

48
2 ej^o



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**TASA DE ENTRECruzAMIENTO, VECINDARIO
GENETICO Y TAMAÑO EFECTIVO DE LA POBLACION
EN Datura stramonium L. (Solanaceae).**

T E S I S

PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A:

EDUARDO CUEVAS GARCIA



DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES



MEXICO D. F. FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

1996

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México



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
AVENIDA DE
MEXICO

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

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Tasa de entrecruzamiento, vecindario genético y tamaño efectivo
de la población en Datura stramonium L. (Solanaceae).

realizado por Eduardo Cuevas García

con número de cuenta 8621375-8 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Juan Servando Muñoz Farfán

Propietario

Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns

Propietario

Dr. César Augusto Domínguez Pérez Mejada

Suplente

Biol. Eduardo Morales Guillaumin

Suplente

Biol. Roberto Arturo Cabrales Vargas

Consejo Departamental de Biología

CONTENIDO

	Pag
Resumen	I
Agradecimientos	II
1.- Introducción General	I
1.1 Deriva Génica	1
1.2 Tamaño Efectivo Poblacional	2
1.3 Vecindario Genético	4
1.4 Flujo Genico	6
1.5 Sistema de Apareamiento	6
1.6 Evolución del sistema de apareamiento	9
2.- Objetivos	10
3.- Sistema de estudio	11
3.1 Descripción de la especie	11
3.2 Zona de estudio	12
3.3 Historia Natural de la polinización por estingidos	13
3.4 Polinizadores de <i>D. Stramonium</i> en dos localidades de México	15
4.- Método	17
4.1 Tasa de polinización cruzada	17
4.2 Vecindario genético y Tamaño efectivo de la población	18
4.2.1 Densidad efectiva	21
4.2.2 Movimiento de polen	21
4.2.3 Movimiento de semillas	22
5.- Resultados	23
5.1 Tasa de polinización cruzada	23
5.2.- Área del vecindario genético y Tamaño efectivo	25
6.- Discusión y Conclusiones	31
6.1 Tasa de polinización cruzada	31
6.2 Área del vecindario genético y Tamaño efectivo	33
7.- Literatura citada	37

**A mi padre por su optimismo
A mi jefa por querernos tanto.**



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
P r e s e n t e

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Tasa de entrecruzamiento, vecindario genético y tamaño efectivo
de la población en Datura stramonium L. (Solanaceae).

realizado por Eduardo Cuevas García

con número de cuenta 0621375-8 , 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. Luis Enrique Fguarte Fruns

Propietario

Dr. César Augusto Domínguez Pérez Tejada

Suplente

Biol. Eduardo Morales Guillaumin

Suplente

Biol. Roberto Arturo Cabrales Vargas

Consejo Departamental de Biología

[Firma manuscrita]
C. D. B. 1981

Resumen

En este estudio se estimó la tasa de polinización cruzada, el área del vecindario genético y el tamaño efectivo de la población en la planta anual *Datura stramonium*, en el estado de Morelos. Para estimar la tasa de polinización cruzada se usó como marcador genético morfológico el color de tallos y flores, que es determinado por un gen con dos alelos que se segrega de forma mendeliana. La tasa de polinización cruzada se estimó a nivel poblacional, así como para cada planta en particular, analizando la progenie de veinte plantas homocigas recesivas. La tasa de polinización cruzada solo se estimó en la población de Ticumán debido a que en la población de Santo Domingo no se encontraban presentes las dos variedades morfológicas necesarias para la estimación con el método empleado.

Con el fin de estimar el área de los vecindarios genéticos y tamaños efectivos de las poblaciones, se estimó el flujo génico por medio del movimiento de polen y semillas. El movimiento de polen se estimó por medio de medidas directas de la distancia de vuelo de los polinizadores, así como con polvos fluorescentes. En el caso de la dispersión de semillas solo se consideró la dispersión primaria, por medio de trampas de plástico colocadas por debajo de las plantas madres.

La tasa promedio de polinización cruzada de la población de Ticumán fue de 17.1%, observándose gran variabilidad entre plantas. Dos plantas presentaron una tasa de cero y cuatro más tuvieron una tasa de más del 50%, el resto presentaron valores menores del 10%. La tasa promedio de polinización cruzada de la población es mayor que el valor reportado para otras poblaciones naturales de esta especie en Carolina del Norte (E.U.A.) empleando el mismo método, lo que sugiere que factores como la abundancia y eficiencia de los esfingidos como polinizadores, podría producir las diferencias.

El área del vecindario genético fue de 15.39 m² y $N_e = 6.19$ individuos en Ticumán y de 24.043 m², $N_e = 8.91$ en Santo Domingo (empleando el movimiento de polen con polvos fluorescentes) y de $A = 35.01$ m², $N_e = 14.07$ y de 22.21 m², $N_e = 8.92$ individuos, respectivamente empleando el movimiento de polen con medidas de vuelo de los polinizadores.

Los valores de los vecindarios y de los tamaños efectivos, se encuentran dentro del promedio de las estimaciones realizadas para otras plantas anuales. Sólo el tamaño del vecindario genético de la población de Ticumán, obtenido con las medidas de vuelo de los polinizadores, se encuentra por arriba del promedio de dichas estimaciones. Esto puede deberse al tipo de polinizadores que visitaron las flores de *D. stramonium*.

AGRADECIMIENTOS

Debo mencionar que sin la motivación y dirección del Dr. Juan Núñez Farfán este trabajo no hubiera sido realizado, gracias por transmitirme un poco de inquietud científica. Al Dr. César Domínguez le agradezco el tiempo e interés que mostró en el trabajo. Al Dr. Luis Eguiarte por sus sugerencias que ayudaron a mejorar el trabajo. Al casi Dr. Eduardo Morales le agradezco la disposición para revisar mi manuscrito. Por último y no por ello menos importante quiero darle mi más sincero agradecimiento al Biol. Roberto Cabrales quien con su entusiasmo, y consejos teórico-prácticos me ayudó en los momentos críticos para mí y le dedicó buena parte de su tiempo a esta tesis, gracias.

Esta tesis forma parte del proyecto: "Evolución del sistema reproductivo en especies del género *Datura*: filogenia y adaptación", el cual es financiado por el CONACYT con el número de proyecto 0154P-N9506. Por lo que agradezco a CONACYT la ayuda económica brindada para la realización de esta tesis.

A mis cuates del L.I.P.A. que me ayudaron no sólo en asuntos académicos. A Martín por su ayuda logística e humanística, a Raúl Cueva por sus "asesoradas", a Gina y Raúl A. por sus sugerencias a los manuscritos, a mi tocayo, Cristina, Ceci y el Fer por ser aliviados cuando uno pregunta cualquier cosa, gracias.

También le agradezco a mi guerita por compartir más que una relación conmigo, su vida.

1.- INTRODUCCIÓN

La teoría de la evolución por selección natural propuesta por Darwin, implica un cambio neto direccional en una o varias de las características de los individuos de una población. Este proceso da como resultado que se acumulen pequeños cambios graduales a lo largo de muchas generaciones en la población o en la especie (Endler 1986).

Para que la selección natural pueda operar es necesario que la variación esté relacionada con la adecuación del organismo. Por último, estas características deben ser heredables para que exista un cambio genético en la población por selección natural (Endler 1986). No obstante que la selección natural, es la única fuerza evolutiva capaz de producir adaptaciones en los organismos, existen otros procesos involucrados en la evolución como son: migración, mutación, sistema de cruce y deriva génica (Hartl y Clark 1989). La importancia de cada proceso en una población está determinada por factores como el tamaño de la población, la variabilidad genética y el tipo de reproducción. En este estudio centraremos la atención en dos de estos procesos: la deriva génica y el sistema de cruce. La deriva génica es de importancia en las plantas, en especial en especies colonizadoras, ya que pueden fundar poblaciones pequeñas a partir de uno o pocos individuos (Baker 1967). El sistema reproductivo de las plantas (dada su condición sesil) en interacción con la selección natural determina la evolución del sistema de apareamiento de las poblaciones

1.1. DERIVA GÉNICA

De todas las fuerzas evolutivas podemos considerar a la deriva génica como la de mayor relevancia en poblaciones pequeñas. La deriva génica se define como la fluctuación aleatoria de las frecuencias génicas, y tiende a disminuir la variación genética dentro de las poblaciones por lo que las probabilidades de fijación de ciertos genotipos, que no necesariamente son los más adaptativos, aumentan dejando pocas posibilidades para que la selección natural pueda actuar (Ridley 1993). En situaciones extremas la deriva génica puede llevar a la extinción de las poblaciones debido a la pérdida de variabilidad. La intensidad con la que actúa la deriva génica está inversamente

relacionada con el tamaño de la población, es decir, mientras más pequeña sea la población mayor será la fuerza con la que actúe (Hartl y Clark 1989).

1.2. TAMAÑO EFECTIVO POBLACIONAL

El estimador de la magnitud de la deriva genética en una población es el denominado tamaño efectivo poblacional (N_e), que representa al número de individuos reproductivos en una población ideal que tendrían la misma magnitud de deriva genética que la población real estudiada. Existen varias formas de calcular el N_e , una de ellas basada en el incremento en el índice de fijación (F), o también el N_e puede estimarse por medio de la varianza en el cambio de las frecuencias alélicas, o mediante la tasa de pérdida de la heterocigosis (Hartl y Clark 1989).

En las estimaciones que se han realizado del cociente N_e/N , se observa que éste tiende a ser menor de 1, indicando que no todos los individuos contribuyen reproductivamente de igual forma (Heywood 1986). Para el caso de plantas anuales, existe una correlación del orden del 90% entre el tamaño de la planta y su fecundidad, esto indica que el tamaño de la planta es el primer determinante del potencial reproductivo para este tipo de plantas (Mack y Harper 1977, Heywood 1986). La variación estocástica en el tamaño de las plantas influye de manera negativa en el número efectivo de individuos, puesto que los individuos más grandes contribuyen con más semillas a la siguiente generación en relación a los individuos pequeños (Gottlieb 1977). El valor máximo del cociente reportado para plantas anuales sin endogamia es de 0.67 en *Agrostemma githago* y *Cicendia filiformes*. El valor mínimo se observó en *Kickxia elatne* y fue de 0.14 (ver Heywood 1986). Podemos observar, que sin endogamia, el tamaño efectivo de la población representa entre el 14 y 67% de la población. En cambio con endogamia los valores N_e/N , van de 0.07 a 0.511% de la población (ver tabla 1). Un ejemplo particular de la reducción del tamaño efectivo en la población, es el de *Datura stramonium* (Solanaceae) en México, D.F., dada por la variación individual en fecundidad. Empleando el tamaño de las plantas (número de frutos) como variación individual de la fecundidad, el cociente N_e/N , sin endogamia ($F=0$) fue de 0.243 y con endogamia completa ($F=1$), este cociente tomó un valor de 0.138 (Cabrales 1991). Al considerar el número de semillas por planta, es decir, una aproximación más fina de la variación de fecundidad individual, el cociente N_e/N fue de 0.101 con ($F=0$) y de

0.053 con (F=1) (Cabrales 1991). Por lo que el potencial de deriva genica es alto en poblaciones de plantas anuales

Tabla 1. Estimaciones de la relación entre el tamaño efectivo (N_e) y el tamaño poblacional (N) en plantas anuales. (Tomado de Heywood 1986).

