



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

CENTRO DE ECOLOGIA-UACPyP/CCH

BIOLOGIA EVOLUTIVA DE *Datura stramonium* L. EN EL CENTRO DE MEXICO:
SELECCION NATURAL DE LA RESISTENCIA A LOS HERBIVOROS,
SISTEMA DE CRUZAMIENTO Y VARIACION GENETICA
INTRA E INTERPOBLACIONAL

JUAN SERVANDO NUÑEZ FARFAN

TESIS PARA OBTENER EL GRADO DE:
DOCTOR EN ECOLOGIA

MEXICO, D. F.

ABRIL 1991

INDICE

CONTENIDO	Página
RECONOCIMIENTOS.....	v
RESUMEN.....	vii
ABSTRACT.....	viii
PRESENTACION.....	1
CAPITULO I. ECOLOGIA EVOLUTIVA.....	8
CAPITULO II. ECOLOGIA E HISTORIA NATURAL DE <u>Datura stramonium</u> L. (Solanaceae).....	41
CAPITULO III. SELECCION NATURAL DE LA RESISTENCIA A LOS HERBIVOROS EN <u>Datura stramonium</u> L.....	63
CAPITULO IV. GENETICA CUANTITATIVA DE <u>Datura stramonium</u> L. I. VARIACION INTRAPOBLACIONAL.....	97
CAPITULO V. ANALISIS COMPARATIVO DEL DESEMPEÑO DE PLANTAS DE <u>Datura stramonium</u> L. DERIVADAS DE FECUNDACION CRUZADA Y AUTOPOLINIZACION.....	131
CAPITULO VI. GENETICA CUANTITATIVA DE <u>Datura stramonium</u> L. II. ANALISIS DE LA VARIACION ENTRE POBLACIONES.....	156
CAPITULO VII. DISCUSION GENERAL.....	191
LITERATURA CITADA.....	199
APENDICE.....	214

RECONOCIMIENTOS

Para llevar a cabo este estudio, he solicitado la ayuda de muchas personas que han contribuido en diferentes aspectos de la investigación. He tenido la suerte de contar con el apoyo de mis amigos, maestros, y de Sonia. Quiero dejar constancia de mi gratitud.

En primera instancia, quiero expresar mi agradecimiento sincero a mi maestro y amigo el Dr. Rodolfo Dirzo, con quien he trabajado y colaborado desde 1982. En esta última fase como estudiante "oficial", he recibido su estímulo y apoyo decidido en mi investigación de tesis doctoral. Espero, por supuesto, seguir colaborando con él en el futuro.

A los miembros del Jurado Examinador: Dr. Rodolfo Dirzo (Director de Tesis), Dr. Daniel Piñero, Dr. Jorge Soberón (miembros de mi Comité Asesor durante mis estudios, junto con el Director de Tesis), Dr. Exequiel Ezcurra, Dr. Alberto Búrquez y Dr. Víctor Jaramillo, les agradezco el cuidado de su revisión y las sugerencias al manuscrito de tesis. Mucho se debe a ellos la versión final de la tesis; sin embargo, si permanecen errores, o ideas con las que no estén de acuerdo, la responsabilidad es de quien ésto escribe.

Agradezco al Dr. Alec Motten (Universidad Duke, Carolina del Norte) el permitirme usar sus resultados aún no publicados sobre Datura stramonium, así como sus comentarios a los míos. A la Dra. Ruth G. Shaw (Universidad de California en Riverside) el envió del programa de máxima verosimilitud para estimar parámetros de genética cuantitativa, así como el asesoramiento para usarlo, a través de innumerables cartas y "bitnets". Al Dr. D. Lawrence Venable (Universidad de Arizona en Tucson), por sus consejos y asesoría respecto de la genética cuantitativa. Al Dr. Pedro Miramontes (Fac. de Ciencias, UNAM), su tiempo para "echar a andar" el programa. A la M. en C. Silvia Castillo (Fac. de Ciencias, UNAM), por su ayuda para usar el paquete estadístico SAS.

Agradezco al Dr. Exequiel Ezcurra su disposición en todo momento para asesorarme en estadística, así como el tiempo invertido en la elaboración de los programas para pruebas de azarización usados en los análisis de los capítulos IV y VI.

Mis amigos Carlos Cordero, Luis Eguiarte y César Domínguez revisaron el manuscrito completo y, para ser consistentes con la "inhumanidad", le hicieron numerosas correcciones. Les agradezco su tiempo para discutir, aunque no siempre coincidiendo, los puntos más oscuros de esta investigación. En particular, a Luis le agradezco su entusiasmo y apoyo brindado para emprender este estudio; a César, quien por más tiempo escuchó mis "rollos", le aprecio su disposición a discutir en todo momento; y a Carlos, quien me aguantó hasta el final, el cuidado de su revisión, y el descubrir errores quizás imperceptibles pero que hacían gran diferencia.

Mis compañeros del Laboratorio de Interacciones Planta-Animal: Rodolfo, César, Alvaro, Sonia, Graciela, Robert, Jorge, Martín (=Martán), Germán, etc., han hecho el ambiente más agradable de lo necesario para investigar, pero ésto ha sido una virtud; gracias.

En especial, quiero agradecer a Roberto Cabrales (Robert) la

ayuda en casi todos los aspectos de esta investigación. Ojalá continuemos trabajando juntos. Jorge Astorga colaboró mucho en trabajo de invernadero.

Agradezco al Dr. Daniel Piñero el permitirme realizar las electroforesis en el Laboratorio de Genética y Evolución, y los ánimos brindados cuando ningún heterócigo apareciera en los geles; a Güicho, Valeria y Nidia, por introducirme a lo artesanal de la electroforesis. Nidia Pérez dedicó mucho tiempo a las electroforesis de los toloaches, y le estoy muy agradecido.

En el campo recibí la ayuda de un pelotón: R. Dirzo, Alvarito, Inhumano, Corder, Güicho, Yerman, Sonia, Graciela (Peque), Carlos Herrera, Pety (=Martán) y todos los guatzas (Lalo, Rubén Pérez (Rubic), Horacio (=el mangazo), Robert, y Forch). Muchas gracias. Un gran número de personas ha colaborado facilitándome libros o artículos, enumerarlas sería imposible pero a cada una se lo agradezco. Gracias a A. Valiente por permitirme el manuscrito de un artículo no publicado, y la ayuda con el GLIM.

Gracias a A. Búrquez por los datos de Datura.

Casi todo el personal del Centro de Ecología fue involucrado, en ocasiones involuntariamente, en algún aspecto de esta tesis. Gracias a Gloria y Alicia por toda su ayuda. A Leonor por permitirme usar la Biblioteca en horas o días "prohibidos", o por tardarme más de lo permitido con los libros; A mi amigo Virgilio (Digito), por resolver todos los problemas de adquisición de materiales y equipo necesario.

En las etapas finales y de mayor estrés, conté con el apoyo de Sonia y mi querido amigo Lalo Morales.

En la impresión y edición debo reconocer la valiosa ayuda de Gabriela Jiménez, Alvaro Miranda, Exequiel Ezcurra, R. Dirzo, Sonia y Rubén Pérez.

Elena Delgado me brindó su ayuda durante mi estancia en el Doctorado en Ecología, de manera que mi agradecimiento se extiende hasta los inicios de éste (nov. 1985).

Felipe Villegas hizo presentables las figuras de esta tesis.

Gracias al Ing. Alfredo Martínez (Dir. Gral. de Obras, UNAM) por ceder el terreno que se convirtió en la parcela experimental.

A mis amigos Luis F. Jiménez, Lourdes Segura, Eduardo Delgadillo, Bety Rendón, Jaime Reza y Gerardo Vilchis, les agradezco su amistad y ayuda.

No puedo concluir sin expresar mi gratitud y amor por mi esposa Sonia. Su apoyo durante estos años de estudio es invaluable para mí.

El apoyo económico para esta investigación fue proporcionado por: subsidios del Centro de Ecología y del CONACYT otorgados al Dr. Rodolfo Dirzo, subsidio otorgado al Doctorado de Ecología, y que recibí a través del Dr. Jorge Soberón. Agradezco al CONACYT el proporcionarme una beca para estudios de posgrado (nov. 1985-nov. 1988), así como a la DGAPA, UNAM, por otorgarme una beca durante la realización de esta tesis (nov. 1988- nov. 1990).

El personal de la DGAPA me brindó su ayuda amable y expedita. También agradezco al personal de la UACPyP del CCH, y en particular al Dr. Nestor Arvizu, su ayuda en la etapa final de los trámites.

RESUMEN

Se evaluaron los niveles de resistencia a los herbívoros en individuos de la planta anual Datura stramonium L. (Solanaceae), en condiciones naturales en la Reserva del Pedregal de San Angel, D.F. Se encontró una amplia variación individual en la resistencia (medida como el nivel de daño) a los herbívoros y que ésta se asocia negativamente con la adecuación de las plantas, definida como el número de flores o frutos (Capítulos II y III). Se estimó el modo de selección natural de/para la resistencia a dos insectos herbívoros a nivel fenotípico, usando métodos de regresión múltiple. Se detectó la acción de la selección estabilizadora en la resistencia a Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Acrididae), y direccional positiva para el tamaño de la planta y el daño por Epitrix parvula (Coleoptera: Chrysomelidae). Sin embargo, realizando el mismo análisis sobre los valores reproductivos (genéticos) de cada carácter, sólo se detectó selección direccional positiva para el tamaño de la planta, y no se detectó selección sobre la resistencia a los dos herbívoros (Capítulo III).

Un análisis de genética cuantitativa para nueve caracteres de las plantas en la misma población, incluyendo la resistencia a los dos herbívoros (Capítulo IV), reveló que las heredabilidades en el sentido estrecho fueron todas estadísticamente indistinguibles de cero, excepto para la masa de la semilla cuya heredabilidad fue de 0.67. Las correlaciones genéticas entre los caracteres no fueron estadísticamente significativas.

Se investigaron también las consecuencias del sistema de cruce de las plantas en la adecuación de su descendencia (Capítulo V). Mediante cruces controladas se obtuvieron progenies derivadas de autopolinización y entrecruzamiento, éstas fueron crecidas en el campo y analizadas para doce características asociadas con la adecuación. El número de semillas por fruto fue el único carácter que difirió significativamente entre ambos tipos de cruce, y fue mayor para aquellos frutos producidos por entrecruzamiento; el coeficiente de depresión por endogamia para este carácter fue de 39%. Ninguno de los caracteres restantes difirió entre los dos tipos de progenie.

Finalmente, se analizó la variabilidad genética entre seis poblaciones de D. stramonium en el Centro de México, para cuatro caracteres métricos (tiempo de emergencia de las plantas, estatura, número de ramificaciones y frutos), así como para 14 loci enzimáticos usando electroforesis en gel de almidón (Capítulo VI). Ninguno de los loci analizados en las seis poblaciones fue polimórfico, por lo que las poblaciones parecen similares bajo este análisis. No obstante, se detectó varianza genética significativa para los cuatro caracteres métricos. Las heredabilidades (en el sentido amplio) van de 0.17 para el número de frutos, hasta 0.32 para la estatura de la planta. Se encontró que las correlaciones genéticas entre tres caracteres fueron estadísticamente significativas y positivas. Se detectó poca diferenciación genética entre las poblaciones respecto de estos caracteres.

Los resultados son interpretados con relación a la ecología de las especies colonizadoras (su sistema de cruzamiento, y tamaño poblacional), y las fuerzas evolutivas que actúan o han actuado sobre la variabilidad genética de las poblaciones de plantas (Capítulo VII).

ABSTRACT

Evolutionary Biology of Datura stramonium L. in Central Mexico: Mating System, Genetic Variation Within and Among Populations and Natural Selection of Resistance to Herbivores.

The natural levels of resistance to herbivores in the annual plant Datura stramonium L. (Solanaceae) were assessed in the Pedregal of San Angel, D.F. It was found that there is considerable variation in damage by herbivores among plants of this species, and damage is negatively associated with plant fitness, measured as the number of flowers or fruits (Chapters II and III). Using multiple regression methods, the mode of selection of/for plant resistance to two herbivores was estimated in natural conditions. Stabilizing phenotypic selection was detected in plant resistance to Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Acrididae), while directional phenotypic selection was detected in plant size and damage by Epitrix parvula (Coleoptera: Chrysomelidae). However, performing the same analysis on the breeding values of the three characters, only a significant directional selection gradient was detected on plant size. Thus, at the genetic level, there was not selection on plant resistance (Chapter III).

A quantitative genetics analysis on nine characters of the individual plants in the same population, including the two types of damage by herbivores (Chapter IV), revealed that the narrow-sense heritabilities were not statistically different from zero for all the characters, except seed mass. The heritability of seed mass was 0.67. The genetic correlations among characters were not significant.

The consequences of the type of mating system adopted by individual plants (selfing vs. outcrossing), was assessed in terms of the performance of the derived progeny (Chapter V). Using controlled crosses, progenies derived from selfing and from outcrossing were obtained. These were planted in the field and analyzed for twelve characters associated with plant fitness. The number of seeds per fruit was statistically greater for outcrossed than for selfed plants, and the inbreeding depression coefficient was 39%. None of the other characters differed among both types of progeny.

Finally, the genetic variation among six populations of this species in Central Mexico was analyzed for i) quantitative genetics of four metric traits (time of seedling emergence, size, number of branchings and number of fruits), and ii) genetic variation in sixteen enzymatic loci, using starch-gel electrophoresis. None of enzymatic loci assayed was polymorphic in any population, and the populations appeared to be homogeneous by this analysis. However, significant amounts of genetic variation were detected for all the metric traits. The broad-sense heritabilities obtained are between 0.17 (number of fruits) and 0.32 (plant size). The genetic correlations among three characters were positive and significant. Small, but significant, amounts of genetic differentiation among populations were also detected (Chapter VI).

The results of this study are discussed regarding the ecology of colonizing species (their mating system and population size), and the possible evolutionary forces that act, or have acted, upon the genetic variation of plant populations (Chapter VII).



PRESENTACION

Los ecólogos se cuestionan acerca de los factores que determinan la distribución de los organismos en el espacio y tiempo, y se preguntan también de los factores que afectan la sobrevivencia, el crecimiento y la reproducción de los individuos de una población. Concretamente, analizan el efecto del ambiente, físico y biótico, en la distribución, sobrevivencia y reproducción de los individuos o poblaciones según sea el enfoque de su análisis. La ecología ha sido por mucho tiempo una disciplina biológica dedicada al estudio de la adaptación, el ajuste morfológico y funcional entre los organismos y su medio (Futuyma 1986). Las descripciones de tal ajuste se basan de manera preponderante en interpretaciones evolutivas, en el sentido de que la adaptación se ha alcanzado en la interacción a través del tiempo de los organismos y su medio. No obstante, la evidencia no siempre es suficiente para alegar un origen evolutivo de dichas adaptaciones y, aun más, en ocasiones no es suficiente para concluir que se trata siquiera de adaptaciones. Esto no es un defecto que quiera achacarse a algún estudio en particular, sino que es simplemente un señalamiento de algo que ha sucedido en el desarrollo de la ecología, ya que ha sido difícil para muchos ecólogos, no incurrir en la tentación de darle una interpretación evolucionista y adaptativa a resultados que poco tienen que ver con ello. La crítica a esta laxitud al interpretar nuestros resultados ha sido ya manifestada de manera mucho más clara en otra parte cf. Williams 1966, Lande 1977, Lewontin 1978, Gould y Lewontin 1979, Harper 1982, Dirzo 1985).

