-pollination in *Glycine clandestina* and *G. argyrea* and the evolution of autogamy. *Evolution* 45:1651:1664
- Schoen, D.J. 1982. Male reproductive effort and breeding system in an hermaphroditic plant. *Oecologia* 53: 255-257.
- Schoen, D.J. y D. G. Lloyd. 1992. Self and cross-fertilization in plants. III. Methods for Science 153: 381-393.

- Schoen, D.J. y D. G. Lloyd. 1984. The selection of cleistogamy and heteromorphic diaspores. *Biol. J. Linn. Soc.* **23**: 303-322.
- Schoen, D.J., M. Morgan y T. Bataillon. 1996. How does self-pollination evolve? Inferences from floral ecology and molecular genetic variation. *Phil. Trans.R. Soc. Lond. B.*, 1279-1290.
- Schultes, R.E. 1970. The botanical and chemical distribution of hallucinogens. *Ann. Rev.Plant Physiol.* **21**: 571-579.
- Seavey, S. R. y K. S. Bawa. 1986. Late-acting Self-Incompatibility in Angiosperms. *The Botanical Review*, **52**: 195-219.
- Seavey, S.R. y K. S. Bawa. 1986. Late-acting self-incompatibility in angiosperms. *The Botanical Review*, **52**:195-219.
- Sharma, M. 1972. Studies in the flowers of *Datura stramonium* L. In relation to bee-botany. *J. of Palynology* **8**: 17-21.
- Shields, W. M. 1982. *Philopatry, Inbreeding, and the Evolution of Sex*. Albany: State University of New York Press.
- Smith, C.A. y W. E. Evenson. 1978. Energy distribution in reproductive structures in *Amarillys*. *Amer. J. Bot.* **65**: 714-716.
- Smith, C.C. 1981. The facultative adjustment of sex ratio in lodgepole pine. *Amer. Naturlist* **118**: 297-305.
- Snow, A.A. y T. Spira. 1991. Differential pollen-tube growth rates and non-random fertilization in *Hibiscus moscheutos* (Malvaceae). *Am. J. Bot.* **78**: 1419-1426.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. 2<sup>nd</sup> ed. W.H. Freeman & Co., New York.
- Solbrig, O. T. 1976. On the relative advantages of cross and self-fertilization. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **63**: 262:-276.
- Sprengel, C.K. 1793. *Das Entdeckte Geheimnis der Natur mi Bau und in der Befruchtung der Blumen*. Berlin.
- Stebbins, G. L. 1950. *Variation and evolution in plants*. New York, Columb. Univ. Press. 643 pp.
- Stebbins, G. L. 1957. Self-fertilization and population variability in the higher plants. *Am. Nat.***91**: 337-354.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptative radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology* **42**: 307-326.
- Toppings, P. 1989. The significance of inbreeding depression to the evolution of self-fertilization in *Eichhornia paniculata* (Spreng) Ponederiaceae. Master Thesis. University of Toronto.
- Uyenoyama, M. K. 1986. Inbreeding and the cost of meiosis: the evolution of selfing in populations practicing partial biparental inbreeding. *Evolution* **40**: 388-404.
- Uyenoyama, M. K. y D. M. Waller. 1993. Ecological genetics factors directing the evolution of self-fertilization. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* **9**: 327-381.
- Vargas, C.F. & D. Piñero. 1999. Evolución de los sistemas reproductivos en plantas. ed. J. Núñez-Farfán y J.C. Zamora, UNAM, México.
- Vasek, F.C., 1958. The relationships of *Clarika exilis* to *Clarika unguiculata*. *American Journal of Botany*, **45**: 150-162.
- Vasek, F.C., 1964. Outcrossing in natural populations. I. The Breckenridge Mountain population of *Clarika exilis*. *Evolution*, **18**: 213-218.
- Vasek, F.C., 1965. Outcrossing in natural populations. II. *Clarika unguiculata*. *Evolution* **19**: 152-156.

- Vasek, F.C. y J. Harding. 1976. Outcrossing in natural populations. V. Analysis of outcrossing, inbreeding and selection in *Clarika exilis* and *Clarika tamborilensis*. *Evolution* 34: 403-411.
- Verner, J. 1965. Selection of sex ratio. *Amer. Naturalist* 99: 419-421.
- 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 maating system evolution. Pp 97-117 en N.W.Thornhill, ed. *The natural history of inbreeding and outbreeding, theoretical and empirical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Weaver, S. E. y S. I. Warwick. 1984. The biology of Canadian weeds. *Datura stramonium* L. *Canadian Journal of Plant Science* 64: 979-991.
- Webb, C. J. Y D. G. Lloyd. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany* 24: 163-178.
- Williams, G.C., 1971. Introducción. Páginas 1-15 en G.C.Williams, ed. *Group selection*. Aldine Atherton, Chicago.
- Williams, G.C., 1975. *Sex and Evolution*. Princeton University Press.
- Wilson, M. F. 1983. *Plant reproductive ecology*. Wiley, New York. 282p.
- Wilson, M. F. & N. Burley. 1983. *Mate choice in plants. Mechanisms, tactics and Consequences*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Wilson, M. F. & K.P. Ruppel. 1984. Resource allocation and floral sex ratios in *Zizania aquatica*. *Can J. Bot.* 62: 799-805.
- Wright, S. 1977. *Evolution and the Genetics of populations. Vol. 3. Experimental Results and Evolutionary Dedductions*. University of Chicago Press.
- Wright, S. 1978. *Evolution and the Genetics of populations. Vol. 4. Experimental Results and Evolutionary Dedductions*. University of Chicago Press.
- Wyatt, R., 1992. *Ecology and Evolution of plant reproduction*. Chapman & Hall. Londres.
- 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.
- Wyatt, R. 1988. Phylogenetics aspects of the evolution of self-pollination. In *Plant Evol. Biol.* (eds. L.D. Gottlieb & S.K. Jain). pp. 109-131. Chapman & Hall, New York.
- Yahara, T. 1992. Graphical analysis of mating system evolution in plants. *Evolution* 46: 557-561.