N_0 = tamaño de la muestra, con el índice de fijación (F) de 0 (apareamiento aleatorio) y de 1 (apareamiento endogámico).

El cociente N_e/N se calculó a partir de la siguiente fórmula

$$N_e/N = 1 / [(1+F) (\sigma_b^2 / \mu_b^2) + 1] \text{ donde}$$

σ_b^2 = varianza del potencial de fecundidad y μ_b = promedio del potencial de fecundidad

Especie	No	N_e/N F=0	N_e/N F=1
<i>Agrastemma githago</i>	141	0.676	0.510
<i>Anagallis minima</i>	229	0.413	0.260
<i>Bidens cernua</i>	64	0.511	0.343
<i>Bidens tripartita</i>	100	0.517	0.349
<i>Blackstonia perfoliata</i>	180	0.212	0.119
<i>Cardamine hirsuta</i> (dunas)	122	0.585	0.414
<i>Cardamine hirsuta</i> (arcillas)	99	0.376	0.232
<i>Centaureum erythrae</i>	173	0.379	0.234
<i>Chaenorhinum minus</i>	149	0.188	0.104
<i>Cicendia filiformis</i>	110	0.676	0.511
<i>Crassula tillaea</i>	92	0.605	0.433
<i>Damasonum alisma</i>	111	0.485	0.321
<i>Kickxia elatine</i>	83	0.265	0.152
<i>Kickxia spuria</i>	82	0.140	0.075
<i>Lapsana communis</i>	122	0.379	0.23
<i>Legousia hybrida</i>	169	0.194	0.108
<i>Linum catharticum</i>	252	0.146	0.079
<i>Matricaria matricarioides</i>	184	0.31	0.19
<i>Moenchia erecta</i>	217	0.62	0.45
<i>Myosurus minimus</i>	100	0.63	0.46
<i>Papaver dubium</i>	529	0.251	0.144
Promedio	X	0.4075	0.2722

Para estimar el N_e en poblaciones naturales, deben cumplirse los siguientes supuestos: 1) el organismo debe ser diploide, 2) presentar reproducción sexual, 3) que sea posible la autofecundación, 4) los apareamientos deben ser aleatorios, 5) el número de hijos debe seguir una distribución aleatoria, 6) las sobrevivencias deben ser aleatorias respecto al genotipo, 7) presentar generaciones discretas, 8) la población debe tener límites claramente definidos, y 9) no debe actuar ninguna fuerza evolutiva (Hartl y Clark 1989). Adicionalmente, si los supuestos no se cumplen se deben hacer algunas consideraciones (Crawford 1984). Cuando se trata de plantas dioicas es necesario conocer el número de machos y hembras reproductivos de la población (Wright 1969). En especies que no presentan poblaciones bien delimitadas geográficamente la estimación del N_e se complica, al no presentar una estructura de islas y presentar aislamiento por distancia por lo que la población no es panmictica sino que los individuos más cercanos tienden a aparearse entre sí más frecuentemente de lo que podría esperarse por simple azar (Wright 1943). Para las poblaciones de estas especies, se han propuesto algunas fórmulas en las que se ha demostrado que el N_e es el mismo que para una población con generaciones discretas que tenga la misma varianza y el mismo número de individuos entrando en cada generación, por lo que sólo se debe agregar a la fórmula de generaciones discretas el tiempo de generación (Hill 1979).

1.3. VECINDARIO GENÉTICO

El modelo de aislamiento por distancia establece que si una población está continuamente distribuida sobre un área muy grande, y si la población es más grande que el rango en el cual se desplazan los individuos o los gametos, ésta se puede diferenciar localmente en grupos (vecindarios) (Wright 1943). Dichos vecindarios se considera que son panmicticos. Al existir varios vecindarios dentro de una población, la deriva génica llevará hacia una diferenciación azarosa entre dichos vecindarios cuando éstos están constituidos por veinte individuos o menos (Wright 1946). Wright menciona que es posible determinar una distancia con una cierta varianza en longitud y latitud, donde se encuentran los ancestros de un individuo ubicado en un lugar determinado. Así, se podría definir un área dentro de la cual se pueden encontrar a ambos progenitores de un individuo ubicado en el centro de dicha área. A dicha área se le considera como el vecindario genético, el cual es equivalente a la unidad

panmictica. Finalmente, el producto de dicha area y el numero de individuos reproductivos, estima el limite superior del tamaño efectivo de una población (ver Eguarte *et al.* 1994).

Las estimaciones de los vecindarios genéticos y de los tamaños efectivos para algunas plantas herbáceas son areas menores a 570 m² con un área promedio de 26 m² y un tamaño efectivo promedio de 107 individuos (ver tabla 2). Estos dos parámetros (área del vecindario y tamaño efectivo), pueden modificarse en parte por el tipo de polinizadores. En las estimaciones con *Senecio* spp. se observa que cuando los polinizadores fueron abejas se obtuvo un área de 4 m² y un N_e de 16 individuos, mientras que cuando los polinizadores fueron lepidópteros ambos valores aumentaron considerablemente (A= 314 m², N_e= 3573) (ver tabla 2).

Tabla 2. Vecindarios Genéticos (A) y Tamaños efectivos (N_e) de la población en plantas herbáceas (Tomado de Crawford 1984).

Planta	A en m ²	N _e	Referencias
<i>Linanthus parryae</i>	2.6-260	14-27	Wright 1943
<i>Phlox pilosa</i>	11-21	75-282	Levin y Kerster 1968
<i>Lithospermum carolinense</i>	4-26	2-7	Kerster y Levin 1968
<i>Liatris aspersa</i>	17-30	30-191	Levin y Kerster 1969
<i>Liatris cylindracea</i>	33	165	Schaal y Levin 1978
<i>Viola</i> spp.	19-57	167-547	Beattie y Culver 1979
<i>Primula veris</i>	20-30	5-200	Richards y Ibrahim 1978
<i>Lupinus texensis</i>	2.8-6.3	42-95	Schaal 1980
<i>Senecio</i> spp. polinizador (abejas)	0.7-7.3	8-24	Schmitt 1980
<i>Senecio</i> spp. polinizador (mariposas)	57-572	993-6154	Schmitt 1980
<i>Lupinus albus</i>	-----	36	Zimmerman 1982
<i>Thermopsis montana</i>	-----	132	Zimmerman 1982
Promedio ¹	60.43	93.27	
Promedio ²	85.78	383.29	

¹ = promedio con todos los valores

² = promedio sin considerar a *Senecio* spp. cuando los polinizadores fueron lepidópteros

1.4. FLUJO GÉNICO

Para poder estimar el área del vecindario genético es necesario conocer la varianza axial de la dispersión de los genes, que en el caso de las plantas está dado principalmente por el movimiento de polen y semillas, así como la dispersión asexual por propagulos que realizan algunas especies (Levin y Kerster 1974).

El movimiento de polen en algunas angiospermas está dado por el viento, pero una parte importante depende de polinizadores que pueden ser específicos para un cierto grupo de plantas (Barrett y Eckert 1990). El comportamiento del polinizador así como la densidad de plantas presentes en la población, son características que influyen en el movimiento del polen. En el caso particular de flores polinizadas por abejas, se ha observado que éstas realizan vuelos más cortos en aquellos sitios donde la densidad de plantas es mayor (Levin y Kerster 1969).

La dispersión de semillas involucra generalmente dos procesos, por un lado la dispersión primaria que puede estar dada por simple gravedad, por el agua, animales o el viento, y por otro la dispersión secundaria que se inicia en la superficie del suelo de donde el viento, el agua o animales mueven nuevamente a las semillas (Fenner 1985).

Los niveles altos de flujo génico incrementan el tamaño efectivo de las poblaciones y reducen la diferenciación genética entre poblaciones. Los niveles bajos de flujo génico disminuyen la variación genética dentro de las poblaciones (Hamrick 1987, Slatkin 1987) y aumentan la diferenciación genética entre poblaciones. En algunos casos extremos, la ausencia de flujo génico propicia la formación de nuevas especies por mecanismos de aislamiento reproductivo.

1.5. SISTEMAS DE APAREAMIENTO

Dentro de la diversidad de sistemas de apareamiento que presentan las angiospermas se han reconocido tradicionalmente dos grupos principales: 1.- La polinización cruzada, (t) que implica movimiento de polen y fertilización de gametos entre flores de plantas distintas. 2.- La autogamia, que se define como la autofecundación que ocurre en una flor hermafrodita, dentro de la cual se incluye a la geitonogamia que implica movimiento de polen y fecundación entre flores de una misma planta (Barrett y Eckert 1990).

Los estudios del sistema de apareamiento en plantas han centrado su atención en comparar la frecuencia relativa de hijos producto de polinización cruzada y autofecundación (Barrett y Harder 1996). Uno de los propósitos de este enfoque es ver cómo se afecta la adecuación de los organismos producto de autofecundación por depresión endogámica. Para entender el concepto de depresión endogámica es necesario mencionar que al apareamiento que ocurre entre individuos relacionados genéticamente se le conoce con el nombre de endogamia (Falconer 1981), y la disminución en la adecuación de la progenie producida por cruces endogámicas se le conoce con el nombre de depresión endogámica. La depresión por endogamia puede estimarse comparando las adecuaciones relativas promedio de las progenies derivadas por autofecundación y de polinización cruzada (Lande y Schemske 1985). Por otro lado la estimación de t es importante ya que es la principal determinante de la diversidad genética dentro de las poblaciones y entre ellas (Barrett y Harder 1996).

Las primeras estimaciones cuantitativas de t se realizaron en plantas cultivadas, principalmente autopolinizables, usando marcadores morfológicos, los cuales proporcionan información directa sobre el flujo de genes (ver Barrett y Eckert 1990). Uno de los principales problemas al usar esta técnica es la dificultad de encontrar este tipo de marcadores en muchas especies de plantas, además de que se expresan de forma dominante lo que reduce el poder del análisis estadístico. Además, existe la posibilidad de que los marcadores morfológicos afecten el proceso de apareamiento aleatorio (ver Barrett y Eckert 1990).

Por otra parte, el uso de marcadores morfológicos en las poblaciones naturales permite realizar mediciones directas del flujo génico y evitar las complicaciones asociadas con las medidas indirectas como las correlaciones entre el movimiento del polinizador y el movimiento del polen, ya que existen evidencias de que las correlaciones no siempre son precisas (Handel 1983).