El concepto de la selección natural (Darwin y Wallace 1858), es decir, las diferencias en sobrevivencia y reproducción entre los individuos de una población, es puramente demográfico (Solbrig 1980, Silvertown 1982). De esta forma, ya que la selección ocurre a nivel de los organismos, la población es la unidad de evolución. Dentro de la ecología, la que se dedica al estudio de las poblaciones es la más relacionada con la evolución, aunque esto no significa que los estudios de ecología de poblaciones tengan siempre implicaciones evolutivas.

Al contrario, en ocasiones la ecología se aparta de la evolución al obviar la singularidad de los individuos, es decir, su variabilidad. Cuando construimos una tabla de vida, indicamos cuales son los valores promedio para la población con respecto de los programas de historia de vida de los organismos, (por ejemplo, cuál es la probabilidad de sobrevivencia, muerte ó reproducción de individuos con edad x), pero no remarcamos la importancia de la variabilidad de los comportamientos individuales (ver Harper 1982, Crawley 1987). Sin embargo, es justo decir que dichos valores son útiles desde muchos puntos de vista, y que en muchas ocasiones se asocia al valor promedio una medida de dispersión, la cual hace explícita la variabilidad en la población. La presencia casi generalizada de variabilidad intra-e-interpoblacional en muchos caracteres de los organismos (Bradshaw 1984), en ocasiones la hace pasar desapercibida, aún cuando la variabilidad es, a la vez, la causa y consecuencia del proceso evolutivo (Futuyma 1986). Es aquí donde se aprecia en ocasiones una diferencia conceptual en la interpretación puramente ecológica y la que conlleva implicaciones evolutivas. Considere el

siguiente ejemplo hipotético (tomado de Harper 1977, p. 480): se conoce de la literatura que la mayor parte de las muertes por herbívoros en las poblaciones de plantas ocurre en los estados juveniles, y aunque el número puede ser elevado posiblemente no afecte el tamaño de la población, ya que esos juveniles podrían morir, de cualquier forma, debido a otros factores del ambiente. En este sentido, podríamos concluir que los herbívoros son irrelevantes para la población; sin embargo, si la muerte de los individuos no ocurre al azar, de tal suerte que sobreviven individuos con peculiaridades genéticas (genotipos), entonces la conclusión es distinta e indica que los herbívoros constituyen un agente selectivo (aunque no de importancia demográfica). Esto demarca la diferencia crítica entre la interpretación proxima (ecológica) y la última (evolutiva) propuesta por Baker (1938, en Harper 1977; ver también Dirzo y Harper 1982a, Dirzo 1983, 1984). Esto implica que no debemos únicamente estar conscientes de la posible interpretación evolutiva de los datos ecológicos, sino justificar esta inferencia.

La importancia de la variación individual reside en que es la base de la evolución, como se estableció en la obra más influyente para teoría de la evolución, El Origen de las Especies (Darwin 1859). Su libro se destaca por la proposición de un mecanismo, la selección natural, que puede dar cuenta del cambio de las especies. Pero también, y de manera fundamental, por el reconocimiento de la gran variabilidad individual en muchos caracteres en la población, y de postularla como condición indispensable para la evolución (Lewontin 1974). Para Darwin, la

evolución es el proceso de cambio desde la variación pequeña dentro de las poblaciones, hasta las diferencias que se aprecian entre las especies.

La importancia de los estudios ecológicos reside en el hecho de mostrar la variabilidad tanto en caracteres de historia de vida, fisiológicos, morfológicos, y de comportamiento, dentro y entre poblaciones. Las diferencias poblacionales constituyen en primera instancia, respuestas diferenciales al ambiente, y dichas respuestas pueden ser de origen plástico o genético (como fué demostrado en los estudios clásicos de Turesson 1922 y Clausen et al. 1947, en Grant 1975).

Aún cuando los datos ecológicos puedan dirigir nuestra interpretación hacia cuestiones evolutivas, es necesario incorporar a la genética en el análisis de la variabilidad fenotípica intra e interpoblacional, como se hacía explícito en el ejemplo citado arriba. Esta incorporación no es necesaria sólo por el hecho de "cerrar la brecha" entre la ecología y la genética propugnada por investigadores de ambas disciplinas (cf. Levin 1978 Bradshaw 1984), sino con el objeto de robustecer la inferencias evolutivas de los organismos estudiados. Esta síntesis comienza a lograrse también entre la ecología y la fisiología, así como entre la fisiología y la genética.

Muchas de las hipótesis ecología podrían ensayarse para verificar si el proceso evolutivo sugerido teórica o empíricamente opera en las poblaciones silvestres, y no sólo suponer que los patrones que observamos son el resultado de tal proceso evolutivo. (En el capítulo III de este trabajo ilustramos ésto, con un estudio de caso.)

El auge experimentado en la genética de poblaciones para evaluar la variabilidad de las poblaciones silvestres, ocurrió a raíz de la incorporación de la técnica de electroforesis en gel para analizar variantes de enzimas metabólicas (Lewontin 1974), cuya herencia con frecuencia es de carácter mendeliano (cualitativa). Esto representó una forma sencilla de determinar la cantidad de variación genética en las poblaciones de diferentes organismos, y de conocer cómo cambian las frecuencias de los genes en el espacio y tiempo en las poblaciones, lo que conocemos como microevolución (Dobzhansky 1970).

Sin embargo, la unión con la ecología no fué inmediata, ya que aunque la unidad de estudio fuese la misma, aún cabía preguntarse ¿cómo ligar la información de la variabilidad genética con los factores del ambiente de los organismos (ver Allard *et al.* 1972), y con los datos demográficos de la población? Aún más, ¿cómo relacionar la variabilidad genotípica a nivel enzimático con la variabilidad fenotípica en caracteres continuos, y específicamente cómo se relaciona con la adecuación individual?

Una alternativa la constituye la genética cuantitativa, ya que mediante el análisis de las poblaciones se puede determinar qué caracteres se encuentran asociados a la adecuación individual, pero también, y de manera fundamental, determinar si la variabilidad de los caracteres bajo consideración tiene un componente heredable (genético) o sólo ambiental. Bajo un enfoque de genética cuantitativa, puede llevarse a cabo el análisis de la fuerza evolutiva que opera en la población (Falconer 1981, Lande 1977, 1988). La conjunción de la genética y la ecología usadas

para el análisis de las poblaciones constituye así una herramienta fundamental en el estudio de la evolución.

En este estudio he pretendido conjuntar la ecología con la genética para el estudio de ciertos aspectos de la evolución en el "toloache" (Datura stramonium). Esta es una planta anual ampliamente distribuida, y que en el Centro de México presenta numerosas poblaciones separadas ya sea por orografía, o por la influencia humana. Un análisis de la variabilidad interpoblacional en características métricas y enzimáticas se presenta en el Capítulo VI. Por otra parte, siendo esta una especie netamente colonizadora y su sistema de cruce autógeno, se podría considerar como compatible (i.e. una adaptación) a este hábito ecológico (Baker 1955). Cabe preguntarse entonces si tiene esto alguna consecuencia en la variabilidad genética de la población, y en particular si existen diferencias selectivas entre los individuos que se originan de autofertilización (autogamia) o de entrecruzamiento (alogamia). Este aspecto de la biología de esta especie se analiza en el Capítulo V. Finalmente, se ha analizado la variabilidad en diferentes caracteres morfológicos y de historia de vida dentro de una población para determinar su posible control genético en oposición al ambiental (Capítulo IV). Uno de estos caracteres, analizados con mayor detalle, es la resistencia a los herbívoros que como es sabido tiene consecuencias importantes en la adecuación individual (Marquis 1991). A partir del espectro de variabilidad en resistencia observado, se intentó medir la intensidad de la selección natural en favor de la resistencia de las plantas contra los herbívoros (Capítulo III).

La disposición de los capítulos de esta investigación (III-IV) obedece a la jerarquía de objetivos trazados en el proyecto inicial. El objetivo primordial lo constituye el análisis de la resistencia a los herbívoros (Caps. III y IV), mientras que el objetivo de los Capítulos siguientes (V y VI) fue el de obtener información adicional para lograr una perspectiva global de la biología evolutiva del "toloache". Sin embargo, pueden leerse sin seguir necesariamente el orden numérico. La discusión general y algunas conclusiones se incluyen en el Capítulo VII). El Capítulo I aborda de manera breve, como marco de referencia, algunos aspectos de la ecología evolutiva relacionados directamente con el tipo de estudios llevados a cabo en la presente tesis, mientras que el Capítulo II contiene información general de la especie estudiada poniendo énfasis en los aspectos de ecología y genética.

"Darwin's theory of evolution by natural selection is more than a local theory to account for the existence and form of life on Earth. It is probably the only one theory that can adequately account for the phenomena that we associate with life."

R. Dawkins (1983)

CAPITULO I

ECOLOGIA EVOLUTIVA

CONTENIDO	Página
Introducción.....	9
Genética cuantitativa.....	13
Características de historia de vida de los organismos....	17
Selección natural.....	21
Interacción planta-herbívoro.....	25

INTRODUCCION

La biología evolutiva se ha convertido en una disciplina científica por derecho propio (Antonovics 1987) y el número de estudios en esta área se ha incrementado en la última década (Futuyma 1986). Hasta hace poco, es claro que el estudio de la evolución como una ciencia comprende dos disciplinas distintas: la inferencia de los eventos pasados y el estudio de los procesos actuales. La primera se reconoce como la reconstrucción filogenética o cladismo, y la segunda como biología de poblaciones (Antonovics 1987). La interacción entre ellas es obvia cuando al comparar especies actuales requerimos conocer su filogenia para la interpretación.

El replanteamiento de la importancia de los mecanismos que producen la evolución ocurre en la mayoría de los estudios actuales. Esto ha sido siempre un tema de controversia (ver Gould y Lewontin 1979, Gould 1980, Sttebins y Ayala 1981). Sin embargo, actualmente los biólogos no están interesados en afirmar que uno u otro proceso es más importante en la evolución, sino que con mayor frecuencia se intenta dar distintas alternativas de explicación a un fenómeno relacionado con la evolución (por ejemplo, la diferenciación entre poblaciones, ver Slatkin 1987).

El número de estudios sobre selección natural realizados en la última década es mayor que todos los obtenidos hasta 1970; de hecho, en los tiempos de la síntesis moderna de la evolución (años 40's) el número de trabajos sobre selección natural no rebasaba la decena (Fig. 1.1), y sin embargo se le estableció como la fuerza más importante en producir el cambio y la adaptación de las

especies (Endler 1986, Antonovics 1987). A partir de la década de 1940, y hasta la actualidad, el número de estudios directamente relevantes y demostrativos de la selección natural se ha incrementado en forma considerable (aunque en el caso de las plantas, el número de estudios se redujo a partir de 1970). Faltaría conocer si el incremento notable en el número de estudios sobre selección natural que ocurrió durante el establecimiento de la síntesis moderna de la evolución y después de ella, obedeció al hecho de situarla como la fuerza evolutiva por excelencia.

Aún cuando este mecanismo pudiera ser el responsable de muchas de las adaptaciones orgánsmicas, se ha abandonado el hábito de considerarla como la única explicación posible (Lewontin 1978, Gould y Lewontin 1979, Mayr 1983), al tiempo que se plantean alternativas nuevas para su estudio en la naturaleza (Lande 1977, Lande y Arnold 1983, Arnold y Wade 1984a,b, Endler 1986). La medición de la selección natural es la mejor alternativa para crear escenarios adaptativos y escapar de la crítica al "programa adaptacionista" hecha por Gould y Lewontin (1979). El hecho esencial es que la selección puede ser medida y los reclamos retóricos acerca de la adaptación pueden ser reemplazados por los datos (Lande y Arnold 1983). Aunque Grafen (1988) ha hecho una crítica a la proposición metodológica de Lande y Arnold (1983) y Arnold y Wade (1984a, b) entre otras cosas porque no permiten distinguir que adaptaciones (p.ej. los ojos) bien establecidas en varios grupos de animales esté operando la selección, ya que no existe amplia variación en ellas; el hecho de no detectar selección sobre un carácter no invalida que dicha estructura sea adaptativa. Es decir, el estudio de la selección natural bajo

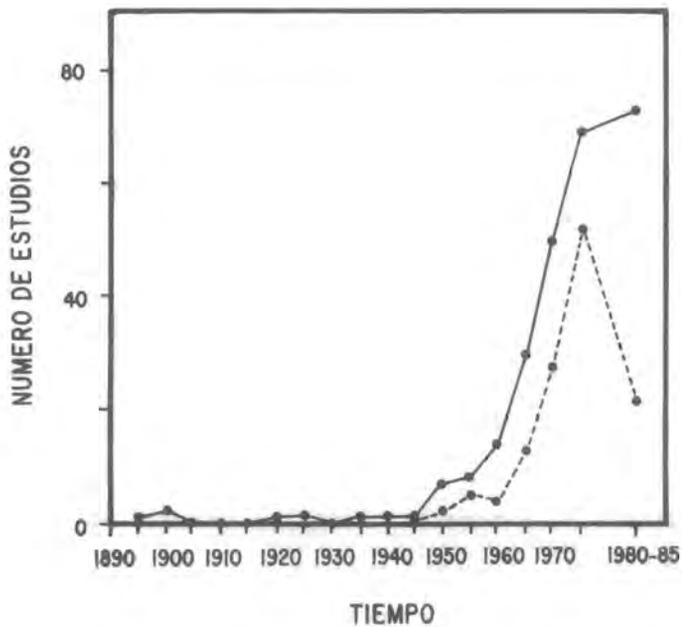


Figura 1.1. Estudios que demuestran directamente selección natural en poblaciones silvestres desde 1895 hasta 1985 (Datos de Endler 1986, Antonovics 1987). Animales (—), Plantas (---). N=386.

los métodos de regresión múltiple, permitiría detectar sólo selección en progreso, es decir, selección que estuviera cambiando los valores promedios y varianzas en las poblaciones.

En los diferentes campos de la biología se están sometiendo a prueba hipótesis bien establecidas desde tiempo atrás. En ecología, la literatura incluye cada vez más trabajos de índole netamente evolutiva, lo que bien podría llamarse, ecología evolutiva. De hecho, recientemente han aparecido dos revistas de investigación (*Journal of Evolutionary Biology* (Suiza), y *Evolutionary Ecology* (EUA)) cuya visión gira en torno de la ecología, pero con relación a la evolución. Estudios de esta naturaleza son interdisciplinarios y fomentan por lo tanto el uso de metodologías de áreas antes separadas, al menos técnicamente, como la genética, la fisiología, la ecología, y la sistemática, para converger en un mismo objetivo.

Es posible que en el futuro sea común encontrar estudios de demografía genética (v.gr. Schoen 1983, Clay y Antonovics 1985, Schmidt y Levin 1985, Schmitt y Antonovics 1986), así como el análisis genético de los caracteres de historia de vida entre y dentro de poblaciones (Venable 1984, Mitchell-Olds 1986, Mazer 1987, Billington *et al.* 1988, Venable y Búrquez 1989, 1990), y la relación de éstos con la selección natural (v.gr. Kalisz 1986, Domínguez 1990, González-Astorga 1991). De la misma forma, los estudios sobre interacciones bióticas abordando los aspectos ecológicos, genéticos y evolutivos serán cada vez más frecuentes.

En los siguientes apartados de este Capítulo se aborda brevemente el objetivo y la metodología de la genética

cuantitativa; posteriormente se relacionan estudios de esta disciplina con el análisis de los caracteres de historia de vida; después, se analiza la acción de la selección natural sobre estos caracteres, y finalmente se revisa la evidencia de la existencia de variación genética para la resistencia contra los herbívoros en las poblaciones de plantas.

GENETICA CUANTITATIVA

La genética cuantitativa analiza los caracteres con distribuciones continuas, y sus fundamentos fueron establecidos desde principios de este siglo (Fisher 1918, Wright 1968). Aunque tiene un origen común con la estadística, esta relación no es muy reconocida (Lande 1988), pero se hace obvia cuando se analiza una población mediante su metodología. A diferencia de la genética mendeliana, la genética cuantitativa no analiza las proporciones de progenies derivadas de dos progenitores, sino que analiza las medias y varianzas de los caracteres de muchas progenies; es en realidad la genética de las poblaciones. La distinción crítica entre la genética mendeliana y la cuantitativa es el tipo de caracteres que analizan, una los de clase, y otra los de grado. Los primeros son controlados por un locus, mientras los segundos por muchos, por lo que se denominan caracteres poligénicos. Se considera que muchas de las características de los organismos son poligénicas (Wright 1968), y aunque éstas fueron las primeras en estudiarse, su olvido por mucho tiempo fue debido a la complejidad de su análisis, y a que una vez redescubiertas las leyes de Mendel la atención cambió hacia el análisis de los caracteres cualitativos (Lande 1988). Sin embargo, la herencia de los

caracteres poligénicos es también de tipo mendeliano (Fisher 1918, East 1910 en Wright 1968, 1988).

El objetivo de la genética cuantitativa reside en determinar qué fracción de la varianza fenotípica total (V_f) de un carácter dado es de origen genético (V_g), y qué fracción de origen ambiental (V_a), es decir,

$$V_f = V_g + V_a$$

Además, la varianza genética puede contener varianza debida a la dominancia de algunos genes (V_d), varianza dada por los efectos aditivos de los genes (V_{ad}), y varianza de interacción aditiva x aditiva o epistática (V_i):

$$V_g = V_d + V_{ad} + V_i, \text{ y así:}$$

$$V_f = V_{ad} + V_d + V_i + V_a$$

De la misma forma, la varianza ambiental puede ser partida más finamente (ver Falconer 1981).

Debido a que la estimación del componente genético de los caracteres se basa necesariamente en el parecido entre parientes, la genética cuantitativa hace uso de grupos de individuos de parentesco conocido (Falconer 1981). Conociendo la varianza genética de un carácter, se puede calcular su heredabilidad, h^2 , que es la proporción de varianza genética respecto a la varianza fenotípica total (y por tanto toma valores de 0 a 1) como:

$$h^2 = V_g/V_f,$$

lo que se conoce como heredabilidad en el sentido amplio (h^2_b). Por otra parte, si la heredabilidad se obtiene de la proporción:

$$h^2 = V_{ad}/V_f,$$

se denomina heredabilidad en el sentido estrecho (h^2_n).

Generalmente se considera que el parámetro conocido como heredabilidad en el sentido estrecho, a diferencia de la heredabilidad en el sentido amplio, es mejor estimador de la variabilidad genética relevante para la selección, debido a que es sobre la varianza aditiva sobre la cual opera la selección natural (Fisher 1958, Falconer 1981). La dominancia puede producir semejanza entre los parientes, pero sus efectos son transitorios y desaparecen si los alelos dominantes no son heredados por la descendencia, por lo que si existe varianza de dominancia en un carácter, su heredabilidad puede estar sobreestimada. Por otra parte, la varianza de interacción produce un resultado similar, ya que sus efectos no son aditivos, sino multiplicativos, y pueden variar dependiendo de las distintas combinaciones de genes/alelos.

Los métodos más usados para estimar la heredabilidad de un carácter son la regresión padre-hijos como:

$$Y_h = \beta Y_p,$$

donde Y_h es el carácter en los hijos (medido como desviaciones respecto a la media poblacional al tiempo $t+1$), Y_p es el carácter en el padre (medido como desviación respecto a la media poblacional al tiempo t), y β es el coeficiente de regresión padre-hijos. Ya que el padre aporta $\frac{1}{2}$ de su genotipo a cada hijo, la covariación entre padre e hijos es en promedio $\frac{1}{2}$. Por lo tanto, β es equivalente a $\frac{1}{2}h^2$.

Por otra parte, si tratamos con organismos longevos, es difícil realizar las correlaciones padre-hijos, por lo tanto se usa otro método, intra-generacional, denominado medios-hermanos o hermanos completos. Aquí, se trata de obtener el componente genético en común que poseen los hermanos, ya sean medios o carnales. Mediante

análisis de varianza, se obtiene el componente de varianza esperado debido a uno o a los dos progenitores, a partir del cuadrado medio del efecto "entre progenitores". Este componente es equivalente al coeficiente de correlación intraclase, t , el cual es equivalente a la covarianza entre hermanos. Si se trata de medios hermanos por parte del padre (es decir, el padre se cruzó con varias hembras), la covarianza genética aditiva entre los hermanos es de $\frac{1}{4}$, por tanto la $h^2=4t/V_E$. Si se trata de hermanos completos (los mismos progenitores para una familia), la covarianza genética aditiva entre los hermanos es de $\frac{1}{2}$, por tanto la $h^2=2t/V_E$ (ver Falconer 1981).

La relación de este parámetro de la genética cuantitativa con la evolución se puede apreciar a continuación, ya que la heredabilidad es un parámetro que permite estimar la respuesta a la selección como:

$$R = Sh^2,$$

donde R es la respuesta a la selección (desviación media del carácter de las progenies de los progenitores seleccionados respecto a la media poblacional), y S es el diferencial de selección (desviación media del carácter en los progenitores seleccionados respecto a la media de la población). Si seleccionamos un grupo de progenitores que en conjunto tienen un promedio alto o pequeño de un carácter (selección por truncación), y medimos el mismo carácter en sus hijos, podemos obtener la media del carácter de los hijos, y relacionar ambas medias con la de la población. Si existiese una asociación estrecha entre los promedios de los hijos (en conjunto) con los de sus progenitores, se dice

que hay una respuesta a la selección por truncación, y es una señal de que el carácter es heredable. Por lo tanto, reorganizando la ecuación anterior obtenemos la heredabilidad (Falconer 1981):

$$h^2 = R/S$$

A esta heredabilidad se le conoce como heredabilidad realizada (h^2_R), y es una aproximación para conocer la varianza genética aditiva del carácter. Finalmente, el cociente entre el diferencial de selección y la desviación estándar del carácter mide la intensidad de la selección (i): $i=S/\sigma$, el cual es interpretable en términos de adecuación (Lande y Arnold 1983).

Aunque estas medidas de la genética cuantitativa han sido aplicadas principalmente en animales y plantas domesticados para su mejoramiento (ver Falconer 1981, Lewontin 1974), y en poblaciones experimentales (p. ej. Drosophila), su aplicabilidad a las poblaciones silvestres es directa y se ha extendido en años recientes (ver abajo).

Una de las bondades del análisis cuantitativo es que podemos aplicarlo en poblaciones silvestres, y medir un número amplio de caracteres, lo que se aproximaría a evaluar la variación fenotípica total del organismo, que es el nivel al cual la selección opera.

CARACTERISTICAS DE HISTORIA DE VIDA DE LOS ORGANISMOS

Las características de los organismos que afectan su desarrollo, reproducción y muerte son englobadas bajo el término de características de historia de vida (Crawley 1987). Se han analizado los patrones de estos caracteres en diversos organismos y en diferentes ambientes (Stearns 1977). Un ejemplo claro de

ésto lo constituye la proposición de las estrategias r y K (MacArthur 1972, en Crawley 1987), para designar a especies con comportamientos ecológicos disímiles en asignación de energía a la reproducción, tasa de crecimiento, habilidad competitiva, dispersión, uso de los recursos, etc. (Pianka 1976). El hallazgo de diferencias entre las especies, ha llevado a preguntarse en qué tipo de hábitats se favorecerían ciertas combinaciones de características. Sin embargo, aún cuando modelos de optimización pudieran predecir un fenotipo (o estrategia) óptima para una ambiente dado, frecuentemente los datos empíricos muestran que en dicho ambiente existen diversas soluciones dadas por los organismos a un mismo problema de sobrevivencia y reproducción (Crawley 1987). Los organismos no se desempeñan como mejor pudieran hacerlo, sino como pueden, es decir, de manera óptima dadas ciertas restricciones ontogenética y filogenéticas, y que la máxima adaptación imaginada (ideal, en los modelos) no siempre es posible alcanzarla (cf. Jacob 1977, Lewontin 1978). Se ha hecho claro para los ecólogos que existen conflictos entre los distintos caracteres de historia de vida que contribuyen a la adecuación (ver Crawley 1987), a la vez que la gran variación intrapoblacional en estas características detectada en la naturaleza, hace que el "individuo promedio" (y la estrategia de historia de vida) deba ser tratado con cuidado en la interpretación (Crawley 1987). Entonces, es probable que un patrón de historia de vida a nivel de población vida exista, pero dada una amplia variabilidad individual quizás sea relevante su análisis, más que la búsqueda de un patrón en si mismo.

En otro contexto, y relacionado directamente con lo anterior, se encuentra el análisis de la variabilidad de estos caracteres. En la medida que un carácter de historia de vida represente una adaptación (Venable 1984), es posible el análisis de su evolución. Implícitamente se está considerando la posibilidad de evolución de las historias de vida por selección natural. Un principio indispensable para esta evolución es que el rasgo sea heredable genéticamente. Este principio es igualmente necesario para un cambio en la estrategia de historia de vida aún por un proceso estocástico como la deriva génica, proceso que podría producir adaptaciones por azar. No obstante, esta posibilidad es remota (Wright 1988).

Varios estudios han evaluado la variabilidad genética de las poblaciones en las características de historia de vida. Venable (1984) ha revisado los estudios en los cuales se ha evaluado la variabilidad genética de características de historia de vida. De 141 caracteres medidos en 22 especies de plantas (en ocasiones en varias poblaciones), en aproximadamente el 75% de las estimaciones se detectó variabilidad genética. Es decir, en dichos caracteres existe la posibilidad de selección posterior, a menos que existan limitaciones dadas por correlaciones negativas entre los caracteres que determinan la adecuación (Antonovics 1976, Falconer 1981, Endler 1986, Rose 1982).

Una derivación del teorema fundamental de la selección natural (Fisher 1958) es que la adecuación o de los caracteres asociados a ella debieran contener muy poca variabilidad genética (Falconer 1981), si suponemos que la selección ha estado operando sobre ella por muchas generaciones. Entonces, ¿es contradictorio detectar

variabilidad genética en estos componentes? La respuesta es sí y no. En primera instancia, ésto pudiera ser indicación de que la selección no ha operado de manera constante sobre dicha varianza pero, por otro lado, aún cuando la selección esté operando, su efecto puede no ser detectado debido a selección antagónica en dos caracteres correlacionados, como se mencionó arriba. Es posible encontrar caracteres asociados con la adecuación que posean heredabilidades positivas, mientras otros no tienen varianza genética. De estar correlacionados negativamente estos caracteres se explicaría así la ausencia de variabilidad en uno de ellos. Observando los datos presentados por Venable (1984), es apreciable que características como la germinación, la sobrevivencia y la fecundidad tienen, en general, heredabilidades más pequeñas que otros caracteres (e.g. estatura, biomasa, etc.). De esta forma, los resultados parecen no apartarse de las expectativas del teorema. También, la selección podría fluctuar en intensidad e incluso revertir su dirección temporalmente, lo que puede disminuir la erosión de la variabilidad genética, al igual que la selección dependiente de la frecuencia. Finalmente, es posible también que la variabilidad genética remanente en una población puede ser neutra y no estar afectada por selección (Darwin 1859).

De manera análoga, un análisis de 75 especies de animales silvestres revela que la variabilidad genética de los caracteres asociados con la adecuación es pequeña en comparación con la observada en otros no asociados con ella (Mosseau y Roff 1987). En una muestra de 1120 estimaciones de heredabilidad, los valores más

pequeños son para caracteres de historia de vida, seguidos por los conductuales y fisiológicos, y los valores mayores fueron para los caracteres morfológicos; no obstante, también es claro que existen cantidades pequeñas, pero estadísticamente significativas, de variabilidad genética para muchos caracteres de historia de vida. Los autores concluyen que la evidencia empírica apoya la proposición del teorema fundamental de la selección natural de Fisher (1958).

Un compromiso común en estos estudios, es encontrar la conexión entre la variabilidad genética y la selección natural, ya que en contadas ocasiones se han medido de manera simultánea.

SELECCION NATURAL

La selección natural es uno de los conceptos más importantes de la biología evolutiva, y de la ciencia en general (Roughgarden 1979). Concebida la teoría de la evolución por selección natural independientemente (Darwin y Wallace 1858), se definió como "la preservación de las variaciones favorables y la eliminación de las dañinas" (Darwin 1859). Sin embargo, el concepto de la selección natural es más amplio e incluye otros tipos de selección aparte del direccional enfatizado por Darwin. La evolución por selección natural incluye tres principios: variación en los caracteres de los individuos, asociación de dicha variación con su adecuación, y control genético de la variabilidad (Lewontin 1970, Endler 1986). Aunque las leyes de la herencia no fueron conocidas por Darwin, él sabía que la teoría requería de herencia para cumplirse.

La selección natural se considera como el mecanismo responsable de la adaptación de los organismos (Lewontin 1978, Gould y

Lewontin 1979, Antonovics 1987), y de gran parte del cambio evolutivo en la historia de la vida. Por desgracia, debido a lo lógico que resulta que este mecanismo opere en la naturaleza, hubo pocos intentos de detectarla en las poblaciones naturales después del establecimiento de la teoría darwiniana. Ha sido hasta las dos últimas décadas que el número de estudios se ha incrementado de manera notable (Endler 1986, Antonovics 1987).

La escasez de estudios de esta índole parte de dos fuentes: primero, cómo medir la variación genética de las poblaciones (primer principio), y segundo, cómo medir la adecuación (segundo principio). La variabilidad genética de las poblaciones naturales ha sido muestreada con certeza a partir de 1966 con la incorporación de la electroforesis en gel para el estudio de polimorfismos enzimáticos. Sin embargo, esta variación no siempre tiene una relación directa con la variación fenotípica en otros caracteres o bien puede no ser blanco de la selección (Lewontin 1974). En el caso de la adecuación total de los organismos, el problema ha sido resuelto en parte, midiendo los componentes considerandos más importantes de ella (Falconer 1981, Lande y Arnold 1983, Shorrocks 1984).