Actualmente se han desarrollado algoritmos para estimar la tasa de polinización cruzada basados en el empleo de aloenzimas las cuales, en muchos casos, presentan un gran polimorfismo y codominancia. Existen estimaciones basadas en un sólo marcador genético (unilocus), y procedimientos más precisos (multilocus) que incrementan la probabilidad de detectar eventos de polinización cruzada (Ritland y Jain 1981).

En las estimaciones realizadas de t se ha encontrado variación entre poblaciones de la misma especie (ver Jain 1976). Esta variación puede deberse a factores genéticos que influyen directamente el tipo de

apareamiento. En *Borago* spp., el sistema de autocompatibilidad está controlado poligénicamente y los individuos heterócigos son autocompatibles mientras que los homócigos requieren de la polinización cruzada (ver Jain 1976).

Por otra parte se ha propuesto que la autogamia o autofecundación, es desventajosa porque restringe el flujo génico y propicia un aumento en la probabilidad de expresión de alelos recesivos desventajosos de un individuo, por el aumento de la homocigosis (Solbrig 1976).

Las plantas cuentan con varias estrategias para impedir la autofecundación como los sistemas genéticos de auto-incompatibilidad, la maduración a distintos tiempos de sus órganos sexuales, (dicogamia), la separación espacial entre los órganos sexuales (hercogamia), y la separación de los sexos en distintas flores dentro de la misma planta o en distintas plantas (monoclinas y diclinas) (Wilson 1983).

Las poblaciones que presentan altos valores de autofecundación, podrían alcanzar altos niveles de depresión endogámica en pocas generaciones (Arthur y Rana 1973, Mitchel Olds y Waller 1985, Núñez-Farfán 1991). Sin embargo, la depresión endogámica puede reducirse de forma considerable por medio del fenómeno conocido como la purga génica (Falconer 1981, Lande y Schemske 1985). El concepto de purga génica se aplica cuando aquellas características que son nocivas para los individuos no pasan a la siguiente generación debido a que los individuos que las presentan no alcanzan la etapa reproductiva, y si lo logran, dejan poca descendencia. Cuando algunos de los individuos producidos por cruces endogámicas, son eliminados de la población, la frecuencia de los genes deletéreos disminuye y por lo tanto los niveles de depresión endogámica (Falconer 1981). No obstante que la autopolinización tiene desventajas asociadas, puede ser la única forma de reproducción sexual para especies colonizadoras cuando sus polinizadores no se encuentran presente en el nuevo hábitat, fenómeno que se conoce como la regla de Baker (1967), o en eventos de fundación de una población con uno o pocos individuos (Jain 1976).

A partir de la morfología floral se pueden hacer inferencias sobre los niveles de autofecundación y de polinización cruzada, ya que la autofecundación sólo es posible en plantas hermafroditas o monoicas. Las plantas dioicas y algunas heterostilicas deben recurrir a la polinización cruzada (Charlesworth 1993). Atributos biológicos como la presencia de néctar, el tamaño de las flores o la separación temporal de los órganos sexuales, por mencionar algunas características, pueden dar una idea del tipo de polinización y del sistema de apareamiento.

En algunas especies, sin embargo, se ha encontrado una tasa mayor de autofecundación de lo que podría esperarse por su biología floral (como Horovitz y Harding, 1972 en *Lupinus nanus*, Motten y Antonovics, 1992 en *Datura stramonium*).

1.6. EVOLUCIÓN DEL SISTEMA DE APAREAMIENTO

Fisher (1941) fue el primero en proponer un modelo de evolución del sistema de apareamiento en plantas. Su modelo establece que en una población con polinización cruzada la aparición de un mutante que se autofecunde, sin que ocurriera descuento de polen (esto 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 sólo aportan su polen para entrecruza. A esto se le conoce como ventaja automática.

Para Lande y Schemske (1985) el componente principal que determina el sistema de cruce es la magnitud de la depresión endogámica, δ . Cuando éste parámetro es menor de 0.5 se espera que la población evolucione hacia la autofecundación; por el contrario cuando éste 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 aun cuando el costo sea muy elevado (Lloyd 1979).

Schemske y Lande (1985) pusieron a prueba su modelo usando datos publicados sobre la tasa de polinización cruzada (t) empleando aloenzimas en 55 especies de plantas. Los resultados mostraron que 31% de las especies analizadas tuvieron niveles intermedios de (t), mientras que el resto son autógamias o alógamas estrictas. Lande y Schemske mencionan que la baja proporción de plantas con niveles intermedios de polinización cruzada es evidencia de que las plantas están evolucionando hacia alguna de las categorías que consideran como sistemas de apareamiento evolutivamente estables. En una revisión con 129 especies, Barrett y Eckert (1990), encontraron resultados que apoyan dicha hipótesis. Sin embargo, la distribución bimodal en los sistemas de apareamiento (autofecundación y polinización cruzada) parece tener una fuerte relación con el síndrome de polinización y con la filogenia (Aide 1986). Las especies polinizadas por viento presentan una clara distribución

bimodal, mientras que las especies polinizadas por animales no, debido a que estas especies se ven más influenciadas por factores ambientales que afectan la abundancia y el comportamiento de los polinizadores (Aide 1986).

Existen modelos que incorporan la competencia del polen en los estigmas, donde la posibilidad de que exista la polinización cruzada depende de la producción de polen y de la habilidad de obtener este polen para la polinización cruzada y la autofecundación (Holsinger 1991). En estas plantas de sistema de cruce mixto el éxito reproductivo está en función de la frecuencia y viabilidad de los genotipos de autofecundación y de polinización cruzada, así como de la densidad de éstos. Por lo que en poblaciones más densas la probabilidad de remover polen se incrementa al igual que la probabilidad de polinización cruzada. Lo novedoso de este modelo es que incluye la competencia del polen en los estigmas y da importancia a la densidad de individuos para la evolución de los sistemas reproductivos.

En teoría, cuando se consideran varios factores que contribuyen a la evolución de los sistemas reproductivos, como la depresión endogámica, la tasa de autofecundación y el costo del entrecruzamiento, un sistema mixto de apareamiento puede ser evolutivamente estable (Yahara 1992).

2. OBJETIVOS

En esta investigación se plantearon los siguientes objetivos :

- 1- Estimar la tasa de polinización cruzada en *Datura stramonium* por medio de un marcador genético morfológico en una población del Estado de Morelos y determinar el sistema de apareamiento en esta población.
- 2.- Estimar el área del vecindario genético y el tamaño efectivo de la población en esta especie en dos localidades del Estado de Morelos con la finalidad de conocer la importancia de la deriva génica en estas poblaciones.

3. SISTEMA DE ESTUDIO

3.1. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

Datura stramonium es una hierba anual, perteneciente a la familia Solanaceae que sólo se reproduce por semillas. Tiene un crecimiento indeterminado llegando a alcanzar los 2 m de altura. Presenta ramificaciones dicotómicas, y en cada ramificación se desarrolla una yema floral. Sus flores son solitarias, hermafroditas y autocompatibles. La corola es tubular con borde pentadentado y puede medir de 5 a 12 cm de longitud, su color puede ser blanco o violeta. La flor presenta 5 estambres insertados en la base de la corola, el estigma es bilobulado y la flor tiene un nectario en la base del ovario. La concentración de azúcares del néctar va del 10 al 20% (Núñez-Farfán 1991). Las flores abren al atardecer y el estigma es receptivo hasta la mañana siguiente. Su fruto es una cápsula ovoide espinosa con cuatro valvas, que contiene numerosas semillas.

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

D. stramonium es una de las especies del género *Datura* que ha sido usada en estudios de genética, y en especial en estudios citogenéticos (estudio de mutaciones cromosómicas y poliploidías) y su posible importancia en la evolución de plantas (Blakeslee 1921).

En estudios de ecología evolutiva ha sido usada para estudiar la interacción de la planta con sus herbívoros, (Núñez-Farfán y Dirzo 1994) el sistema de cruce (Motten y Antonovics 1992, Núñez-Farfán *et al* 1996) y aspectos demográficos y de historia natural (Cabrales 1991).

D. stramonium presenta ciertas características que la hacen un buen sujeto para estudiar procesos evolutivos y en particular la deriva génica, ya que es una planta colonizadora que presenta poblaciones que

forman por lo general parches pequeños. Presenta características florales que hacen posible el estudio del sistema de cruce, y su relativa abundancia en el centro de México facilita su estudio.

3.2. ZONA DE ESTUDIO

Las poblaciones que se estudiaron en el presente trabajo se encuentran localizadas en el Estado de Morelos, México. La primera población se localiza en las afueras del poblado de Ticumán a una altura sobre el nivel del mar de 961 m. La vegetación dominante es del tipo selva tropical caducifolia con una temperatura promedio de 23.1°C y una precipitación promedio anual de 802.1 mm.

La segunda población estudiada se encuentra en el poblado de Santo Domingo y se localiza a una altura de 1840 m sobre el nivel del mar, con una vegetación del tipo de bosque de pino-encino con una temperatura promedio anual de 19.9 ° C y precipitación promedio anual de 1463.2 mm.

La población de Ticumán se escogió debido a que en ella se encuentran presentes las dos variedades de *Datura stramonium*, requisito indispensable para poder estimar la tasa de polinización cruzada. Además de ser una población relativamente grande, ya que es común encontrar parches pequeños con pocos individuos (Núñez-Farfán, J. com. pers). La presencia de las dos variedades en una población no es muy común en el centro de México, ya que por lo regular las poblaciones están formadas por la variedad *tanula* que presenta tallos rojizos y flores violetas.

La población de Santo Domingo se eligió debido a que presenta una distribución, y condiciones climáticas distintas respecto a las de Ticumán.

3.3. HISTORIA NATURAL DE LA POLINIZACIÓN POR ESFÍNGIDOS

De todas las formas de polinización, la que transporta mayores cantidades de polen a grandes distancias es la polinización por viento, sin embargo, sólo una mínima parte alcanza su objetivo final, el estigma. Una de las consecuencias de este tipo de polinización es la ampliación del tamaño efectivo de polinización cruzada, dando por resultado una mayor variabilidad genética intrapoblacional (Hamrick 1987). Por otra parte, el origen de la polinización por insectos coincide con la diversificación de las angiospermas, y muy probablemente parte del éxito evolutivo de estas plantas se deba a que éste tipo de polinización es más preciso, por lo que no requiere transportar grandes cantidades de polen como lo hace el viento (Pellmyr 1992). La polinización por animales puede aumentar las tasas de especiación facilitando el desarrollo de mecanismos de aislamiento reproductivo basados en la variación geográfica, morfológica y en la interacción entre las plantas y sus polinizadores (Bawa 1990). Se ha encontrado que la polinización biótica está asociada con niveles altos de riqueza de especies a nivel de familia de plantas, con respecto a las que presentan polinización abiótica (Erickson y Bremer 1992).

De acuerdo a las características florales podemos inferir que polinizadores pueden verse atraídos hacia algún tipo de flor(es) en particular.