Recientemente, Lande y Arnold (1983) y Arnold y Wade (1984a) han propuesto una metodología para estimar el efecto de la selección natural sobre caracteres métricos (de distribución continua). De esta forma, es posible medir el modo y la intensidad de la selección, operando sobre diferentes caracteres de los organismos que pueden estar correlacionados entre sí. Básicamente, se fundamenta en aplicar un análisis de regresión múltiple de la

adecuación relativa individual sobre los caracteres que pudieran ser blanco de la selección o estar correlacionados con aquellos (Lande y Arnold 1983), acatando los supuestos de los modelos estadísticos (Mitchell-Olds y Shaw 1987). La detección de un modo de selección en particular (direccional, diversificadora, y estabilizadora) se realiza mediante la interpretación de los coeficientes de regresión lineales (selección direccional) y cuadráticos (selección estabilizadora y diversificadora, dependiendo del signo) (ver Cap. III). Este método tiene una extensión directa al efecto de la selección sobre la variabilidad genética de la población y no sólo a nivel fenotípico (Lande y Arnold 1983, Lande 1988; ver Rausher y Simms 1989 para su aplicación). Además, extensiones de esta metodología (Arnold y Wade 1984a,b) permiten estimar el componente de selección sexual, así como medir la selección en diferentes fases del ciclo de vida de los organismos (ver Kalisz 1986 como ejemplo de su aplicación).

A partir de la proposición de esta metodología, se han producido varias estimaciones de la selección natural en poblaciones silvestres (Tabla 1.1, al final de este Capítulo). De las 21 especies analizadas, el grupo mejor representado es el de aves (7 especies, 8 estudios), y el de plantas (10 especies). Para insectos sólo se registraron dos estudios, y uno para crustáceos; es notable todavía la ausencia de muchos grupos como el de los mamíferos y reptiles.

Se estimaron aproximadamente 652 coeficientes de selección en los datos de la Tabla 1.1., correspondientes a varios caracteres, en diferentes poblaciones, en diferentes tiempos. En su gran mayoría no se detectó selección natural sobre algún carácter. Sólo

en 98 ocasiones se registra un coeficiente de selección significativo; de este conjunto de estimados, el 75% corresponde a la selección direccional (tanto positiva como negativa), el 21% a la selección estabilizadora, y sólo el 3% a la selección diversificadora. No sabemos si esta información sea un reflejo de como opera preponderantemente la selección natural, aunque Endler (1986) reconoce que existe poca evidencia de selección diversificadora en la naturaleza. Por otro lado, la selección direccional reconocida por Darwin (1859), es el modo prevaleciente de selección, aunque hay que considerar que la selección estabilizadora se ha estimado en menos ocasiones que la direccional (ver Tabla 1.1). También hay que considerar la crítica de Grafen (1988, citada arriba), en el sentido de que algunas adaptaciones no denotan el efecto de la selección contemporánea, y la de Wade y Kalisz (1990, ver también Mitchell-Olds y Shaw 1987, 1990), en el sentido de que los análisis multivariados de la selección son insuficientes para detectar sus agentes causales, y de que no sólo es importante describir cómo está operando la selección, sino también el porqué; al mismo tiempo sugieren el complemento de estos análisis con la experimentación, manipulando la variación fenotípica.

La Tabla 1.1 demuestra que: 1) la selección puede actuar sobre varias características simultáneamente, 2) la dirección del cambio puede ser en el mismo sentido o incluso opuesto, 3) pueden actuar dos formas distintas de selección sobre un mismo carácter, 4) las intensidades de selección pueden variar en el espacio, 5) las intensidades de selección pueden variar en el tiempo, 6) la

selección direccional en dos caracteres correlacionados negativamente puede no producir ningún cambio apreciable en las medias poblacionales (ésto no es evidente de la Tabla ya que no se muestran las correlaciones entre caracteres), 7) pueden operar simultáneamente selección sexual y selección natural, y 8) sus efectos pueden ser encontrados. La Tabla 1.1 resume 22 estudios, y no en todos se ha detectado selección natural significativa en algún carácter; pero es de interés remarcar que en algunos de los estudios se han puesto a prueba hipótesis adaptativas: por ejemplo, se ha analizado si la variación individual en morfología floral tiene consecuencias en la fecundidad (cf. Schemske y Horvitz 1989, Herrera 1990); si caracteres de historia de vida como el tiempo a la germinación (Kalisz 1986, González-Astorga 1991), o el tiempo de floración (Dominguez 1990) son seleccionados; y también, si existe selección de la resistencia a los herbívoros en plantas (Berenbaum *et al.* 1986, Rausher y Simms 1989, el presente estudio).

En muchos trabajos se desconoce si la variación bajo selección tenía variabilidad genética (Excepcionalmente, la mayoría de los estudios con aves presentan evidencia de variación genética.) Una gran ventaja de estos análisis de selección, es que se puede llevar a cabo de manera sencilla en condiciones naturales y experimentalmente. En la medida que haya más estudios de esta índole, tendremos una mejor idea de la importancia de la selección natural como mecanismo evolutivo.

INTERACCION PLANTA-HERBIVORO

Aunque se han realizado estudios formales sobre la interacción

entre plantas y herbívoros desde mucho tiempo atrás (ver Harper 1969), sobre todo en estudios de índole agronómica, la "explosión" de esta área se dió bajo la influyente proposición de Ehrlich y Raven (1964) de que plantas y herbívoros, han sostenido una interacción evolutiva estrecha que explica muchas de sus características. Así, caracteres como los metabolitos secundarios no tendrían "razón de ser" (ver Fraenkel 1959) en las plantas, si no se considera su interacción con herbívoros.

Respecto de la importancia de los animales herbívoros para las plantas, existen puntos de vista divergentes. Si se analiza desde el punto de vista del ecosistema, pareciera que ellos no fuesen importantes, ya que consumen, en general, una fracción pequeñísima de la productividad primaria neta (ver Woodwell 1970). Sin embargo, los ecólogos no sólo están interesados en la cantidad de energía que los herbívoros "mueven" dentro del ecosistema, y de hecho se sabe que esta cifra varía enormemente de uno a otro (ver Crawley 1983). Los efectos de los herbívoros se reconocen a varios niveles, desde el comunitario, el poblacional, y el individual (Crawley 1983).

Para una población de plantas, los animales herbívoros podrían actuar como una limitante a su crecimiento poblacional (Louda 1982), y en el caso de un individuo las consecuencias del daño pueden ser más obvias. ¿Cuál es la consecuencia de que dentro de una población de plantas algunas sean más afectadas que otras por herbívoros? ¿Se producen dichas diferencias por fenómenos de carácter ambiental (por ejemplo, su distribución espacial), o existen diferencias asociadas a su genotipo?

La variación interindividual en plantas respecto al daño que pueden recibir por herbívoros ha sido considerada hasta muy recientemente. La importancia de dicha variación reside en el hecho de que el herbivorismo produce efectos negativos sobre la adecuación individual; en virtud de que la variación en resistencia a los herbívoros es necesaria para la evolución de la resistencia en las poblaciones vegetales, su medición resulta importante. No obstante, la presencia de variación no es suficiente para que un mecanismo evolutivo como la selección natural fomente la resistencia, sino que es necesario contestar la pregunta de si dicha resistencia tiene o no una base genética.

Aún cuando es claro que: 1) los herbívoros afectan negativamente la adecuación de las plantas, y 2) existe amplia variación fenotípica en resistencia a los herbívoros (cf. Marquis 1991), poco se conoce de la base genética de la resistencia, y de la acción de la selección natural sobre dicha variabilidad. Una revisión no extensiva de la literatura sobre estudios ecológicos y genéticos de la resistencia a los herbívoros en poblaciones de plantas, revela que existe cierta base para afirmar que la resistencia fenotípica observada está controlada genéticamente (Tabla 1.2, al final de este Capítulo). En la mayoría de las estudiadas, se reportan heredabilidades estadísticamente mayores de cero, ya sea de la cantidad de daño recibido por las plantas, o de características que producen resistencia (i.e., tipo y densidad de tricomas, compuestos secundarios que inhiben o reducen el consumo de tejido, etc.). La presencia de variabilidad genética para la resistencia a herbívoros o caracteres asociados con ella, permite inferir que puede ocurrir selección sobre esos caracteres.

Sin embargo, más de la mitad de los estudios reportados corresponden a especies cultivadas, y menos en poblaciones silvestres. En los estudios con especies cultivadas se facilita la experimentación y la estimación de parámetros genéticos (por ejemplo la heredabilidad), ya que pueden realizarse en laboratorios o en parcelas similares a los sitios donde crecen dichas plantas. Por el contrario, los ecólogos confrontan problemas de variabilidad espacial, longevidad de las especies, un gran número de herbívoros, etc., que contribuyen a la heterogeneidad de técnicas que se emplean en la estimación de los parámetros, y probablemente de precisión en los resultados.

El análisis genético de la resistencia a los herbívoros, así como la medición de la selección natural de dicho carácter en el campo (ver Berenbaum et al. 1986, Rausher y Simms 1989, en la Tabla 1.1), permitirá obtener una visión más amplia acerca de la evolución en las poblaciones naturales a este respecto. Sin embargo, la evidencia es todavía insuficiente (véase revisión en Marquis 1991).

Tabla 1.1. Estimación de la selección natural y/o sexual (fenotípica) en poblaciones silvestres de plantas y animales usando los métodos propuestos por Lande y Arnold (1983) y Arnold y Wade (1984a). Los gradientes de selección (β y Γ) indican el modo de selección. β positivos indican selección direccional para valores mayores del carácter medido, y β negativos lo contrario. Γ positivos indican selección diversificadora, mientras que Γ negativos indican selección estabilizadora para un carácter dado. Los coeficientes de selección significativos son seguidos de un asterisco. En algunos casos sólo se indica el modo de selección y si es significativo.

ESPECIE (TAXON) Y SITIO DE ESTUDIO	COMPONENTE DE ADECUACION ANALIZADO Y RELACIONADO CON:		β	Γ	REFERENCIA
	CARACTER BAJO SELECCION O CORRELACIONADO CON OTRO SI SELECCIONADO (Y NO ME- DIDO)				
ARTROPODOS					
Euschistus variolatus (Hemiptera) Indiana, EUA	Supervivencia		β		
	Tamaño de:				
	cabeza		-0.03		Lande y Arnold (1983)
	tórax		0.58*		
escutelo		0.17			
ala anterior		-0.74*			
Eurosta solidaginis (Diptera) Insecto for- mador de agallas. Pennsylvania, EUA	Fecundidad		β	Γ	Weis y Abrahamson (1986)
	medida por:				
	Tamaño de	1983-1984	0.07*	-0.01*	
	agalla	1984-1985	0.06*	-0.01*	
Gammarus minus (Amphipoda) crustáceo cavernicola Virginia del Oeste, EUA	Exito en el apareamiento				Jones y Culver (1989)
	Estructuras sensoriales:				
	MACHOS				
	1. Long. pedúnculo antenar		β		
		1986	-0.124		
		1987	0.463*		
	2. No. de segmentos del flagelo antenar				
		1986	0.118		
	1987	0.158			
3. No. de omatidias por ojo					
	1986	-0.351*			
	1987	-0.299*			

Tabla 1.1. Continuación: *Gammarus minus*.

		HEMBRAS			
				B	
1.	"	1986	-0.093		
		1987	0.460*		
2.	"	1986	0.053		
		1987	0.018		
3.	"	1986	-0.203*		
		1987	-0.259*		

VERTEBRADOS					
Rana	Importancia del tamaño				
catesbeiana	del cuerpo en:				Arnold y
(Anura)	1) Selección sexual:	B			Wade
	éxito en el apareamiento	5.674			(1984b)
Michigan,	2) Selección natural:				
EUA	Fertilidad por apareamiento	0.805			
	Supervivencia de los				
Datos de	descendientes	1.084			
Howard (1979)	3) Selección total	7.563			

Passer	Supervivencia				
domesticus**	Tamaño:				Lande y
(Passerinae)	HEMBRAS	B	F	Arnold	
	Peso	-0.52*	-0.45*	(1983)	
Rhode Island,	MACHOS				
EUA	Peso	-0.27*			
	Long. del cuerpo	-0.52*			

** Los resultados corresponden a un reanálisis de los datos de Bumpus (1899). El coeficiente que indica selección estabilizadora fue obtenido para el Componente Principal 1 que incluye 9 mediciones de cada ave, y es una medida del tamaño general (explica el 70% de la varianza).

Geospiza	Supervivencia				Grant (1985)
conirostris	JUVENILES:				B
(Geospizinae)	1. Profund. del pico	ns			
	2. Long. del pico	ns			
	3. Ancho del pico	ns			
Isla Genovesa,	Longevidad				
Galápagos,	MACHOS:				
Ecuador	1.- "	ns			
	2.- "	ns			
	3.- "	ns			
	HEMBRAS:				
	1.- "	-0.11			
	2.- "	0.17*			
	3.- "	-0.03			

Tabla 1.1. Continuación: *Geospiza conirostris*.

		Exito en apareamiento	β
MACHOS:			
1980	4.	Plumage**	0.38*
	5.	Canto del macho*** en el territorio vecino	0.26*
1981	4.	"	0.32*
	5.	"	0.29*
1982	4.	"	0.23*
	5.	"	0.31*

ninguna de las medidas del pico fueron significativas con relación a la adquisición de parejas por los machos en los tres años.

		Tamaño de nidada en hembras (1978)	β
	1.	"	-0.31
	2.	"	0.21*
	3.	"	0.19
		no. de hijos que alcanzan la reproducción/no. de huevos	β
	1.	"	-0.57
	2.	"	0.43*
	3.	"	0.13

**los machos con plumage más oscuro obtienen pareja más rápido.
*** Existen dos tipos de canto (A y B). Los machos que establecen territorio junto a un macho de canto distinto tienen mayor probabilidad de obtener pareja.

JUVENILES:			
	Supervivencia en invierno de individuos (1975-1979)	β	Schluter y Smith (1986)
Melospiza	1. Peso	0.08	
melodia	2. Long. del ala	0.08	
(Passerinae)	3. Long. del tarso	-0.32*	
Isla	4. Long. del pico	0.18*	
Mondarte,	5. Profund. del pico	-0.10	
Columbia	6. Ancho del pico	0.08	
Británica,			
Canadá			

ADULTOS:			
		Reproducción en hembras (1979)	β
	1.	"	0.12
	2.	"	-0.14
	3.	"	0.38*
	4.	"	-0.30*
	5.	"	0.02
	6.	"	0.24

Selección sobre 2 Componentes Principales: el no. 1 (CP1) representa una variable del tamaño general de las aves y explica el 42%. El no. 2 (CP2) representa la forma del pico respecto el tamaño del cuerpo.

Supervivencia en invierno;
sólo se detectó selección
direccional negativa sobre
el CP1 en hembras (1979-1980) -0.53*

Reproducción
se detectó selección
direccional positiva
sobre el CP2 en hembras

En Hembras (1979):	β
Long. del tarso	0.38*
Long. del pico	-0.30*

Ficedula hypoleuca (Muscicapidae)	Supervivencia JUVENILES:	Alatalo y Lundberg (1986)
	Long. del tarso	Selección direccional positiva*
	Long. del tarso	Selección estabilizadora*
Uppsala, Suecia	Exito Reproductivo MACHOS ADULTOS:	
	Long. del tarso	Selección estabilizadora*
	Hembras adultas:	
	Tamaño de nidada**	Selección direccional positiva*
	" "	Selección estabilizadora*

** El tamaño de nidada ("clutch size") está correlacionado con la long. del tarso.

Geospiza conirostris (Geospizinae)	Supervivencia JUVENILES (1984-1986):	β	Grant y Grant (1989)
	1. Long. del pico	0.19	
	2. Profund. del pico	0.08	
	3. Long. del tarso	0.47*	
Isla Genovesa, Galápagos, Ecuador	ADULTOS (1983-1984):		
	1. "	-0.22*	
	2. "	-0.05	
	3. "	-0.02	
	ADULTOS (1984-1985):		
	1. "	-0.05	
	2. "	0.37*	
	3. "	0.14	
	Exito en el apareamiento (MACHOS):		
	1. "	-0.01	
	2. "	0.32*	
	3. "	-0.08	
	Supervivencia TOTAL (1983-1986):		
	1. "	-0.28	
	2. "	0.27	
	3. "	0.24	

Geospiza magnirostris (Geospizinae)	Supervivencia MACHOS (1984-1985):	β	Grant y Grant (1989)
	1. Long. del pico	0.33	
	2. Profund. del pico	0.62*	
Isla Genovesa, Galápagos, Ecuador	3. Long. del tarso	-0.14	

Tabla 1.1. Continuación.

Passer domesticus (Passerinae)	Supervivencia en otoño, invierno, éxito en el apareamiento y éxito reproductivo, sobre siete caracteres**.			Møller (1989)
	JUVENILES MACHOS:	Sólo se detectó sel direccional positiva para el tamaño del "estandarte"***		
	JUVENILES HEMBRA:	No se detectó selección en ningún rasgo.		
Hollensted, Dinamarca	ADULTOS MACHO:	1. Selección direccional negativa para el tamaño del "estandarte" en la supervivencia de otoño. $S=-0.55****$		
		2. Selección direccional positiva para el tamaño del "estandarte" en el éxito en el apareamiento. $S=0.25$		
** Longitud del ala, tarso, pico, profundidad del pico, peso corporal, y condición corporal (peso corporal*long. del tarso*exp3); el tamaño del "estandarte" sólo en machos.				
*** El "estandarte" (badge), es un carácter sexual secundario de los machos que aparece después de la muda de otoño. Es un buen predictor del rango de dominancia, y es heredable ($h^2=0.60$).				
**** S=diferencial de selección (cambio en la media de la población).				
Ficedula abicollis (Muscicapidae)	Supervivencia desde que dejan el nido hasta la edad reproductiva	β	Alatalo <u>et al.</u> (1990)	
	1981	1. Long. del tarso	0.01	
		2. Peso corporal	0.21*	
	1982	1. "	-0.01	
		2. "	0.21	
Isla Gotland, Suecia	1983	1. "	0.12	
		2. "	0.33*	
	1984	1. "	-0.06	
		2. "	0.27*	
	1985	1. "	0.03	
		2. "	0.27*	
	TOTAL:			
		1) "	0.03	
		2) "	0.27*	
Pyrenestes ostrinus (Estrildidae)	Supervivencia De JUVENIL A ADULTO: en dos morfos (picos pequeños y grandes:	β	β	
		Pequeños	Grandes	
	1. Peso	-0.14	9.60	
	2. Long. del ala	-0.35	0.34	
	3. Ancho del pico inf.	0.59*	-0.34	
	4. Ancho del pico sup.	-0.03	-0.44	
	5. Long. pico sup.	0.99*	0.16	
	6. Long. del pico inf.	0.94*	-0.68	
	7. Profund. del pico	-0.36	-0.59	
cerca de Yaundé, Camerún				Smith (1990)

Tabla 1.1. Continuación: *Pyrenestes ostrinus*.

HEMBRAS ADULTAS:		β	β
1.	"	0.05	-0.19
2.	"	0.01	-0.34
3.	"	0.22	0.02
4.	"	-0.55*	0.34
5.	"	0.20	0.87*
6.	"	0.06	-0.65
7.	"	-0.05	-0.51
MACHOS ADULTOS:			
1.	"	0.16	0.27
2.	"	0.08	-0.09
3.	"	0.18	-0.24
4.	"	-0.33*	-0.12
5.	"	0.24	-0.18
6.	"	-0.40	0.42
7.	"	0.18	0.13

Se detectó además, selección diversificadora en el ancho del pico de los juveniles respecto de la sobrevivencia.

PLANTAS

<i>Pastinaca sativa</i> (Umbelliferae)	Fecundidad con caracteres asociados a la resistencia al herbívoro <i>Depressaria pastinacella</i> (Lepidoptera) y la adecuación:	Berenbaum <u>et al.</u> (1986)
Champaign, Illinois, EUA	1. Día de floración	β -0.148
	2. % de Bergapten** en semillas	0.883*
	3. Cantidad de Bergapten en hojas	-0.354*
	4. % de Sphodin** en semillas	-0.351*
	5. Cantidad de Sphodin en hojas	0.500*

** Furanocoumarinas, compuestos repelentes a fitófagos.

<i>Collinsia verna</i> (Scrophulariaceae)	Supervivencia y fecundidad sobre el tiempo de germinación:	β	Γ	Kalisz (1986)
Illinois, EUA	SITIO 1: 1982-1983	-0.201*	-0.002	
	SITIO 2: " "	-0.214*	0.035	
	SITIO 3: " "	-0.327*	0.054	
	SITIO 1: 1983-1984	-0.062*	0.004	
	SITIO 2: " "	-0.116*	0.037	
	SITIO 3: " "	-0.056	-0.019	

<i>Impatiens pallida</i> (Balsaminaceae)	Análisis en 24 sitios. Supervivencia:	SELECCION DIRECCIONAL (β)			
		POSITIVA:	NEGATIVA:		
Monte St. Hilare Quebec, Canadá	1. Area del cotiledón	5 sitios	0 sitios		
	2. Día de inicio de producción foliar	1 "	6 "		
	3. Día de abscisión del cotiledón	0 "	1 "		
	4. No. hojas (1er mes)	1 "	1 "		Stewart y Schoen (1987)
	5. No. hojas (2do mes)	1 "	8 "		
	6. Long. del tallo (1er mes)	2 "	1 "		
	7. Long. tallo (2do mes)	0 "	9 "		

Tabla 1.1. Continuación: *Impatiens pallida*.

		Fecundidad:			
	1.	"	2	"	4
	2.	"	1	"	1
	3.	"	0	"	0
	4.	"	0	"	0
	5.	"	1	"	1
	6.	"	4	"	2
	7.	"	1	"	7
Ipomopsis aggregata (Polemoniaceae)	Exito reproductivo como:		MACHO:	HAMBRA:	
	1984:		B	Γ	
	1.	Proporción pistilada**	0.09	0.05	
	2.	Exerción de estigmas***	0.04	0.09	
	3.	Fecha de floración	0.28*	0.14	
	4.	Long. de corola	0.03	0.00	
	5.	Ancho de corola	----	----	
	6.	Long. antera máyor	----	----	
Colorado, EUA	1985:			Campbell (1989)	
	1.	"	0.04	0.21*	
	2.	"	-0.17	0.21*	
	3.	"	0.26	-0.06*	
	4.	"	0.26	-0.13	
	5.	"	0.20	-0.04	
	6.	"	0.27	-0.11	
	1986:				
	1.	"	-0.14	0.01	
	2.	"	0.03	0.07	
	3.	"	-0.01	0.26*	
	4.	"	0.04	0.14	
	5.	"	0.24*	0.09	
	6.	"	0.00	0.21	
	TOTAL (1984-1986):				
	1.	"	-0.02	0.08	
	2.	"	-0.01	0.13	
	3.	"	0.22*	0.10	
	4.	"	0.11	0.01	
	5.	"	0.24*	0.03	
	6.	"	0.11	0.08	
** Suma de las flores en la fase pistilada en todos los días del experimento, entre el total de flores en el mismo tiempo.					
*** Longitud del estilo y estigma menos la longitud de la corola.					
Calathea ovandensis (Marantaceae)	Fecundidad:		B	Γ	
	Long. de la corola	(1984)	0.059	0.079 Schemske	
	"	(1985)	-0.126*	-0.256 y	
Los Tuxtlas, Veracruz, México	"	(1986)	0.005	-0.006 Horvitz (1989)	

Tabla 1.1. Continuación.

Ipomoea purpurea (Convolvulaceae)		Fecundidad (resistencia a herbívoros)				
		ANÁLISIS FENOTÍPICO:		β	r	
Carolina del Norte, EUA	1. Tamaño de la planta			0.008*	-0.000007*	
	2. Daño por <i>Heliothis zea</i>			-0.119*	-0.3584*	
	3. Daño por <i>Chaetocnema confinis</i>			0.238*	0.0777	
	4. Daño por <i>Deloyala guttata</i> y <i>Metriona bicolor</i>			-0.169*	-0.346	Rausher y Simms (1989)
	5. Daño por herbívoros generalistas			-0.285*	0.994	
		ANÁLISIS GENÉTICO**:				
	1. "			0.010*	-0.0008	
	2. "			-0.706*	1.220	
	3. "			0.405	9.872	
	4. "			0.212	-50.826	
	5. "			0.723	15.990	

**Análisis que se ejecuta sobre los valores reproductivos (genéticos) de los caracteres.

Danthonia spicata (Graminae)		Mortalidad (M) y Fecundidad (F) en 5 poblaciones de diferente edad sucesional; la uno es la más joven.				
				β	r	
				Scheiner (1989)		
Michigan, EUA		1	2	3	4	5
1. Esfuerzo reproductivo	M	-0.09	0.19	0.25	0.36	-0.39
	F	2.18*	4.14*	4.38*	8.46*	2.71*
2. Long. del culmo	M	-0.07	-0.02	0.06	-0.23	0.08
	F	-0.10	-0.81	0.32	-2.30*	-0.87*
3. Long. de hoja	M	0.04*	0.06	0.03	0.04	0.03
	F	0.15*	0.36*	0.15	0.40*	0.25*
		r				
		1	2	3	4	5
1. Esfuerzo reproductivo	M	-1.51*	-8.01*	-3.31*	-4.12*	-1.84
	F	3.37	-0.64	0.94	3.12	2.82
2. Long. del culmo	M	0.08	-0.142	-2.27*	-0.36	-0.30
	F	-0.10	0.47	-4.17	1.83	-0.06
3. Long. de hoja	M	0.01	-0.05*	-0.04*	-0.03	0.00
	F	0.001	0.07	-0.07	-0.10*	0.02

Viola cazorlensis (Violaceae)		Fecundidad: caracteres florales:			
		β	r		
Sierra de Cazorla, Jaén, España	1. Long. pedúnculo de la flor	-2.12*	1.91*		
	2. Long. espolón**	0.59	-0.57		
	3. Long. pétalo superior	-1.36	1.55	Herrera (1990)	
	4. Long. pétalo medio	2.58	-2.42		
	5. Long. pétalo inferior	-1.69	1.52		

** Aquí se acumula el néctar.

Tabla 1.1. Continuación.

		β	Γ
Erythroxyton	Fecundidad		
havanense	1. Días a la floración		
(Erythroxyllaceae)	una vez iniciadas las		
	lluvias.**	1987 -0.188	0.024
Chamela,		1988 0.150	-0.269
Jalisco,			
México			Dominguez (1990)
Tagetes	Supervivencia y Fecundidad	β	Γ
micrantha	1. Tiempo a la germinación	-0.208*	-0.017
(Compositae)	una vez iniciadas las		González-Astorga
Pedregal de	lluvias		(1991)
San Angel, D.F.,			
México			

Tabla 1.2. Estimaciones de variabilidad genética para la resistencia a los herbívoros (o caracteres asociados a ella). h^2 = heredabilidad. Cuando no se ha estimado la heredabilidad de la resistencia, se menciona el método usado para inferir una base genética de la resistencia. Todas las heredabilidades son significativas, excepto cuando se indica con ns (no significativa).

PLANTAS CULTIVADAS

PLANTA (Familia)	HERBIVORO (Orden)	CARACTER MEDIDO	h^2	REFERENCIA
Ipomoea batatas (Convolvulaceae)	Diabrotica spp. Systema spp.	% raíces dañadas	0.45	
		no. hoyos por raíz	0.23	
		índice de severidad	0.37	
		"score" de daño	0.39	
		todos juntos (Coleoptera)	% de raíces dañadas	0.51
Híbridos de Solanum tuberosum x S. berthaultii (Solanaceae)	Myzus persicae (Homoptera)	2 tipos de tricomas glandulares:		
		Tipo A:		
		Densidad	0.18	
		Tipo B:		Mehlenbacher
		Densidad	0.22	<i>et al.</i> (1984)
	Tamaño de gota que sale del tricoma	0.64		
Sorgum vulgare (Graminae)	Barrenador de tallos	no. de hoyos	0.11-0.44	
		no. de túneles	0.13-0.16	Rana <i>et al.</i> (1984)
		% de minado	0.06-0.14	
		no. de larvas y pupas	0.10	
Medicago sativa (Leguminosae)	Empoasca fabae (Homoptera)	Daño 1a. semana	0.31	
		Daño 2a. semana	0.31	Soper <i>et al.</i> (1984)
		No. de ninfas del herbívoro.	0.56	
Medicago sativa (Leguminosae)	Empoasca fabae (Homoptera)	Pubescencia no glandular en 2 variedades:		
		VAR. 1:		
		Tallo	0.01ns	
		Hojas	0.28	
		VAR. 2:		Elden <i>et al.</i> (1986)
Tallo	0.59			
Hojas	0.66			

Tabla 1.2A. Continuación.

Phaseolus vulgaris (Leguminosae)	Empoasca kraemeri (Homoptera)	No.de ninfas que se desarrollan a los: 20 días 40 días Nivel de daño	Kornegay <i>et al.</i> (1986) Var. aditiva " " " "
Grindelia camporum (Compositae)	-----	% Resina cruda** Número del ácido % de ácidos de resina. Gramos de resina por planta	0.36 0.50 0.45 0.29 McLaughlin (1986)

* Este estudio no fue hecho específicamente para analizar la resistencia a los herbívoros. Sin embargo, ya que las resinas de esta planta podrían considerarse como compuestos de defensa, se ha mencionado este trabajo.

** diterpenos.

PLANTAS SILVESTRES

Lotus corniculatus (Leguminosae)	Arion ater (Mollusca)	Daño asociado con polimorfismo en la cianogénesis glucósidos.	control genético de la cianogénesis	Jones (1962)
Trifolium repens (Leguminosae)	varias spp. de Mollusca	Daño asociado a un polimorfismo en la cianogénesis cianogénicos.	control genético de la cianogénesis.	Dirzo y Harper (1982a,b) Dirzo (1984)
Pastinaca sativa (Umbelliferae)	Depressaria pastinacella (Lepidoptera)	Cantidad total de 4 furanocoumarinas, asociada a la resistencia en: Hojas semillas	0.67 0.52	Berenbaum <i>et al.</i> (1986)
Ipomoea purpurea (Convolvulaceae)	Chaetocnema confinis (Coleoptera)	Daño foliar	0.09ns varianza aditiva significativa.	Simms y Rausher (1987)

Tabla 1.2B. Continuación.