En el caso particular de las flores de *D. stramonium*, éstas coinciden con las características del síndrome de polinización por esfíngidos. Presentan flores actinomorfas con corola tubular, un aroma dulce, antesis crepuscular, presencia de néctar, así como el color de sus flores que pueden ser blancas o violetas (Faegri y van der Pijl 1966). Existe el riesgo de aceptar de forma literal los síndromes, por lo que los autores mencionan que sus conclusiones son sólo hipótesis que requieren de verificación y de observaciones particulares para cada especie (Faegri y van der Pijl 1966).

Los esfíngidos son una familia de insectos perteneciente al orden de los Lepidópteros. Los esfíngidos se caracterizan por presentar alas delanteras largas y aerodinámicas, y por que usualmente presentan ornamentaciones a ambos lados del tórax, lo que los distingue de otros lepidópteros (D'abrera 1986). Un gran

numero de especies presentan una proboscis muy larga (se han reportado hasta de 30 cm en *Xanthopan morgani*, D'abrera 1986), lo que les permite alcanzar el néctar de flores tubulares de manera similar a como lo hacen los colibríes (D'abrera 1986). La mayoría de las especies de esfingidos presentan hábitos nocturnos o crepusculares, aunque existen especies de hábitos diurnos (D'abrera 1986).

Las flores con el síndrome de polinización por esfingidos son conocidas por sus fuertes olores que producen generalmente durante la noche, lo cual coincide con el periodo de mayor actividad de los esfingidos. Se ha propuesto que los esfingidos probablemente asocian el olor de la flor con la presencia de néctar (Erhardt 1988, Heath y Landolt 1992) lo que concuerda con el sentido olfativo bien desarrollado que presentan. Esta atracción parece servir solo para distancias cortas, ya que a grandes distancias no se ha encontrado que exista una atracción química (Nilsson 1992).

El aroma de las flores ha sido descrito de una manera vaga y subjetiva. En el caso particular de flores polinizadas por esfingidos su aroma ha sido definido como "dulce," aunque ya existen caracterizaciones más precisas con base a compuestos químicos (Knudsen y Lars 1993).

Por ser buenos voladores pueden recorrer grandes distancias y se considera que existe poca variación en cuanto al número de especies de esfingidos que se pueden encontrar dentro de grandes áreas. Podemos resumir a tres las características que diferencian a los esfingidos de otros lepidópteros polinizadores, éstas son: hábito nocturno, proboscis larga y el hecho de que permanecen revoloteando en la flor mientras la visitan.

La tercer característica se refiere a la diferencia que existe con respecto a la familia Noctuoidea, en la cual sus miembros se detienen con sus patas cuando visitan una flor. La relación entre el tamaño del esfingido con respecto al de la flor es de gran importancia para que ocurra la polinización, ya que si el esfingido es muy grande al igual que su proboscis puede alcanzar el néctar sin necesidad de llegar a tocar los órganos reproductivos de la flor, comportándose como un ladrón de néctar para algunas especies de plantas (Nilsson 1992). Por ello, podemos hablar de que existe un intervalo de tamaños de proboscis de esfingidos para cada especie de planta para que ocurra la polinización. La polinización por esfingidos se presenta con mayor frecuencia en plantas con floración

vespertina o nocturna, lo que ocurre más a menudo en regiones secas y cálidas donde las altas temperaturas durante el día, representan condiciones poco favorables para la floración y la polinización (Stebbins 1970).

Un factor que determina la actividad de los esfingidos es la temperatura. Se ha visto que su actividad disminuye conforme disminuye la temperatura (Martínez del Río y Búrquez 1986), mientras que otros visitantes como los abejorros (*Bombus* spp.) (Hymenoptera) continúan con la misma actividad bajo las mismas condiciones ambientales (Murcia 1990).

Entre los insectos que visitan las flores de *D. stramonium* se ha reportado la presencia de abejas melíferas que generalmente colectan polen. Sin embargo no existe certeza de que promuevan la fecundación cruzada (Sharma 1972). Aún en el caso de que los polinizadores no sean muy efectivos, su actividad puede tener efectos en la biología reproductiva en plantas en las que existe una limitación de polen (Campbell 1985). En el género *Datura* se han reportado algunas especies de esfingidos que visitan sus flores, como *Manduca quinquemaculata*, *M. sexta* e *Hyles lineata* (Lepidóptera) (Núñez-Farfán 1991). En estos esfingidos se ha detectado polen en la proboscis, cabeza y otras partes del cuerpo, por lo que se les considera que pueden tener un papel importante como polinizadores (Grant y Grant 1983).

3.4. POLINIZADORES DE *D. STRAMONIUM* EN DOS LOCALIDADES DE MÉXICO

A diferencia de las observaciones en donde se mencionan los esfingidos como polinizadores dentro de la misma planta, produciendo geitonogamia (Grant y Grant 1983), nuestras observaciones en las poblaciones de Ticumán y Santo Domingo, indican que los esfingidos visitan varias flores por planta y muchas plantas dentro de una población.

Los esfingidos observados que visitaron las flores de *D. stramonium* en ambas poblaciones llegaron aproximadamente a las 19:00 hrs, cuando el sol acababa de ocultarse y fueron vistos en la población durante una hora. Este intervalo de actividad tan corto ha sido reportado en otras especies de esfingidos (Nilsson 1992).

El esfíngido que visitó las flores de *D. stramonium* en la población de Ticuman, Morelos fue identificado como *Sphinx geminus* (Lepidóptera); y probablemente es la misma especie observada en la población de Santo Domingo, Morelos, debido a que existe poca variación dentro de grandes áreas, sin embargo no pudimos comprobar esto.

Por otro lado, se observó que las abejas melíferas permanecían durante un periodo de una hora en la población, de 17:00 a 18:00 hrs aproximadamente. En ocasiones cuando se colectaron flores que ya habían sido visitadas por las abejas, la cantidad de polen en las anteras era notablemente menor con respecto a flores que no habían sido visitadas por éstas. También se usó polvo fluorescente en flores determinadas antes de la llegada de las abejas como un análogo del polen. Se observó que el polvo fluorescente fue almacenado en las escopas de las abejas, aspecto que concuerda con las observaciones reportadas en las que se menciona que las abejas no son buenos polinizadores de *D. stramonium* (Sharma 1972), por lo que sólo se hicieron observaciones parciales, sin realizar otro tipo de observaciones o experimentos que nos permitiera conocer con precisión el papel que juegan las abejas como posibles polinizadores.

4. MÉTODO

4.1. TASA DE POLINIZACIÓN CRUZADA EN *Datura stramonium*.

La característica de presentar dos variedades morfológicas puede usarse como un marcador para estimar la tasa de polinización cruzada. Por medio de esta característica se estimó la tasa de polinización cruzada en la población de Ticumán, Morelos donde se encuentran presentes las dos variedades de *Datura stramonium*.

Para detectar los eventos de entrecruzamiento se analizó la progenie de los frutos (entre cuatro y cinco frutos por planta), provenientes de 20 plantas de tallo verde (homócigo recesivo) al final de la época reproductiva, mes de noviembre de 1994. Cuando las semillas maduraron se les trató con un fungicida (Benlate; ingrediente activo benomilo) y posteriormente con solución de hipoclorito de sodio al 20% para desinfectar las semillas y evitar la contaminación por hongos. 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 hizo un pequeño corte a la altura del micropilo con el fin de acelerar la hidratación y por lo tanto la germinación. Posteriormente fueron sembradas en cajas Petri con agar al 1%. Se colocaron 30 semillas por caja, dos cajas por fruto y cuatro frutos por planta, dando un total de 4800 semillas. Las cajas se mantuvieron en una cámara ambiental con un promedio de 12 horas de luz al día y temperatura promedio de 25°C. Se realizaron censos diarios de las semillas anotando el número de plántulas emergidas y su fenotipo. Es importante mencionar que desde los primeros días se puede distinguir la coloración de la plántula, por lo que no es necesario esperar hasta que tengan flores para poder conocerlo. Para asegurarse de que el color de la plántula (roja o verde) era realmente el que se observaba en los primeros días después de germinar, se transplantaron dos plántulas de cada color de cada fruto a macetas en el invernadero con el fin de corroborar su fenotipo y genotipo (rojas = homócigo dominante y heterócigo, verdes = homócigas recesivas).

Cuando germinaron en promedio el 80% de las semillas de cada fruto (de todos los frutos puestos a germinar), se realizó el conteo total de acuerdo a su color.

La tasa de polinización cruzada t , se calculó a partir de la expresión $t = H/p$ (Allard y Workman 1963), donde H representa a la fracción de individuos heterocigos observados en la progenie, H se calculó dividiendo el número de plántulas rojas, entre el total de plántulas germinadas por fruto. Y p es la frecuencia del alelo marcador que se estimó de la población parental. En este caso el alelo que determina el tallo rojo y flores color violeta. Se estimó p suponiendo que la población se encontraba en equilibrio de Hardy-Weinberg, el cual supone apareamiento aleatorio entre los individuos de la población y ausencia de cualquier fuerza evolutiva.

La tasa de polinización cruzada se estimó para toda la población, así como para cada planta muestreada en particular.

Este modelo es válido si los siguientes supuestos se cumplen:

- 1) No debe haber selección en el locus marcador.
- 2) p debe estimar la frecuencia del alelo marcador en la poza génica.
- 3) Que los individuos de la población intercambien gametos (polen) aleatoriamente respecto de su genotipo y fenotipo.

El tercer supuesto puede violarse si los polinizadores tienen preferencia por algún color de flor, como ocurre en *Ipomoea purpurea* en donde la tasa de polinización cruzada es menor en flores blancas que en rojas (Schloen y Clegg 1985). En *D. stramonium* se ha observado que los polinizadores visitan con la misma frecuencia ambos morfos (Motten y Antonovics 1992), ya que al parecer el olor de las flores es la característica que determina la presencia de los polinizadores.

Sin embargo existen otros fenómenos que pueden afectar el hecho de que las cruces ocurran al azar, como la distribución y fenología de las plantas.

4.2. VECINDARIO GENÉTICO Y TAMAÑO EFECTIVO DE LA POBLACIÓN

Con el objetivo de determinar el potencial de deriva génica se estimó el área del vecindario y el tamaño efectivo de la población en dos poblaciones de *D. stramonium* en el Estado de Morelos.

Para obtener el tamaño efectivo de la población (N_e), primero se calculó el área del vecindario genético (A) para multiplicar este resultado por la densidad de individuos reproductivos, y de esta forma obtener una estimación del límite superior del tamaño efectivo de la población (ver Eguiarte *et al.* 1993).

Para obtener el área del vecindario genético se empleó la fórmula que incorpora la tasa de polinización cruzada (t), propuesta para plantas que presentan un sistema de apareamiento mixto (Levin y Kerster 1971). El área del vecindario (A) se ve afectada por la proporción de individuos producto de la autofecundación (1-t). (Crawford 1984).

$$A = 4 \pi \left[\left(t \sigma_p^2 / 2 \right) + \sigma_s^2 \right]$$

Donde t es la tasa de polinización cruzada, σ_p^2 y σ_s^2 representan la varianza axial del movimiento de polen y semillas, respectivamente.