Solidago altissima (Compositae)	Eurosta solidaginis (Diptera)	varias medidas de infestación por el insecto: % de tallos dentro de un clon donde el insecto intenta ovipositar (punciones) % de tallos puncionados con oviposiciones % de tallos con agallas % de tallos puncionados que forman agallas	diferencias entre clones significativas. McCrea y Abrahamson (1987)	Anderson <u>et al.</u> (1989)
Piper arieianum (Piperaceae)	Hasta 95 spp. de insectos	daño foliar entre 4 genotipos en un período de 3.5 años	diferencias significativas entre genotipos. El orden de resistencia o susceptibilidad varía en el tiempo y dependiendo del herbívoro	Marquis (1990)

CAPITULO II

ECOLOGIA E HISTORIA NATURAL DE Datura stramonium L. (SOLANACEAE)

CONTENIDO	Página
Introducción.....	42
Ecología de poblaciones.....	42
Biología floral.....	43
Genética.....	46
Patógenos, parásitos y herbívoros.....	48
Metabolitos secundarios.....	50
Historia.....	53
<u>Datura stramonium</u> L. en el Pedregal de San Angel:	
datos ecológicos preliminares.....	55

INTRODUCCION

Datura stramonium L. (Solanaceae) es una hierba anual erecta que alcanza hasta 2 m de altura y que se propaga exclusivamente por semillas. Esta hierba es robusta y ampliamente ramificada dicotómicamente, con hojas grandes de bordes irregularmente dentados, color verde oscuro y con peciolo muy grandes (Fig. 2.1). Las hojas al frotarse despiden un olor desagradable. Sus flores son tubulares, de color violáceo o blanco, pero quizás lo más característico de esta planta es su fruto, que es una cápsula espinosa dehiscente (en cuatro valvas) y con muchas semillas oscuras, reniformes. Esta especie ha sido ampliamente estudiada desde diferentes aspectos de su biología, por lo que aquí resumo sólo algunos relacionados con esta tesis.

ECOLOGIA DE POBLACIONES

Aunque D. stramonium tiene una amplia distribución geográfica, en una localidad dada las plantas se presentan en parches o manchones cuya densidad es variable espacialmente. D. stramonium está catalogada en varios países como una maleza nociva para la agricultura (Weaver y Warwick 1984). En México, esta especie es más bien una arvense o ruderal (sensu Baker 1974). Sin embargo, cualquiera que sea el sitio donde crece, la característica distintiva de su hábitat es la perturbación humana. Así, es frecuente encontrar parches de esta solanácea en basureros, a orillas de los caminos, en campos de cultivo abandonados, y en aquellos lugares donde la vegetación es removida.

Las plántulas de D. stramonium comienzan a emerger con el inicio de las lluvias, y el intervalo de emergencia puede durar más de un mes (R. Cabrales no publ., ver Cap. V). Bajo condiciones de cultivo o experimentales, la mortalidad de las plántulas puede ser tan alta como del 40 al 70% (Weaver y Warwick 1984), o tan baja como del 10% (Kirkpatrick y Bazzaz 1979). En condiciones naturales, en el Valle de México, la mortalidad puede ser tan alta como del 40 al 80%, para cohortes tempranas y tardías, respectivamente (R. Cabrales, no publ.).

Debido a las altas tasas de crecimiento de esta hierba (Weaver y Warwick 1984), y a que las flores se originan en las bifurcaciones del tallo, una planta puede comenzar su reproducción temprano en su vida (primer mes). Ya que su crecimiento es indeterminado, el período reproductivo se extiende hasta la senescencia, pudiendo producir un gran número de flores, frutos y semillas. Una vez que las cápsulas se secan, abren longitudinalmente. Durante la dehiscencia las cápsulas permanecen en la planta, de manera que las semillas caen al suelo cuando ésta es agitada. De esta forma, la dispersión de las semillas es básicamente por gravedad, aunque se sabe que las semillas pueden ser transportadas por agua (Weaver y Warwick 1984). Es probable que la dispersión más importante de las semillas ocurre y ha ocurrido a través de las actividades humanas.

BIOLOGIA FLORAL

Cuando se produce la primera yema floral, se origina también la primera ramificación de la planta una vez que se ha formado del

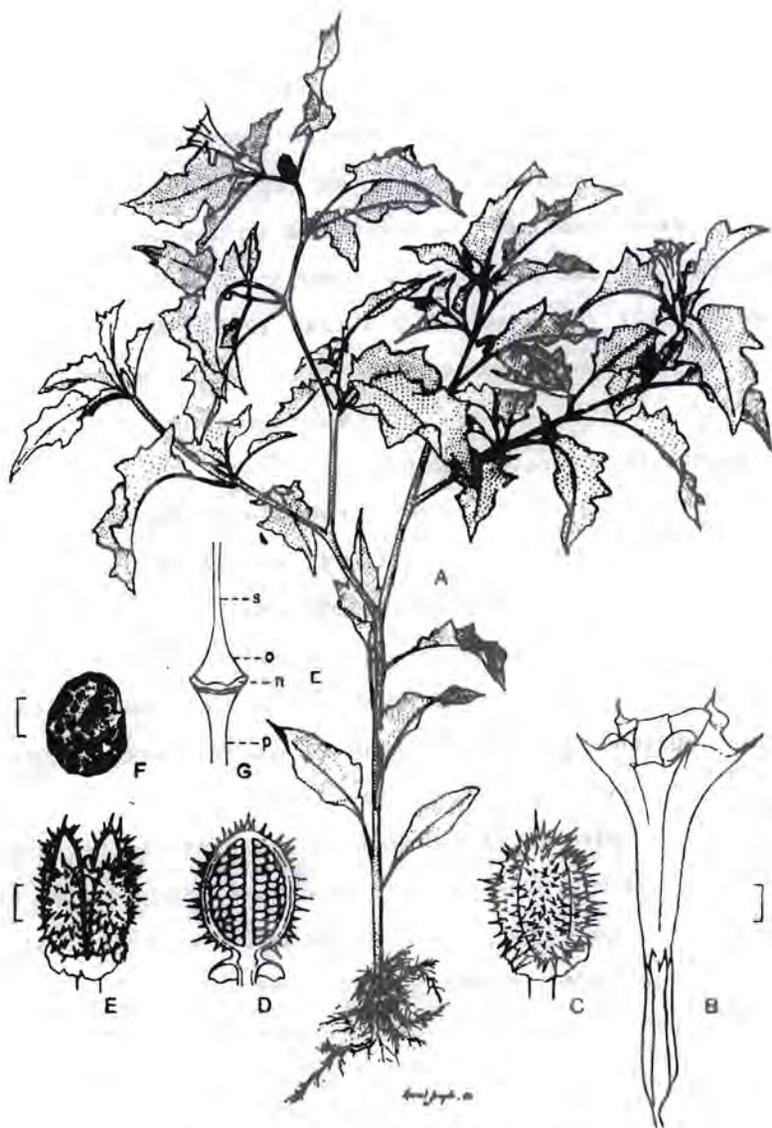


Figura 2.1. Características de *Datura stramonium* L. A.- Planta adulta, B.- flor, C.- fruto cerrado que muestra las líneas de dehiscencia, D.- corte longitudinal de una cápsula, E.- cápsula abierta, F.- semilla, G.- porción de una flor cuando se ha removido el cáliz y corola: p = pedicelo, s = estilo, v = trazas vasculares, o = ovario, n = disco nectarífero. La escala es igual a 1 cm de A a E; de 1 mm en F, y G está a escala natural. (A-F tomados de Weaver y Warwick 1984; G tomado de Sharma 1972).

sexto al octavo primordio foliar (Weaver y Warwick 1984). Las flores miden de 3 a 6 cm de longitud, son perfectas y protándricas. Las flores permanecen abiertas por un día, y la dehiscencia de las anteras ocurre antes de la antesis. La especie es autocompatible y por tanto las semillas se originan principalmente por autopolinización. Cada flor tiene cinco anteras que en conjunto producen unos 125 800 granos de polen (Sharma 1972); asimismo, la flor tiene un nectario en la base del ovario (Fig. 2.1), cuyo néctar contiene 3.94% de azúcares. Este porcentaje es relativamente bajo comparado con el promedio (22.1%) de azúcares reportado para plantas con el síndrome de esfingofilia (Wyatt 1983), como D. stramonium. Sin embargo, en el Pedregal de San Angel, se han medido concentraciones de azúcar en plantas de D. stramonium que van del 10 al 20% (A. Búrquez, com. pers.).

Se ha reportado que las abejas melíferas, en la India, visitan activamente las flores de D. stramonium para coleccionar néctar y polen (Sharma 1972). Sin embargo, no hay certeza de que promuevan la fecundación cruzada. También, Grant y Grant (1983) indican que las flores de varias especies de Datura son visitadas por abejas de los géneros Bombus, Apis, Xylocopa, y Anthophora (Hymenoptera), y por los esfíngidos Manduca sexta, M. quinquemaculata, e Hyles lineata (Lepidoptera). Los autores reconocen que sólo los esfíngidos pueden ser considerados como polinizadores legítimos, y aun cuando sus visitas las realizan casi siempre dentro de una misma planta (autopolinizaciones), posiblemente puedan llegar a mover polen de una planta a otra. También concluyen que las características de las flores de Datura están adaptadas primordialmente para la polinización por

esfíngidos (según se interpreta de los síndromes de polinización propuestos por Van der Pijl, *cf.* Baker 1983, Wyatt 1985).

GENETICA

Varias especies del género Datura han sido objeto de estudios genéticos. En particular, D. stramonium ha sido la fuente de muchos descubrimientos en genética y biología del desarrollo en plantas (Avery *et al.* 1959, Weaver y Warwick 1984). Básicamente, los estudios en D. stramonium han estado enfocados a la citogenética: estudio de mutaciones cromosómicas y poliploidías, y su posible importancia en la evolución de plantas (Avery *et al.* 1959, Blakeslee 1921). El número cromosómico somático de Datura stramonium es $2n=24$ (Blakeslee 1921, Avery *et al.* 1959, Spurná *et al.* 1981, Palomino *et al.* 1988). Asimismo, se han descubierto la existencia de triploides y tetraploides, y un gran número de trisomías ($2n=25$) (Blakeslee 1921). En general, D. stramonium es una especie polimórfica en cuanto a su cariotipo (Spurná *et al.* 1981).

A partir de estudios de genética mendeliana se descubrió que un locus con dos alelos controla la expresión del color de las flores y el color del tallo. El alelo que codifica el color violeta es dominante sobre el blanco; las plantas con flores violáceas, tienen tallos rojizos, mientras que las plantas con flores blancas poseen tallos verde claro. La expresión de las espinas en la cápsula está controlada por otro locus, siendo el fruto con espinas dominante sobre el no espinoso (Blakeslee 1921). Estas diferencias entre plantas han sido denominadas formas o

variedades: (1) variedad stramonium: corola blanca, tallo verde y cápsula con espinas; (2) variedad tatula: corola violácea, tallos rojizos y cápsula con espinas; (3) variedad inermis: cápsula sin espinas (Avery et al. 1959). La variedad stramonium es menos frecuente en las poblaciones de México (obs. pers.) y Estados Unidos (A. Motten com. pers); sin embargo, existen también poblaciones donde ocurre sólo la forma stramonium (cf. Weaver et al. 1985).

Esta especie también ha sido objeto de estudio desde el punto de vista de la genética cuantitativa. Para características morfológicas como la estatura de la planta, número de internodos, peso del tallo, y peso de las hojas, Bhagat y Mital (1984) han encontrado varianza genética aditiva, así como varianza genética de interacción (epistática). Ya que D. stramonium es usada para la obtención de alcaloides (ver abajo), la detección de varianza genética aditiva (heredabilidad alta) en caracteres morfológicos, posibilita el llevar a cabo experimentos de selección artificial para la obtención de plantas con un alto rendimiento.

El género Datura ha sido estudiado mediante electroforesis en gel de almidón con el fin de detectar diferencias entre especies (Conklin y Smith 1971). Usando enzimas peroxidadas, estos autores encontraron en 10 especies de Datura que cada una mostró un patrón de bandeo (zimograma) único para estos loci y sus resultados concuerdan con las relaciones taxonómicas establecidas por métodos convencionales.

Otros estudios de genética de poblaciones de D. stramonium usando electroforesis en gel son los de Warwick (1990), en los cuales al analizar la variación genética en varias poblaciones en

Canadá, no encontró ningún loci polimórfico. Un resultado similar fué encontrado en el presente estudio para seis poblaciones en México (ver Cap. V).

PATOGENOS, PARASITOS Y HERBIVOROS

D. stramonium sostiene una comunidad grande de organismos parásitos: 12 especies de hongos, hasta 60 virus y una bacteria se han reportado como agentes de enfermedades (Weaver y Warwick 1984). Dos nemátodos infectan raíces, y un gran número de insectos pueden considerarse herbívoros de esta planta (Homoptera, Lepidoptera, y Coleoptera, como los más importantes, Essig 1958). De los herbívoros, quizás el más importante sea el crisomélido Lema trilineata (Kogan y Goeden 1970a), que es un herbívoro especialista de solanáceas. Al parecer se alimenta preferentemente de especies del género Datura (Kogan y Goeden 1970c). Todos los estadios, excepto la pupa, se encuentran sobre las plantas de Datura, y tanto los adultos como las larvas se alimentan del tejido (casi siempre foliar) vivo. Debido a que son multivoltinos, producen severos daños a su huésped. Ya que las larvas son gregarias y tienen un tasa baja de conversión de alimento a peso corporal (aproximadamente del 27%; Kogan y Goeden 1970b), llegan a producir defoliaciones completas (obs. pers). Este crisomélido es de distribución mundial por lo que es muy frecuente que esté asociado a una especie de Datura en una localidad dada. Como se señaló arriba, también puede vivir sobre otras solanáceas.

Existe evidencia de que larvas y adultos de Lema trilineata, producen la muerte de individuos juveniles (Kirkpatrick y Bazzaz

1979) y adultos (obs. pers.). Un estudio de la defoliación natural por Lema trivittata (=Lema trilineata) en plantas de D. stramonium, mostró que los efectos negativos de la defoliación incluyen una reducción de la biomasa total, y una reducción del número de semillas de hasta 44% (Peterson y Dively 1981).

Otro herbívoro que con frecuencia iguala en importancia al anterior, es el coleóptero de la familia Curculionidae llamado Trichobaris soror. Este coleóptero es depredador de semillas y en algunos sitios se le conoce como barrenador de tallos de Datura (Essig 1958). Los adultos se alimentan de las hojas, mientras que las larvas se nutren de las semillas inmaduras dentro de los frutos en desarrollo (obs. pers.). Todos los estadios larvarios ocurren dentro del fruto, así como el estadio de pupa, y emergen como adultos en la estación siguiente. Los índices de infestación por este insecto son elevados. En 1989, en una población de D. stramonium en México, la proporción de plantas que tenía al menos un fruto infestado por T. soror fué del 90%. Esto no implica que todos los frutos estén parasitados, sin embargo el número de semillas depredado por fruto puede ser elevado (Cabrales no publ.). En algunas poblaciones en la Cuenca de México y su periferia, encontramos siempre a este insecto en los frutos (obs. pers.).

En el Pedregal de San Angel, se ha registrado la presencia de tres folívoros más (obs. pers.). Uno muy importante por su abundancia, es Sphenarium purpuracens (Orthoptera: Acrididae), que se alimenta de una gran variedad de plantas (es generalista o polífago, sensu Cates 1981), entre ellas D. stramonium y otras especies (obs. pers.). Al final del verano y principios del otoño

(jul.-sept.), este insecto es muy abundante en el Pedregal de San Angel (Márquez-Mayaudón 1968, Serrano-Limón y Ramos Elorduy 1989), y en comunidades de herbáceas en el Valle de México (obs. pers.). Otros insectos que depredan casi exclusivamente solanáceas son los miembros del género Epitrix (Coleoptera: Chrysomelidae, p. ej. E. parvula). Esta son especies pequeñas (1.5-2 mm de longitud), que defolian una gran variedad de solanáceas, tanto cultivadas (tomate, papa, tabaco, etc.) como silvestres (Essig 1958). En las hojas, su daño se distingue porque consta pequeños hoyos en la lámina foliar. Este insecto aparece en los primeros meses del desarrollo de las plantas. Tiene una amplia distribución en Norteamérica, y se le ha encontrado en el Valle de México y estados vecinos, como Morelos e Hidalgo (obs. pers.). Finalmente, otro insecto que no ha podido ser identificado es un lepidóptero (Fam. Noctuidae). Se ha observado larvas (solitarias) depredando las hojas de D. stramonium, aunque a nivel poblacional puede considerarse como poco abundante (Algunos especímenes han sido enviados para su identificación).

METABOLITOS SECUNDARIOS

Las especies del género Datura poseen metabolitos secundarios. En particular, se han estudiado de manera extensiva los alcaloides. Los alcaloides de Datura derivan todos, como productos secundarios, del metabolismo del glutamato (Leete 1959). Hasta 31 alcaloides han sido encontrados en el género, y 12 de ellos en D. stramonium (Evans 1979), siendo los más comunes la hyosciamina y la escopolamina. El contenido total de alcaloides va de 0.2 a 0.7%

del peso seco de la planta (Orville y Fischer 1946, Sharova et al. 1976, Singh y Singh 1985). De esta cantidad, del 60 al 95% puede constituirse de hyosciamina y del 5 a 20% de escopolamina (Orville y Fischer 1946, Sharova et al. 1976). Sin embargo, existe una gran variación en las concentraciones de alcaloides influenciada por las condiciones físicas donde crecen las plantas como luz, temperatura y disponibilidad de nitrógeno (Weaver y Warwick 1984). También, la concentración de alcaloides varía dentro de la planta, dependiendo de las partes: los alcaloides se producen en las raíces a los 20 días de emergida la planta, y son movilizados a las partes aéreas. La máxima concentración se alcanza aproximadamente a los dos meses de edad (Weaver y Warwick 1984). La concentración máxima de alcaloides (en porcentaje) ocurre en los peciolo (0.64), seguida de las semillas y hojas (0.31 y 0.39 respectivamente), raíz (0.26), cápsula (0.24) y tallo (0.13) (Orville y Fischer 1946).

Existe evidencia de variación entre las poblaciones de D. stramonium en el contenido total de alcaloides (sobre la base del peso seco de la planta), así como variación en las proporciones relativas de alcaloides (Sharova et al. 1976). Otra fuente de variación en el contenido de alcaloides está asociada con la ploidía de las plantas. Plantas tetraploides (4n) exceden hasta en un 50% el contenido de alcaloides de las plantas diploides (2n; Orville y Fischer 1946).

La concentración de alcaloides cambia con la edad de la planta, alcanza un máximo en edades tempranas y decrece conforme la planta se acerca a la senescencia. Esto hace pensar que no necesariamente son productos de desecho, sino que pueden jugar un

papel importante en la defensa de las plantas contra los herbívoros y microorganismos patógenos. Al mismo tiempo pueden funcionar como "señales" de reconocimiento de la planta huésped por los herbívoros monófagos (sensu Cates 1981) y por sus enemigos naturales (Fraenkel 1959, Robinson 1974). En este sentido, un experimento sobre la respuesta de alimentación y el crecimiento del gusano del tabaco, Protoparce (=Manduca) sexta (un esfíngido que se alimenta exclusivamente de plantas de la familia Solanáceae) con 24 especies de solanáceas, incluida D. stramonium, y 9 especies de otras familias, mostró que la alimentación y el crecimiento fue mejor en las solanáceas. Al parecer, un glucósido no identificado opera como atrayente para el insecto y está presente sólo en las solanáceas (Yamamoto 1957, en Fraenkel 1959). También se ha encontrado que la mortalidad de huevos y larvas de M. sexta es más alta en plantas de D. stramonium que en plantas de tabaco, debido al elevado parasitismo por avispas que la visitan preferentemente (Katanyukul y Thurston 1979).

Existe evidencia de que D. stramonium produce cuatro tipos de sesquiterpenoides (fitoalexinas) en respuesta a la inoculación de hongos fitopatógenos (inducción de metabolitos secundarios). Estos compuestos inhiben la germinación de las esporas de los patógenos (en diferente medida dependiendo del tipo de sesquiterpenoide). Sin embargo, todavía no es del todo claro si esto constituye la expresión de un mecanismo defensivo per se (Ward et al. 1976).

Otros metabolitos secundarios que se encuentran en el género Datura son los flavonoides. Cerca de ocho tipos (cuatro análogos del quercetin y cuatro del kaempferol) han sido aislados de cinco

especies del género. Todos ellos se encuentran en D. stramonium, aunque al parecer existe gran variación entre muestras de esta especie (localidades) en la presencia o no de cierto flavonoide (Pate y Averett 1986), así como entre las especies.

Otro aspecto que se ha investigado con relación a la química de D. stramonium, es el potencial alelopático que posee. Algunos experimentos con lixiviados de hojas y semillas (en diferentes concentraciones) aplicados a semillas de Linum usitatissimum tuvieron un efecto negativo sobre la germinación y la elongación de las radículas. En particular, en altas concentraciones de los lixiviados, se inhibe la germinación, sin embargo el efecto negativo es más evidente sobre la elongación de las radículas (Lovett et al. 1981). No existe evidencia de campo de que este fenómeno sea importante en la exclusión de competidores potenciales de D. stramonium, ni del efecto sobre las mismas semillas de esta especie. También, se desconocen las concentraciones de alcaloides (compuestos presentes en los lixiviados) que se encuentran en el suelo. Experimentos en los cuales se han colocado semillas de esta especie en altas densidades, muestran que la tasa de emergencia de plántulas es de aproximadamente el 50%, sin importar la densidad; por otra parte, cuando se siembra a D. stramonium junto con Ipomoea hederacea, la primera especie no tiene ninguna influencia sobre la densidad de plántulas de la segunda (Kirkpatrick y Bazzaz 1979).

HISTORIA

Se dice que distribución de D. stramonium es cosmopolita pues crece en sitios de clima frío, como en Canada (42° 45' latitud N;

Weaver et al. 1985), en zonas templadas y cálidas de América Central y del Sur, así como de Asia y Africa (Weaver y Warwick 1984). Debido a la amplia distribución actual de la especie, existen dudas acerca de su origen (Haegi 1976). Linneo describe en 1758 a Datura stramonium como originaria de América tropical (Avery et al. 1959), pero otros autores (Fernald 1950, en Weaver y Warwick 1984) señalan un origen asiático. Aunque es bien sabido que por el siglo XI ya se usaba Datura como planta con fines rituales y medicinales en la India y China, así como por los Arabes, ésto no quiere decir que se tratase de D. stramonium. Al contrario, es muy probable que se tratase de D. metel (Schultes y Hofmann 1982). Linneo latinizó la palabra sánscrita dhatura y la árabe tatura para denominar al género (Tyler et al. 1976, p.241). En la misma forma, en América, en el siglo XV, los mexicas usaban Datura como narcótico y como planta curativa llamada toloatzin, que significa "cabeza inclinada", en referencia a su fruto (Matuda 1952, Schultes y Hofmann 1982), o bien con el nombre de tolohuaxihuitl como aparece en el Códice Badiano (Schultes y Hofmann 1982). Esto tampoco implica que se trate de D. stramonium, por lo siguiente: la palabra nahuatl xihuitl significa hierba (Ortiz de Montellano 1976), es decir, pueden descartarse las especies de género que son arbustivas o arbóreas. Por otra parte, el significado de la palabra toloatzin ("cabeza inclinada"), si es correcto, no es aplicable a D. stramonium, que es la única especie herbácea con fruto erecto. Considero que una de las especies herbáceas y con fruto espinoso colgante que aparece en el Códice Badiano podría ser D. meteloides ó D. discolor, y la otra (llamada Nexehuac) con fruto colgante y al parecer sin espinas

podría ser D. ceratocaula. Sin embargo, en el Codice Badiano, aparece una especie herbácea más de Datura, con flores blancas (cf. Figura 25 r., en De la Cruz 1964), y al parecer es D. stramonium (Miranda y Valdes 1964, en De la Cruz 1964). En México a varias especies de Datura se les denomina **toloache**, pero este nombre se le aplica en particular a D. stramonium.

Aún cuando no es posible conocer el sitio de origen de esta especie, el hecho que hoy se le encuentre en todos los continentes es evidencia de su gran capacidad para tolerar una multiplicidad de ambientes, como ocurre con muchas plantas con hábito de malezas (cf. Baker 1974). Al igual que con las malezas estrechamente ligadas a los cultivos del hombre, D. stramonium se ha favorecido de la perturbación de los hábitats para su expansión geográfica. A diferencia de otras malezas, en algunas culturas se le ha considerado como una planta de origen sagrado, y por lo tanto se le ha conservado y propagado. ¿Cómo se han originado en esta especie las características que, como a toda maleza, le permiten "explorar" y colonizar los ambientes más diversos? No es posible responder de manera simple a esta pregunta, pero sin duda el hombre ha contribuido de manera importante. Esto mismo hace a las malezas un material excelente para el estudio de la microevolución y la adaptación (Baker 1974).

Datura stramonium L. EN EL PEDREGAL DE SAN ANGEL: DATOS
ECOLOGICOS PRELIMINARES

El Pedregal de San Angel, situado al sur de la Ciudad de México, es un sitio de topografía muy accidentada de edad muy

reciente (ca. 2500 años, fecha probable de la última erupción del volcán Xitle, al sur de la Ciudad de México), y se encuentra a una altitud de 2250-3100 m s.n.m.. Su sustrato es roca basáltica que presenta una heterogeneidad espacial muy marcada (Alvarez et al 1982, Valiente-Banuet y Luna-García 1990). El clima de la zona es templado, con régimen de lluvias en verano (García 1973); la temperatura promedio anual es de 15.5 °C y la precipitación anual 870 mm. Su vegetación, denominada matorral xerófilo (Rzedowsky 1954), es escasa con un estrato arbustivo bien desarrollado y las especies arbóreas son escasas. Muchas de las especies son herbáceas anuales (Valiente-Banuet y Luna-García 1990). En las zonas de excavación, orilla de caminos y sitios donde se acumulan desperdicios, se presenta una comunidad de hierbas dominada básicamente por ruderales. En estos sitios, crece D. stramonium, formando en ocasiones parches densos.

En el año de 1987 se realizó un muestreo a lo largo de siete transectos (30 m de longitud por 2 m de ancho), de todos los individuos de D. stramonium. Este censo se realizó durante el verano, de manera que la mayor parte de los individuos se encontraron en la edad reproductiva. El objetivo fue obtener datos sobre los niveles de daño por herbívoros en las plantas, sobre la variación en caracteres morfológicos, en densidades, y en reproducción; y así poder diseñar los experimentos posteriores. Cada individuo fue etiquetado, y se le midieron las siguientes características: diámetro a la base del tallo, estatura, número de ramificaciones, número de hojas, flores y frutos presentes. Además, de cada planta se obtuvo la proporción de área foliar consumida por insectos herbívoros usando un índice de daño. El

Índice se obtiene asignando cada hoja, de cada planta a un valor de daño: 0, 1-10%, 11-25, 26-50, >50%, las proporciones de daño se suman y se dividen entre el número de hojas de la planta. De esta manera, aunque no se conoce el área foliar total de un individuo, si se tiene una estimación del porcentaje de área consumida por herbívoros. Análisis comparativos entre esta metodología y una más precisa usando un medidor de áreas, indican que la correlación entre ambas es alta ($r = 0.91$, $n = 50$, $P < 0.001$). En todo caso, esta metodología subestima ligeramente el daño. Al mismo tiempo, para cada planta se obtuvo la proporción de hojas dañadas, es decir, aquellas con cualquier cantidad de daño y se correlacionó con la estimación del área foliar consumida. El resultado indica que ambas medidas del daño se correlacionan positivamente ($r = 0.83$, $n = 82$, $P < 0.001$), por lo que ambas estimaciones pueden ser usadas para evaluar el efecto del daño sobre el rendimiento de las plantas (ver abajo). Al final de la estación (octubre de 1987), cada individuo volvió a ser censado para obtener el número total de frutos (a la senescencia de la planta).

Siendo una planta que está distribuida en parches, su densidad es variable espacialmente. En la Tabla 2.1 se muestran las densidades observadas en la Reserva del Pedregal de San Angel, y puede observarse que su densidad en el estadio de plántula es alta (hasta 301 ind./m²), y contrastante con la observada en la edad reproductiva (menos de un ind./m²). No obstante, existe una gran variación espacial en densidad (aún dentro de un parche de D. stramonium). El coeficiente de variación es grande en el estadio de plántulas, y menor en la edad reproductiva.

Durante los estadios juveniles de la planta, la probabilidad de muerte es más alta en comparación con estadios posteriores, y

Tabla 2.1. Densidad de Datura stramonium en el Pedregal de San Angel. (A) Densidad de plántulas, (B) Densidad de plantas reproductivas. Los valores de densidad son $\bar{X} \pm 1$ Error Estándar. C.V. = coeficiente de variación.

(A)

Fecha	No. de cuadros de 1 m ²	Densidad (ind./m ²)	C.V. (%)
mayo 1989	18	301.33 ± 70.59	96.58
junio 1989*	18	272.00 ± 84.25	127.10

* El valor de junio incluye reclutamientos a la población, así como las muertes ocurridas durante un mes.

(B)

Transecto	Area (m ²)	No. Plantas	Densidad (ind./m ²)
1	60	19	0.316
2	60	15	0.250
3	60	10	0.166
4	60	7	0.116
5	60	6	0.010
6	60	12	0.200
7	60	12	0.200
Total	420	81	0.180 ± 0.039

C.V. = 17.97%

más alta aún para individuos que emergen como plántulas mucho después (> 30 días) de iniciada la estación de lluvias (cohortes tardías; R. Cabrales, en prep.). Asimismo, la probabilidad de reproducción y la fecundidad son más altas para aquellas plantas que germinan primero (R. Cabrales, en prep.).

La población de *D. stramonium* en el Pedregal de San Angel mostró una amplia variabilidad fenotípica para la mayoría de los caracteres morfológicos y reproductivos analizados (Tabla 2.2). Aún cuando la mayor parte de las características muestran una enorme variación entre los individuos de la población, la mayoría de ellas varían concordantemente, es decir están correlacionadas (Tabla 2.3). La mayoría de las correlaciones entre caracteres son positivas, excepto las correlaciones entre el daño por herbívoros y la mayoría de los caracteres morfológicos, que son negativas. Las correlaciones más altas ocurren entre el número de hojas, el número de ramificaciones y el número de frutos. También puede verse en la Tabla que la fecundidad, medida como el número

Tabla 2.2. Estadística descriptiva de características morfológicas de *Datura stramonium* en el Pedregal de San Angel (1987; n = 82).