Cabe aclarar que para la población de Santo Domingo se usó el valor de t obtenido en Ticumán, bajo el supuesto de que éste es similar para ambas poblaciones.

Para obtener el tamaño efectivo de la población se multiplicó el área del vecindario por la densidad de individuos reproductivos ($N_e = A * D$).

El área del vecindario se estimó considerando la varianza axial de la dispersión de polen con polvos fluorescentes, así como con medidas directas de vuelo del polinizador para ambas poblaciones.

Uno de los supuestos del modelo del vecindario genético implica que la distribución de frecuencias de la dispersión de polen y semillas deben distribuirse normalmente (Crawford 1984). En caso contrario debe corregirse la estimación del vecindario dependiendo del tipo de distribución ya sea significativamente leptocúrtica o platicúrtica. Estas correcciones modifican la constante 4 que se incluye en la fórmula del vecindario (Eguiarte 1990).

Para obtener los límites de confianza del vecindario genético y del tamaño efectivo de la población, se utilizó una técnica de re-muestreo conocida como Jackknife (Sokal y Rohlf 1981). Esta técnica permite evaluar la certidumbre de las estimaciones para un parámetro cuya distribución estadística se desconoce. El Jackknife permite hacer pruebas de t de student y así obtener los límites de confianza del estadístico. Este análisis supone que el estadístico se distribuye aproximadamente de forma normal, aunque no las variables individuales en sí. El cálculo de los límites de confianza del área del vecindario y del tamaño efectivo se realizó con los valores de la dispersión del polen, ya que para *D. stramonium* la mayor parte del flujo génico está dado por el movimiento del polen, por lo que se decidió aplicar el análisis a éste componente que es el que más influye en el cálculo del vecindario y del tamaño efectivo de la población. El procedimiento es el siguiente.

(a) Se obtienen los pseudovalores ϕ_i de la siguiente manera:

$$\phi_{i-1} = (A \times n) - (n-1)A_{i-1}$$

donde (n) es el tamaño de la muestra y A_{i-1} es el vecindario genético eliminando cada vez una familia y A es el vecindario real obtenido.

(b) El estadístico de las ϕ_i se obtiene como:

$$\bar{\phi} = \frac{\sum \phi_i}{n}$$

(c) El error estándar aproximado \bar{S}_ϕ es:

$$\bar{S}_\phi = \sqrt{\frac{\sum (\phi_i - \bar{\phi})^2}{n(n-1)}}$$

$$\bar{S}_\phi = \sqrt{\frac{S^2_\phi}{n}}$$

- (d) Los límites de confianza de $\bar{\phi}$ pueden aproximarse usando la distribución (t) de Student (Sokal y Rohlf 1981).

$$\text{Limite inferior } L_i = \bar{\phi} - \left\{ t_{\alpha; n-1} \times S_{\bar{\phi}} \right\}$$

$$\text{Limite superior } L_s = \bar{\phi} + \left\{ t_{\alpha; n-1} \times S_{\bar{\phi}} \right\}$$

Para las estimaciones aquí realizadas, se fijó un α de 0.05

4.2.1 DENSIDAD EFECTIVA.

Para ambas localidades se calculó la densidad de los individuos reproductivos por medio de muestreo usando cuadrantes de 4 x 4 m establecidos aleatoriamente. En Ticuman la población se encontraba a lo largo de la carretera y se establecieron 14 cuadros. En Sto. Domingo la población presentaba una distribución mas homogénea en un área rectangular. Se hicieron un total de 16 cuadros de la misma área que los de la otra población. Los censos se realizaron durante la fase reproductiva de las plantas, en este caso cuando presentaron frutos.

Posteriormente se hizo una corrección de la densidad obtenida, con los valores de densidad efectiva para otra población de *D. stramonium*, donde se considera la varianza individual en fecundidad (Cabrales 1991, Núñez-Farfán 1991).

4.2.2. MOVIMIENTO DE POLEN.

Para obtener las distancias del movimiento de polen se utilizaron polvos fluorescentes que funcionan como análogos del polen. Estos polvos se depositaron en las anteras de una sola flor por planta antes de que ocurriera la antesis, aproximadamente a las 17:30 hrs. El polvo se depositó con un pincel fino cuidando de que no tocara otras partes de la flor, por lo que sólo se usó una mínima cantidad. Esta acción se desarrolló durante el mes de octubre y

cada día sólo se marcó una flor de una planta distinta con el polvo (Sto. Domingo y Ticuman N=30). Se tomaron plantas que ocupaban posiciones centrales en las poblaciones. Por la noche se hacían recorridos con una lámpara de mano de luz negra para buscar rastros del polvo en flores de otras plantas. Los recorridos en busca del polvo fluorescente se hicieron de forma circular hasta un radio de 5 m a partir de la flor focal. Se hicieron recorridos exploratorios a distancias mayores sin que se encontrara alguna evidencia del polvo fluorescente en todas las plantas y flores de *D. stramonium*.

Asimismo, se realizaron observaciones directas en las cuales se midió la distancia de vuelo de los polinizadores cuando se desplazaban de una planta focal a otra planta dentro del parche. Sólo se registró una distancia de vuelo, cuando apreciamos que el esfingido se posó sobre dos flores consecutivas de dos plantas (Ticumán N=29, Sto. Domingo N=30). Esta acción se desarrolló al mismo tiempo que se empleó el polvo fluorescente.

4.2.3. MOVIMIENTO DE SEMILLAS

Para estimar la dispersión primaria de semillas una vez que los frutos maduraron (mes de octubre), se eligieron al azar plantas que estuvieran separadas de otras por una distancia mínima de 5 m. Se colocó un plástico bajo la planta focal de forma circular de tamaño variable dependiendo del tamaño de cada planta tratando de que abarcara 50 cm más allá de la rama más lejana. Se consideró que esta distancia era suficiente para estimar la dispersión primaria, ya que la dispersión de semillas en esta especie es por gravedad. El plástico se cubrió con vaselina y se dejó bajo la planta por un periodo de siete días para después medir las distancias de cada una de las semillas con respecto al tallo central. Esto se realizó para un total de 10 plantas por población, obteniéndose las mediciones de un promedio de 300 semillas por población. Estos datos permitieron estimar sólo la dispersión primaria.

5. RESULTADOS

5.1. TASA DE POLINIZACIÓN CRUZADA

La tasa promedio de polinización cruzada de la población de Ticumán fue de 17.1%, aunque la mayoría de las plantas tuvieron un valor aproximado de 10%. Sólo dos individuos tuvieron valores altos de polinización cruzada >50% y dos plantas más tuvieron una tasa cero (figura 1).

Con la finalidad de conocer el porcentaje de varianza en la tasa de polinización cruzada debida a las diferencias entre plantas se aplicó un análisis de varianza de una vía. El análisis reveló que la varianza entre plantas es estadísticamente significativa y explica el 57.23 % del total (ver tabla 3).

Tabla 3. Análisis de varianza de una vía de la tasa de polinización cruzada entre plantas homocigas recesivas de *D. stramonium* de la población de Ticumán Morelos.

FUENTE DE VARIACIÓN	GL	SC	CM	F	P	% VARIANZA EXPLICADA
FAMILIA	19	9.56	0.5032	4.2272	0.00001	57.239
ERROR	60	7.1425	0.1190			

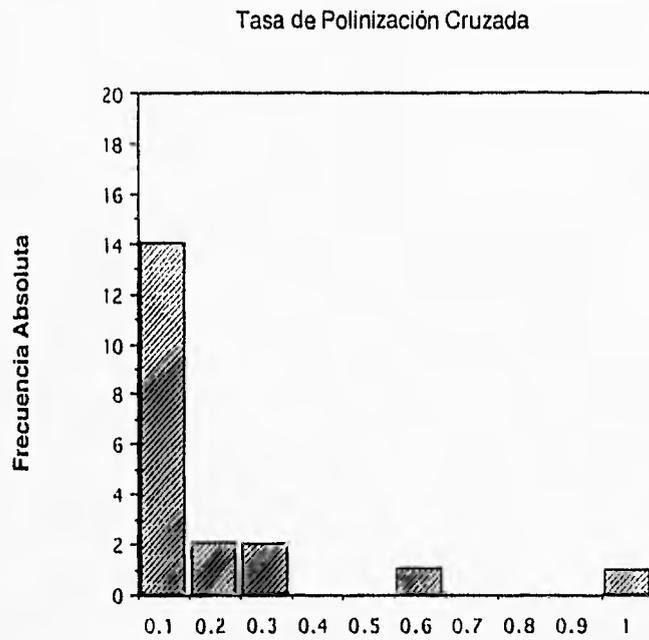


Figura 1. Distribución de frecuencias de la tasa de polinización cruzada por planta (proporción) en *Datura stramonium* en Ticumán, Morelos. (N=20).

5.2. ÁREA DEL VECINDARIO Y TAMAÑO EFECTIVO

La densidad de plantas reproductivas fue de 0.402 individuos (DS=0.33) en Ticumán, y de 1.039 (DS=0.51) en Santo Domingo, Mor. (ver tabla 4), la diferencia entre medias fue estadísticamente significativa ($t = 2.536$, $p < 0.05$, g.l.=23).

La dispersión de polen por esfingidos, medida como las distancias de vuelo, registró un promedio de 5.6 m para Ticumán (DS=2.96, N= 27) y de 3.9 m en Sto. Domingo (DS= 2.33, N= 32) (ver figuras 2 y 3). El flujo genético vía polen, estimado con medidas de vuelo, es significativamente más alto en Ticumán, Mor. ($t = 2.862$, $p < 0.05$, g.l. =57).

La dispersión de polen usando polvos fluorescentes, tuvo un promedio de 4.6 m (DS=1.89, N=12) en Ticumán y de 4.18 m (DS= 2.16, N= 11) en Santo Domingo (ver figuras 2 y 3), sin que hubiera diferencias significativas entre ambas poblaciones ($t= 0.1316$ $p= 0.979$, g.l. =21).

Para la población de Ticumán las distribuciones del movimiento de polen (polvos y vuelos) difieren significativamente de la normalidad (ver tabla 4), por lo que se corrigió la fórmula del vecindario genético modificando la constante 4 (mencionada anteriormente) por un 3 para distribuciones platycúrticas (Wright 1969). Mientras que en la población de Santo Domingo tanto la distribución de la dispersión de polen con polvos fluorescentes, como la distribución de la dispersión con medidas de vuelo del polinizador no difieren significativamente de la normalidad (ver tabla 4b).

La dispersión primaria de las semillas es reducida, obteniéndose un promedio de 0.53 m (DS=0.46, N=10) y de 0.33 m (DS=0.36, N=10) para Ticumán y Sto. Domingo, respectivamente (ver figura 4). Ambas poblaciones difieren significativamente en su dispersión promedio ($t = 9.62$, $p < 0.05$, g.l. =9). La distribución de la dispersión primaria de semillas en Ticumán es platycúrtica con un coeficiente de Kurtosis de $K= -0.934$ y $d= 0.4003$ ($p < 0.01$ (prueba Kolmogorov Smirnov) mientras que la de Santo Domingo no difiere significativamente de una distribución normal ($K=0.313$, $d= 0.0691$) (ver tabla 4 b).

Población Ticumán, Morelos.

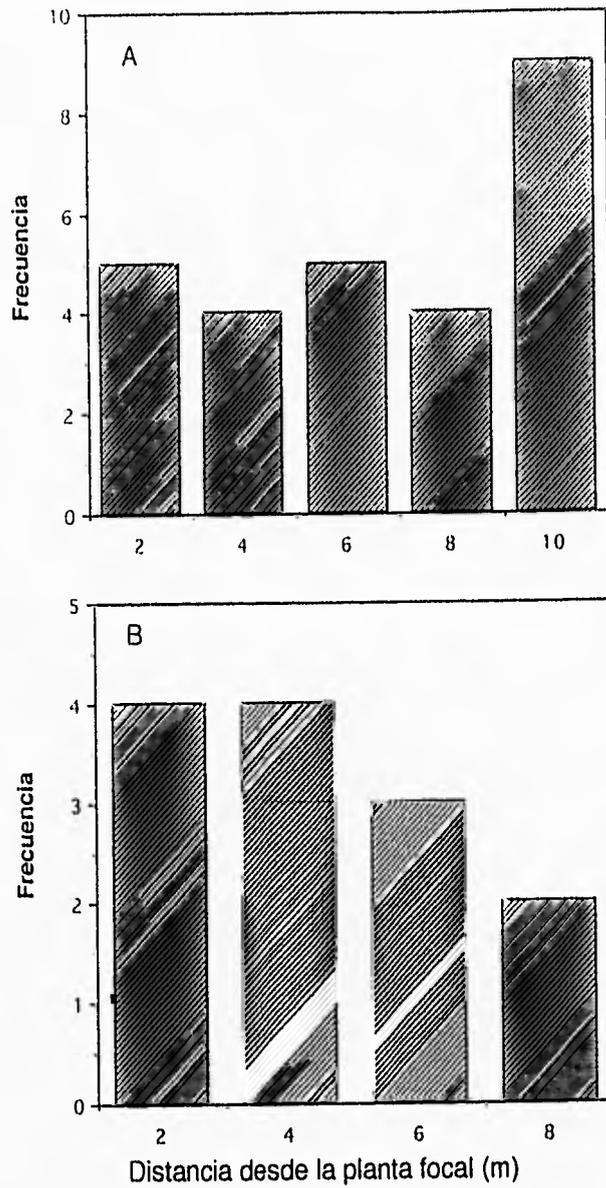


Figura 2 Dispersión de polen de *Datura stramonium* por *Sphinx* sp. En Ticumán, Morelos. A) por medio de medidas de vuelo del polinizador (N=29) y B) utilizando polvos fluorescentes (N=13).

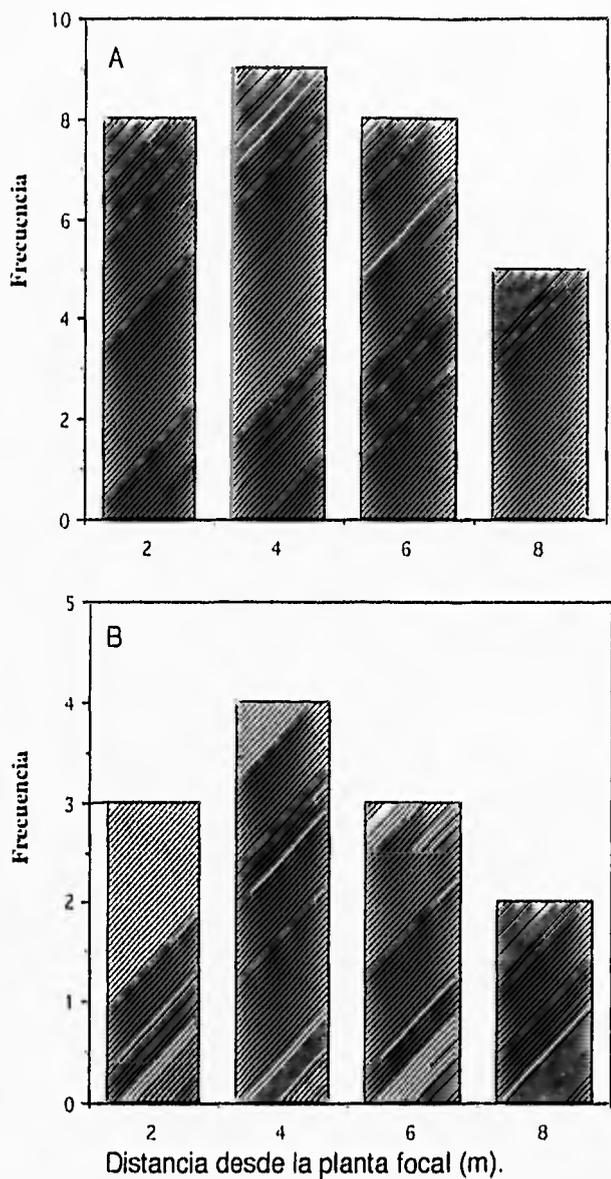


Figura 3. Dispersión de polen de *Datura stramonium* en Santo Domingo, Morelos. A) por medio de medidas de vuelo del polinizador (N=29) y B) utilizando polvos fluorescentes (N=12).

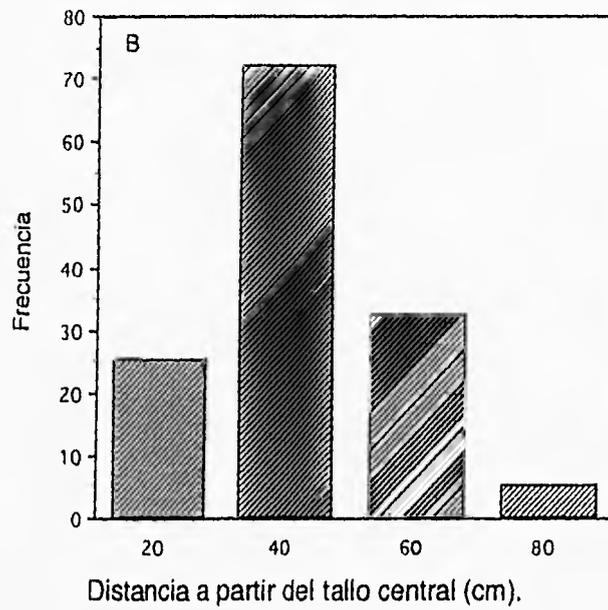
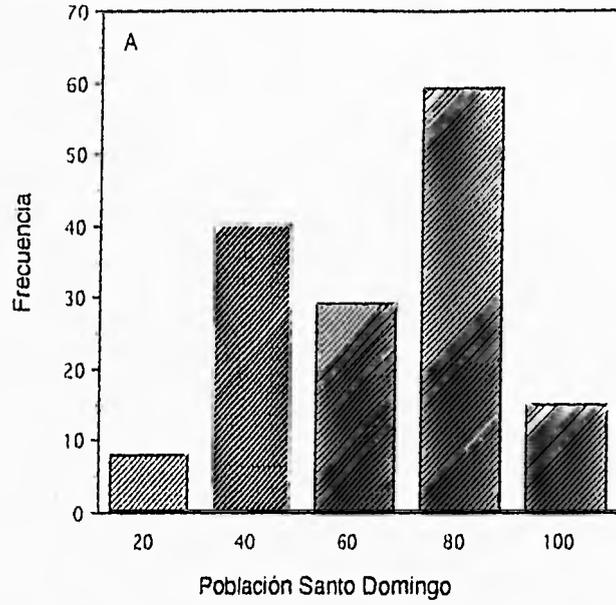


Figura 4. Distribución de frecuencias de la dispersión primaria de semillas de *Datura stramonium* en las poblaciones de Ticumán (A) y Santo Domingo (B) Morelos (N= 10).

Tabla 4. a) Medidas de dispersión de polen empleando polvos fluorescentes y medidas de vuelo de los polinizadores y dispersión primaria de semillas.

Ticuman	\bar{x}	Var. axial	Kurtosis
Movimiento de Polvos	4.6 m	16.64	0.440 p<0.01
Vuelos del polinizador	5.67 m	41.001	0.444 p<0.01
Dispersión de semillas	0.53 m	0.36	0.400 p<0.01
Densidad efectiva	0.402		

Tabla 4. b) Santo Domingo

Santo Domingo	\bar{x}	Var. axial	Kurtosis
Movimiento de Polvos	4.18 m	20.05	0.0557 P = n.s.
Vuelos del polinizador	3.91 m	18.35	0.0557 P = n.s.
Semillas	0.33 m	0.20	0.0691 P = n.s.
Densidad efectiva	1.039		

\bar{x} = promedio, Var. axial = varianza axial, Kurtosis = prueba de normalidad usando Kolmogorov Smirnov, n.s. = no significativo

El área del vecindario en la población de Ticumán, estimando el movimiento de polen con polvos fluorescentes, fue de 15.39 m² y un tamaño efectivo de 6.19 individuos. En la población de Santo Domingo el área fue de 24.043 m² y el N_e de 8.91 individuos (ver tabla 5).

En la población de Ticumán empleando las medidas de vuelo de los polinizadores como estimaciones del movimiento de polen, se obtuvo un área de 35.01 m² y un N_e de 14.07 individuos. En Santo Domingo el área fue de 22.21 m² y el N_e de 8.92 individuos, utilizando las medidas de vuelo (ver tabla 5).

Tabla 5. Estimaciones de los vecindarios genéticos (A) incluyendo la tasa de polinización cruzada obtenida en la población de Ticumán. En la población de Santo Domingo se usó el valor de t de Ticumán. Los tamaños efectivos (N_e) se obtuvieron con la varianza axial de la distribución del movimiento de polen con polvos fluorescentes, y con medidas de vuelo de los polinizadores. Los límites de confianza se estimaron por medio del procedimiento de Jackknife (ver metodología).

Localidades	Área Polvos ¹ y límites	N _e	Área Vuelos ² y límites	N _e
Ticumán	15.39 m ² 12.1- 19.36	6.19	35.01 m ² 20.5 - 41.4	14.07
Santo Domingo	24.043 m ² 21.14-28.76	8.91	22.21 m ² 19.32 - 24.18	8.92

¹ = movimiento de polen estimado con polvos fluorescentes

² = movimiento de polen estimado por medio de medidas de vuelo de los polinizadores

6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

6.1. TASA DE POLINIZACIÓN CRUZADA

Los resultados de esta investigación señalan que el sistema de cruce de *D. stramonium* es mixto (*sensu* Brown 1990, Motten y Antonovics 1992). Este resultado es relevante ya que estudios previos no habían detectado eventos de entrecruzamiento en las poblaciones de México (Núñez-Farfán 1991).

La tasa promedio de polinización cruzada obtenida a nivel poblacional de 17.1%, es mayor que el valor promedio reportado en poblaciones naturales de Carolina del Norte (E.U.A.) de 1.3% usando el mismo método empleado aquí (Motten y Antonovics 1992). Esta diferencia podría deberse a la abundancia y eficiencia de los esfingidos como polinizadores en las poblaciones estudiadas, ya que de acuerdo con las observaciones realizadas y seguimiento de los polvos fluorescentes, los esfingidos pueden visitar muchas plantas dentro de una población lo que promueve la polinización cruzada. Este hecho puede provocar que la tasa de polinización cruzada en esta especie varíe entre plantas en una población, entre distintas poblaciones, así como de un año a otro dependiendo de condiciones ambientales particulares (ver Jain 1976).

Al analizar la variación individual en la tasa de polinización cruzada en *D. stramonium* en Ticumán, Mor., se observó que el 57.23 % de la varianza es debida a diferencias entre plantas. La variación individual en la tasa de polinización cruzada podría ser debida a la variación individual en la posición de anteras y estigma (nivel de hercogamia) en la población, ya que se ha encontrado que el nivel de hercogamia afecta la tasa de polinización cruzada (Motten y Antonovics 1992). En la población de Ticumán se ha observado que existe variabilidad individual en el nivel de hercogamia (Núñez-Farfán, com. pers), y posiblemente esperaríamos encontrar varianza genética en este atributo, por lo que este aspecto merece ser estudiado.

Existen factores que podrían afectar la estimación de la tasa de polinización cruzada. El arreglo espacial de los genotipos podría influir en la tasa de polinización cruzada, por lo que existe la posibilidad de que plantas del genotipo recesivo para el color de flores y tallo estuvieran rodeadas de otras de genotipo dominante e incrementar el nivel de polinización cruzada en algunas plantas. Motten y Antonovics (1992) simularon este fenómeno y encontraron que la tasa de polinización cruzada de poblaciones naturales de 1.3% aumentó a 3.9%

cuando una planta de genotipo recesivo estuvo rodeada de 6 de genotipo dominante para el color de flores y tallo. En otro experimento en donde un grupo de 7 plantas recesivas estuvo rodeado de varios grupos de 7 plantas de genotipo dominante la tasa de polinización cruzada alcanzó valores de 4.1% (Motten y Antonovics 1992). Estos resultados sugieren que la distribución espacial puede afectar la tasa de polinización cruzada.

Por otra parte la tasa de polinización cruzada t puede estar sobrestimada si algunas de las polinizaciones cruzadas se realizaron entre individuos con algún parentesco, es decir que exista endogamia biparental. De la misma forma, si los polinizadores visitan con mayor frecuencia el morfo recesivo para el color de flores y tallo. Sin embargo en un experimento en el que se registraron las visitas de los polinizadores, no se encontraron diferencias significativas en las visitas entre morfos por lo que esperamos que esto no afecte la estimación de t (Motten y Antonovics 1992). Además la polinización por ser nocturna puede reducir la importancia del color del morfo, siendo más importante la atracción por olor.

De acuerdo a las predicciones del modelo de Lande y Schemske (1985), los resultados de la tasa de polinización cruzada promedio de 17.1% (a nivel poblacional), así como el alto valor de depresión endogámica (en el número de semillas en frutos producto de autopolinizaciones) encontrado en una población de *D. stramonium* (Núñez-Farfán, et al. 1996) sugieren que el sistema de apareamiento en *D. stramonium* podría evolucionar hacia la autofecundación. Sin embargo, el valor de depresión endogámica de 40% se encuentra cercano al valor umbral que condicionaria la evolución hacia la autofecundación, por lo que este argumento no es concluyente. Además hay que considerar que el coeficiente de depresión endogámica puede variar espacial y temporalmente. Por otra parte, existen modelos de evolución del sistema reproductivo que consideran el apareamiento mixto como un sistema estable (Holsinger 1991, Uyenoyama 1986, Yahara 1992). Según dichos modelos, para poder entender la evolución del sistema reproductivo es necesario contar con una estimación de la endogamia biparental (Uyenoyama 1986), y el costo del entrecruzamiento (ya que éste puede reducirse dependiendo del grado de endogamia biparental), así como estimar el descuento de polen y el éxito y frecuencia de los genotipos de autogamia y entrecruza presentes en la población (Holsinger 1991).

6.2. ÁREA DEL VECINDARIO Y TAMAÑO EFECTIVO

Al estimar el área del vecindario genético de ambas poblaciones incluyendo el valor promedio de t de Ticumán, se obtuvo un área del vecindario de $A= 35.01 \text{ m}^2$ en Ticumán y de $A= 22.21 \text{ m}^2$ en Santo Domingo y un tamaño efectivo $N_e= 14.07$ y de $N_e= 8.92$ individuos, respectivamente con vuelos de los polinizadores. El hecho de que la población de Ticumán presente un vecindario genético mayor que el de la población de Santo Domingo, (estimado con los vuelos de los polinizadores) puede ser resultado de una menor densidad de plantas en Ticumán, que llevaría a los polinizadores a realizar vuelos más largos. En la población de Santo Domingo las distribuciones del movimiento de polen (estimado por vuelos de polinizadores y polvos fluorescentes) son similares, lo que produce estimaciones del vecindario y tamaño efectivo similares empleando ambos estimadores del movimiento de polen, y sugiere que el resultado es confiable. Podemos considerar que las estimaciones del A y N_e realizadas con las medidas de vuelo de los polinizadores, pueden ser más confiables debido a que el tamaño de muestra ($N=30$) está mejor representado. Si comparamos los valores del área del vecindario obtenido en este estudio de 35.01 m^2 para la población de Ticumán con vuelos de polinizadores, con el promedio para otras plantas anuales (26.12 m^2), nuestro valor se ubica ligeramente por arriba del promedio. La mayoría de los trabajos de vecindarios genéticos y tamaños efectivos no han incorporado la tasa de polinización cruzada, lo que puede reducir las estimaciones reportadas, en comparación con las de *Datura stramonium*.

El tamaño del vecindario genético de *D. stramonium* podría ser el resultado del tipo de polinizadores, a diferencia de otras especies, y en particular, a la abundancia y comportamiento de los esfingidos en las poblaciones estudiadas. Existe evidencia de un incremento en el área del vecindario genético y del tamaño efectivo de *Senecio* spp. dados por el tipo de polinizador. Cuando los polinizadores fueron abejas ($A= 4 \text{ m}^2$ y $N_e = 16$ individuos), a diferencia de cuando los polinizadores fueron mariposas ($A= 314.5 \text{ m}^2$ y $N_e= 4070$ individuos) (Schmitt 1980).

Existen factores que pueden modificar las estimaciones de A y N_e . Al observar las figuras 2 y 3 de la dispersión de polen con ambos métodos para ambas poblaciones, sugieren que se subestimó la dispersión de polen. Esto, aunado a que no se consideró la distancia a la siguiente visita (considerando que no hay "pollen carryover",

lo cual no siempre es así) podría crear un sesgo en las medidas de vuelo de los polinizadores, que haría las estimaciones del vecindario y tamaño efectivo mayores.

Por otra parte cuando se emplea una corrección de la densidad efectiva, utilizando un valor obtenido en una población de *D. stramonium* del D. F (la varianza en la producción de semillas) (Cabrales 1991), se obtienen tamaños efectivos menores a los que obtuvimos.

Wright considera que poblaciones con tamaños efectivos menores de veinte individuos, pueden encontrarse sujetos a la acción de la deriva génica (ver Crawford 1984). Sin embargo un factor que se ha sugerido puede amortiguar la fuerza de la deriva génica es la diversidad genética del banco de semillas, el cual puede actuar como reservorio de variabilidad genética a largo plazo (ver Núñez-Farfán 1991).

El hecho de que se encuentren presentes las dos variedades morfológicas en la población de Ticumán nos habla de que al menos para esa característica existe variabilidad genética. Esto contrastaría con la falta de variabilidad genética en poblaciones de *Datura stramonium* a nivel de isoenzimas en esta especie (Núñez-Farfán 1991, Warwick 1990). Sin embargo, se ha encontrado varianza genética en rasgos cuantitativos como los de historia de vida, lo que indica que las poblaciones no son genéticamente uniformes (Núñez-Farfán 1995).

Otro factor que puede reducir el efecto de deriva génica es un efecto de selección intensa en estadios del ciclo de vida anteriores a la reproducción. Se ha demostrado experimentalmente que aún en poblaciones con tamaños efectivos muy pequeños ($N=10$), la selección natural elimina el efecto de la deriva génica (Rich *et al.* 1979).

Un aspecto de interés del presente estudio es la importancia relativa de los polinizadores en determinar t , A y N_e en comparación con el flujo génico via semillas que es muy bajo (< 1 m) y afecta muy poco A y N_e . Por ello, al modificar la varianza axial de la dispersión de semillas observada a la mitad, el doble, etc., el área del vecindario se modifica muy poco. Por el contrario, si se modifica t , el área del vecindario (y en consecuencia N_e) se incrementa considerablemente. Suponiendo un valor de $t=1$, el área del vecindario sería cercana a los 300 m² y el N_e sería de 120 individuos (ver figura 5). Esto sugiere que aunque se hubiera subestimado la dispersión primaria de semillas por el método empleado, ésta no influye fuertemente en las estimaciones del vecindario y

Ticuman

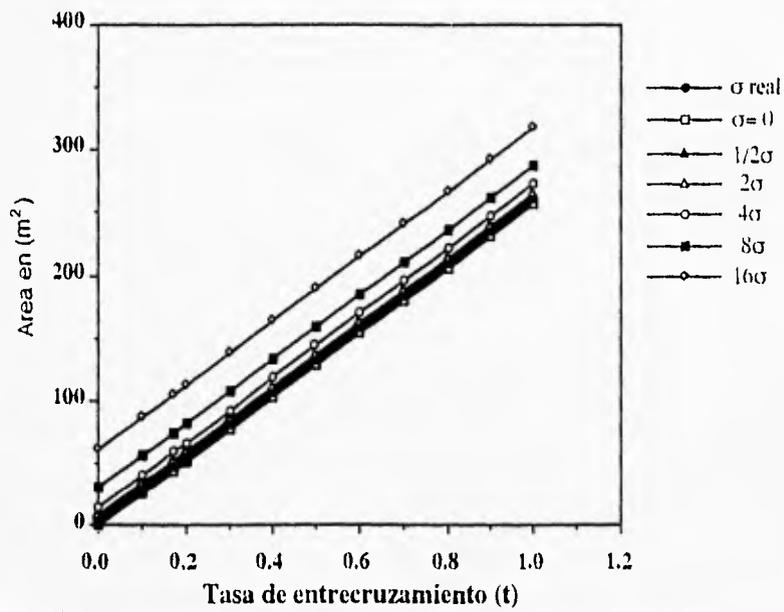


Figura 5. Simulaciones del vecindario genético variando el valor de t , así como la varianza axial de la dispersión de semillas. La varianza del polen se mantuvo constante. Las modificaciones en la varianza de la dispersión de semillas modifica muy poco el área del vecindario, no así los cambios en t .

tamaño efectivo ya que el componente principal del flujo génico está dado por el movimiento de polen. Por lo tanto, es crítico evaluar de manera precisa las distancias de vuelo del polinizador, ya que los vuelos largos son difíciles de medir y pueden afectar las estimaciones de t , A y N_e . Sin embargo en otras especies de *Datura*, el flujo génico via semillas es mayor, como en *D. discolor* en donde las hormigas ayudan a la dispersión secundaria de semillas (O'Down y Hay 1980), por lo que en esta especie se esperan valores superiores de A y N_e .

Los resultados del presente estudio sugieren que las poblaciones de *D. stramonium* podrían ser afectadas por la deriva génica, sin embargo es necesario evaluar si otros procesos como la selección natural dominan el cambio genético en estas poblaciones.

7. LITERATURA CITADA

- Aide, T. M. 1986. The influence of wind and animal pollination on variation in outcrossing rates. *Evolution* 40: 434-435.
- Allard, R.W. y P.L. Workman. 1963. Population studies in predominantly self-pollinated species. IV. Seasonal fluctuations in estimated values of genetic parameters in lima bean populations. *Evolution* 17: 470-480.
- Arthur, A.E y M. S. Rana. 1973. Variation in wild populations of *Papaver dubium*. VI. Dominance relationships for genes controlling metrical characters. *Heredity* 30: 177-187.
- Baker, H. G. 1967. Support for Baker's law-as a rule. *Evolution* 21: 853-856.
- Barrett, S. C. y C.G Eckert. 1990. Variation and evolution of mating systems in seed plants. En Kawano, D. (ed). *Biological approaches and evolutionary trends in plants*. Academic Press, New York. pp. 229-254.
- Barrett, S. C. y Harder, L. D. 1996. Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 73-79.
- Bawa, K, S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annals Review of Ecology and systematics* 21: 399-422.
- Blakeslee, A. F. 1921. Types of mutations and their possible significance in evolution. *American Naturalist* 638: 255-267.
- Brown, H. D. 1990. Genetic characterization of plant mating systems. En Brown H. H. D. M. T Clegg, A. L. Kahler y B. S.W (eds). *Plant population, breeding and genetic resources*. Sinauer, Sunderland, MA. pp. 145-162.
- Cabrera, R. 1991. Demografía e historia natural de *Datura stramonium* L. en el Pedregal de San Angel con algunas implicaciones evolutivas. Tesis licenciatura, Biología, U.N.A.M, México. 118 p.
- Campbell, D. R. 1985. Pollen and gene dispersal. The influences of competition for pollination. *Evolution* 39: 418-431.
- Charlesworth, D. 1993. Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators? *American Naturalist* 141: 481-490.
- Crawford, T. J. 1984. What is a population? En Shorrocks, B. (ed). *Evolutionary Ecology*. Blackwell Sci. Publ, Oxford, U.K. pp.135 -175.

- D'abrera, B. 1986. *Sphingidae Mundi*. Hill House, New York. 320p.
- Eguiarte, E.L. 1990. Genética de Poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* L. En los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Doctoral, Centro de Ecología-UACP y P, UNAM, México. 190p
- Eguiarte, E.L., Burquez, A., Rodríguez, J., Martínez-Ramos, M., Sarukhan, J. y Piñero, D. 1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Evolution* 47: 75-87.
- Eguiarte, E.L., Parra, E. y Vargas, F. 1994. Biología reproductiva y tamaño efectivo en *Echeveria gibbiflora*: Un homenaje a Sewal Wright. En Rojo, A. (ed). *Reserva Ecológica el Pedregal de San Angel*. ed. UNAM. p.p. 187-204.
- Endler, J. A. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 333p.
- Erhardt, A. 1988. Pollination and reproduction in *Dianthus silverster*. En Cresti, M y Gori, P (eds). *Sexual reproduction in higher plants*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 351-356.
- Eriksson, O. y Bremer, B. 1992. Pollination systems, dispersal modes, life forms and diversification rates in angiosperms. *Evolution* 46: 258-266.
- Faegri, K. y van der Pijl, 1966. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press. New York. 244p.
- Falconer, D. S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. London Longman. 340 p.
- Fenner, M. 1985. *Seed ecology*. Chapman and Hall. New York. 146p.
- Fisher, R. 1941. Average excess and average effect of a gene substitution. *Annual of Eugenetics* 11: 53-63.
- Gottlieb, L. D. 1977. Genotypic similarity of large and small individuals in a natural population of the annual plant *Stephanomeria exigua*. *Journal of Ecology* 65: 127-134.
- Grant, V. y K. A. Grant. 1983. Behavior of hawk-moths on flowers of *Datura meteloides*. *Botanical Gazette* 14: 280-284.
- Hamrick, J. L. 1987. Gene flow and distribution of genetic variation in plants populations. En K. Urbanska. (ed). *Differentiation patterns in higher plants*. Academic Press, New York. pp. 53-67.
- Handel, S. N. 1983. Contrasting gene flow patterns and genetic subdivision in adjacent populations of *Cucumis sativus* (Cucurbitaceae). *Evolution* 37: 760-771.

- Harper, J. L. y J. White. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 419-431.
- Hartl, D. L. y Clark, A.G. 1989. *Principles of populations genetics*. Sinauer Sunderland MA. 350 p.
- Heath, R. R. y P.J. Landolt. 1992. Identification of floral compounds from *Abelia grandiflora* that stimulate upwind flight in cabbage looper moths. *Journal of Chemical Ecology* 17: 637-646.
- Heywood, J. S. 1986. The effect of plant size variation on genetic drift in populations of annuals. *American Naturalist* 127: 851-861.
- Hill, W.G. 1979. A note on effective population size with overlapping generations. *Genetics* 92: 317-322.
- Holsinger, K. E. 1991. Mass-action models of plants mating systems: the evolutionary stability of mixed mating systems. *American Naturalist* 138: 606-622.
- Horovitz, A. y J. Harding. 1972. Genetics of *Lupinus*. V. Intraspecific variability for reproductive traits in *Lupinus nanus*. *Botanical Gazette* 133: 155-165.
- Jain, S. K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. *Annuals Review of Ecology and Systematics* 7: 469-495.
- Knudsen, J. T y Lars T. 1993. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 113: 263-284.
- Lande, R. y Schemske, D. W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic Models. *Evolution* 39: 24-40.
- Levin, D. A. y H.W. Kerster. 1969. The dependence of bee-mediated pollen and gene dispersal upon plant density. *Evolution* 23: 560-571.
- Levin, D. A. y H.W. Kerster. 1971. Neighborhood structure in plants under diverse reproductive methods. *American Naturalist* 105: 345-354.
- Levin, D. A. y H.W. Kerster. 1974. Gene flow in seed plants. *Evolutionary Biology* 7: 139-220.
- Lloyd, D. G. 1979. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *American Naturalist* 113: 67-79.
- Mack, R. y J. L. Harper. 1977. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighborhood effects. *Journal of Ecology* 65: 345-363.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- Martínez del Río, C. y A. Búrquez. 1986. Nectar production and temperature dependent pollination in *Mirabilis jalapa* L. *Biotropica* 18: 28-31.
- Mitchell-Olds, T. y D. M. Waller. 1985. Relative performance of selfed and outcrossed progeny in *Impatiens capensis*. *Evolution* 39: 533-544.
- Motten, A. F. y J. Antonovics. 1992. Determinants of outcrossing rate in a predominantly self-fertilizing weed, *Datura stramonium* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 79: 419-427.
- Murcia, C. 1990. Effect of floral morphology and temperature on pollen receipt and removal in *Ipomoea trichocarpa*. *Ecology* 71: 1098-1109.
- Nilsson, L. A. 1992. Long pollinia on eyes: hawk-moth pollination of *Cynorkis uniflora* Lindley (Orchidaceae) in Madagascar. *Botanical Journal of the Linnean Society* 33: 145-161.
- Núñez-Farfán, J. 1991. Biología evolutiva de *Datura stramonium* L. en el centro de México: selección natural de la resistencia a los herbívoros, sistema de cruce y variación genética intra e inter poblacional. 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.
- Núñez-Farfán, J., R. Cabrales y R. Dirzo. 1996. Mating system consequences on resistance to herbivory and life history traits in *D. stramonium* (en prensa) *American Journal of Botany*.
- O'Dowd, J. D. y Hay, M. E. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Evolution* 61: 531-540.
- Pellmyr, O. 1992. Evolution of insect pollination and angiosperm diversification. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 46-49.
- Rich, S.S., Bell, A.E., y Wilson, S. P. 1979. Genetic drift in small populations of *Tribolium*. *Evolution* 33: 579-584.
- Ridley, M. 1993. *Evolution*. Blackwell, Boston. 660p.
- Ritland, K. y Jain, S. 1981. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using n independent loci. *Heredity* 47: 35-52.
- Schemske, D.W. y R. Lande. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. *Evolution* 39: 41-52.
- Schmitt, J. 1980. Pollinator foraging behavior and gene dispersal in *Senecio* (Composite). *Evolution* 34: 934-943.

- Schoen, D. J. y M. T. Clegg. 1985. The influence of flower color on outcrossing rate and male reproductive success in *Ipomoea purpurea*. *Evolution* 39: 1242-1249.
- Sharma, M. 1972. Studies in the flowers of *Datura stramonium* L. in relation to bee-botany. *Journal of Palynology* 8: 17-21.
- Slatkin, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural population. *Science* 236: 787-792
- Sokal, R. R y F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman, New York. 860p.
- Solbrig, O.T. 1976. On the relative advantages of cross-and self fertilization. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 262-276
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology* 42: 307-326.
- Uyenoyama, M. K. 1986. Inbreeding and the cost of meiosis: The evolution of selfing in populations practicing biparental inbreeding. *Evolution* 40: 388-404.
- Warwick, S.I. 1990. Allozyme and life history variation in five northwardly colonizing North American weed species. *Plant Systematics and Evolution* 169: 41-54.
- Weaver, S.E. y S.I. Warwick. 1984. The biology of Canadian weeds. 64. *Datura stramonium* L. *Canadian Journal of Plant Science* 64: 979-991.
- Wilson, M. F. 1983. *Plant reproductive ecology*. Wiley, New York. 282p.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138.
- Wright, S. 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics* 31: 39-59.
- Wright, S. 1969. Evolution and genetics of populations. Vol 2. *The theory of genes frequencies*. University of Chicago press.
- Yahara, T. 1992. Graphical analysis of mating system evolution in plants. *Evolution* 46: 557-561.