VARIABLE	MEDIA	DESVIACION ESTANDAR	ERROR ESTANDAR	C.V. (%)	AMBITO
DIAMETRO (CM)	2.7	10.44	1.15	386.6	0.47-96.5
ESTATURA (CM)	108.7	27.20	3.00	25.0	29.0-166.0
NO. RAM.*	47.1	61.51	6.79	130.5	3.0-414
NO. HOJAS	152.0	188.35	20.79	123.9	4.0-1344
NO. FLORES	18.36	28.15	3.10	153.3	0.0-167
NO. FRUTOS	14.84	18.04	1.99	121.5	0.0-155
% DAÑO**	57.76	24.65	2.72	42.6	0-100

* Número de ramificaciones.

** Daño por herbívoros: Proporción de hojas dañadas.

de frutos, está altamente correlacionada (positivamente) con la estatura de la planta, el número de ramificaciones y el número de hojas y (negativamente) con el daño. En vista de estas correlaciones, cualquiera de tales características podría ser usada como una medida del tamaño de la planta. Esto puede significar una relación de causalidad entre los caracteres vegetativos (estatura, no. de ramificaciones y de hojas) respecto de los reproductivos (número total de frutos producidos). Asimismo, las correlaciones negativas entre éstos y el daño podrían indicarnos el efecto negativo de los herbívoros sobre la fecundidad potencial de la planta ($r = -0.45$). Se observó que el herbívoro causante del daño fue el crisomélido Lema trilineata.

Tabla 2.3. Coeficientes de correlación entre distintos caracteres morfológicos de Datura stramonium en el Pedregal de San Angel (1987).

CARACTER:	DIAMETRO	ESTATURA	RAMIFIC.	HOJAS	FRUTOS	DAÑO
DIAMETRO	----					
ESTATURA	0.125ns	----				
RAMIFIC.	0.387***	0.549***	----			
HOJAS	-0.001ns	0.615***	0.866***	----		
FRUTOS	0.220*	0.670***	0.778***	0.906***	----	
DAÑO	-0.096ns	-0.520***	-0.317**	-0.391***	-0.458***	----
FLORES	0.022ns	0.606***	0.720***	0.845***	0.809***	-0.4831**

*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns, no significativo.

Un análisis de regresión múltiple de la adecuación relativa de cada individuo contra el número de hojas y el daño por herbívoros, explica el 74% de la variación en fecundidad (Tabla 2.4). La adecuación relativa individual se definió de dos formas, usando:

Tabla 2.4. Coeficientes de regresión parcial de la adecuación relativa sobre el número de hojas (tamaño de la planta), y daño por herbívoros. Se presentan los resultados cuando se usan las flores (A) o los frutos (B) como medida de la adecuación.

-A-

VARIABLE	COEFICIENTE	ERROR ESTANDAR	T	P
CONSTANTE	0.829	0.322	2.88	0.005
NO. HOJAS	0.006	0.001	12.45	< 0.001
DAÑO	-0.878	0.303	-2.90	0.005

ANALISIS DE VARIANZA DE LA REGRESION

FUENTE	SC	GL	CM	F	P
REGRESION	142.843	2	71.422	113.181	<0.001
RESIDUAL	49.852	79	0.631		

$$R^2_{\text{múltiple}} = 0.741$$

-B-

VARIABLE	COEFICIENTE	ERROR ESTANDAR	T	P
CONSTANTE	0.737	0.256	2.88	0.005
NO. HOJAS	0.005	0.0004	12.72	<0.001
DAÑO	-0.574	0.241	-2.39	0.019

ANALISIS DE VARIANZA DE LA REGRESION

FUENTE	SC	GL	CM	F	P
REGRESION	89.836	2	44.918	112.933	<0.001
RESIDUAL	31.421	79	0.398		

$$R^2_{\text{múltiple}} = 0.741$$

(1) el número de flores producido por cada individuo, entre el promedio de flores de la población, y (2) el número de frutos por individuo entre el promedio de frutos producidos. Los resultados de la Tabla 2.4, indican que ambas variables, número de hojas y daño, afectan significativamente la adecuación de las plantas, pero con diferente signo. La otra característica importante a resaltar en la Tabla 2.4, es que el usar a las flores o a los frutos como medida de adecuación es, más o menos, equivalente; ambos modelos son significativos ($P < 0.001$), y ambos explican la misma proporción de la varianza en adecuación entre individuos ($R^2 = 0.74$). Esta similitud entre ambos modelos es debida a la alta correlación entre flores y frutos mostrada en la Tabla 2.3.

En resumen, *D. stramonium* presenta una amplia variabilidad tanto en características reproductivas, morfológicas, y en daño por herbívoros, que la hacen un buen objeto para llevar a cabo estudios ecológicos.

"...(the) preservation of favourable variations and the rejection of injurious variations, I call Natural Selection. Variations neither useful nor injurious would not be affected by natural selection, and would be left a fluctuating element, as perhaps we see in the species called polymorphic."

Darwin (1859, C. IV)

CAPITULO III

SELECCION NATURAL DE LA RESISTENCIA A LOS HERBIVOROS

EN Datura stramonium L.

CONTENIDO	Página
Introducción.....	64
Métodos.....	68
Resultados.....	76
Variabilidad fenotípica.....	76
Selección fenotípica.....	77
Selección a nivel genético.....	80
Discusión.....	84

INTRODUCCION

El interés en el estudio de las interacciones entre plantas y animales, en particular herbívoros, ha crecido enormemente a partir del planteamiento de que estos dos grupos han coevolucionado (Fraenkel 1959, Ehrlich y Raven 1964). Las características de las plantas y de los animales que intervienen en la interacción se han interpretado como adaptaciones que han evolucionado en respuesta a dicha relación. De esta forma, tanto la teoría de la coevolución (Fraenkel 1959, Ehrlich y Raven 1964, Southwood 1973) como la teoría general de la defensa de las plantas contra los herbívoros (Feeny 1976, Rhoades y Cates 1976, Rhoades 1979) implican la acción de la selección natural para la evolución de las defensas en las plantas, así como para el desarrollo de contra-adaptaciones (mecanismos anti-defensivos) en los herbívoros. Se ha postulado que los metabolitos secundarios de las plantas (defensas químicas), sus características morfológicas (defensas físicas), y aún su asociación con otras plantas (Atsatt y O'Dowd 1974) y animales (Janzen 1966, 1969, pero ver Becerra y Venable 1989), han evolucionado para disminuir el daño por herbívoros. De esta forma, si surgen variantes genéticas en la población que aumenten la resistencia de las plantas a los herbívoros y reduzcan el efecto negativo de éstos, serían favorecidas por la selección.

Existe evidencia de variación interespecífica en las plantas del daño que reciben por herbívoros (y.gr. Coley 1980, Crawley 1983), así como de variación intrapoblacional (Coley 1983, Simms y Rausher 1987). Por otra parte, varios estudios han analizado el

efecto de los herbívoros sobre la adecuación de las plantas y han encontrado, en general, que tienen un efecto negativo (Rockwood 1973, Harper 1977, Morrow y LaMarche 1978, Rausher y Feeny 1980, Dirzo y Harper 1982a, Crawley 1983, Louda 1983, Marquis 1984, pero ver Paige y Whitham 1987).

No obstante, no existe certeza de que sea la selección de la resistencia genética la que produzca las diferencias en adecuación entre los individuos de la población (pero ver Dirzo y Harper 1982a, Berenbaum et al. 1986). Existe poca evidencia de variabilidad genética para la resistencia a los herbívoros en las poblaciones de plantas (ver Marquis 1991, Cap. I). En Pastinaca sativa (Umbelliferae; Berenbaum et al. 1986) e Ipomoea purpurea (Convolvulaceae; Simms y Rausher 1987) se ha reportado variación genética en resistencia a los herbívoros. La variación genética es indispensable para la respuesta evolutiva a la selección (Lewontin 1970, Falconer 1981, Lande y Arnold 1983, Endler 1986). Aunque la base de la resistencia a los herbívoros en general es desconocida, se ha supuesto que los metabolitos secundarios (sensu Fraenkel 1959, Ehrlich y Raven 1964) juegan un papel importante. Por ejemplo, hay evidencia de una correlación estrecha entre la cantidad y el tipo de alcaloides en Lupinus spp., con la intensidad de depredación por la mariposa Glaucopsyche lygdamus (Dollinger et al. 1973). En Lotus corniculatus (Jones 1962) y en Trifolium repens (Dirzo y Harper 1982a, Kakes 1989) se conoce que la resistencia de estas plantas a sus herbívoros está mediada por la cianogénesis, la cual está controlada por loci mendelianos. También, la resistencia en Pastinaca sativa está intimamente asociada con cuatro furanocumarinas (su contenido total o su

proporción) en hojas y en semillas (Berenbaum et al. 1986). Sin embargo la mayor parte de la evidencia respecto a la resistencia contra herbívoros, o caracteres asociados a ella, y su control genético, proviene de estudios en plantas cultivadas (Jones et al. 1979, Mehlenbaker et al. 1984, Rana et al. 1984, Soper et al. 1984, Elden et al. 1986, Kornegay y Temple 1986, Goodman et al. 1987, Dale et al. 1988; ver Cap. I).

Se ha considerado que la resistencia a los herbívoros es costosa en términos de los recursos que se desvían de las funciones "primarias" (mantenimiento, crecimiento y reproducción; Coley et al. 1985, Bazzaz et al. 1987). Al mismo tiempo, se ha propuesto un modelo que incluye tanto a los costos de la asignación de recursos a la resistencia y a los asociados al daño por los herbívoros, como los beneficios por la resistencia (Coley et al. 1985, Bazzaz et al. 1987, Simms y Rausher 1987, 1989). El modelo formal predice que en un ambiente con herbívoros, la adecuación máxima será para aquellas plantas que maximicen la diferencia entre el beneficio y el costo de asignación de recursos a la defensa (cf. Fig. 3.3; Simms y Rausher 1987). Existen estudios que muestran que la asignación a defensa, en términos de metabolitos secundarios, tiene un costo energético (Chew y Rodman 1979, Kakes 1989), tanto en las plantas cultivadas (Tester 1977, en soya), como en silvestres (Dirzo y Harper 1982b, Coley 1986, Berenbaum et al. 1986, Kakes 1989). Sin embargo, es importante conocer cuál es el costo en términos del número y calidad de los hijos. Simms y Rausher (1987, 1989) en un estudio con *Ipomoea purpurea*, no encontraron costos asociados con la resistencia,

medida en términos del número de semillas producidas (ver discusión de Kakes 1989).

Sólo dos estudios han estimado la selección natural sobre la resistencia de las plantas a herbívoros. Berenbaum *et al.* (1986) detectaron coeficientes significativos de selección direccional para la reducción del daño por herbívoros en Pastinaca sativa. Sin embargo, la existencia de correlaciones genéticas negativas entre los factores asociados a la resistencia (diferentes tipos de furanocumarinas), indicó que existen restricciones para mejorar la resistencia por selección natural en esta población. Por otra parte, en Ipomoea purpurea los coeficientes de selección estimados para la resistencia a los herbívoros, indican un modo de selección direccional para la disminución del daño (Rausher y Simms 1989).

Se considera que la evolución de la resistencia de las plantas a los herbívoros ocurre (o ha ocurrido) por selección natural. Sin embargo, la generalidad de esta hipótesis sólo se conocerá a través de la determinación del tipo y la magnitud de las presiones selectivas que actúan sobre la resistencia en las poblaciones naturales de plantas (Rausher y Simms 1989).

En este capítulo se reportan la variación natural en daño por herbívoros, y las estimaciones de la selección natural sobre la resistencia a los herbívoros, estimada por el nivel de daño, en la población de D. stramonium de la Reserva del Pedregal de San Ángel, México. Aquí, Datura stramonium L. presenta un amplia variabilidad en daño por herbívoros, y en el año de 1989 el principal herbívoro causante del daño en la época de reproducción fue Sphenarium purpurascens, un ortóptero generalista muy abundante en los meses de septiembre a octubre en el Valle de

México (Márquez Mayaudón 1968, Serrano Limón y Ramos-Elorduy 1989, obs. pers.).

MÉTODOS

Se realizaron cruzas controladas entre plantas de D. stramonium derivadas de semillas colectadas de plantas silvestres (n = 450). Se eligieron al azar plantas para funcionar como hembras (n = 90) y como machos (n = 30). Las cruzas se realizaron en el invernadero, y se obtuvieron 22 familias de medios hermanos paternos, donde cada planta macho fue cruzada con dos plantas hembra. En ningún caso una hembra fue cruzada con dos machos. Para medir la selección natural se realizó un experimento en el cual fueron introducidas en el campo las 22 familias de plantas, medios hermanos paternos (o 44 familias de hermanos completos) (ver detalles en Cap. IV). El sembrado de las plántulas fue en el verano de 1989 en una parcela experimental, en la Reserva del Pedregal de San Angel, dentro de la misma área de colecta de los individuos progenitores. Las plantas fueron sembradas bajo un arreglo de una parcela completamente aleatorizada con dos repeticiones (Cochran y Cox 1957; ver también Cap. IV); los datos de ambas repeticiones fueron conjuntados en el análisis final debido a la pérdida de algunas familias en una de las repeticiones. El análisis de selección se realizó en las plantas usadas para la estimación de los parámetros genéticos (ver Cap. IV).

Se midió el daño por herbívoros en dos períodos de vida de la planta, cuando jóvenes (cuarta semana), y durante la reproducción.

El daño a la cuarta semana fue producido por un coleóptero pequeño, Epitrix parvula (Coleoptera: Chrysomelidae), que está presente por un período breve y no consume los estadios reproductivos de la planta (obs. pers.). Su daño es distintivo (pequeños hoyos sobre las láminas foliares) y en general no es muy intenso. Se registró la proporción de hojas dañadas por planta a las cuatro semanas de haberse sembrado en la parcela experimental. Esta medida del daño es poco precisa pero evita el usar métodos destructivos.

El daño a la reproducción fue producido por el "chapulín" Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Acrididae) (octubre-noviembre de 1989). La evaluación de este daño se hizo a la edad reproductiva de la planta (inicio de la fructificación), cuando el daño es más intenso y por considerar que éste puede tener un impacto mayor sobre la adecuación de las plantas. Se colectaron todas las hojas de cada individuo y en el laboratorio, a cada hoja se le midió su área foliar total en un medidor de áreas (Area Meter, Delta-T-Devices, Ltd., Cambridge, England). Se obtuvo el área foliar total por planta, el área consumida por herbívoros, así como la proporción de daño.

La resistencia a los herbívoros se define como el conjunto de caracteres heredables de la planta que reducen o inhiben el consumo por los animales (Beck 1965). En este sentido, la cantidad de daño recibida por una planta podría ser el reflejo de su resistencia. Para el presente análisis y en vista de que los herbívoros fueron defoliadores, la resistencia relativa de una planta a los herbívoros es equivalente a la proporción de área

foliar no consumida. Esta forma de evaluación de la resistencia de las plantas a los herbívoros ha sido usada en otros estudios (cf. Berenbaum *et al.* 1986, Simms y Rausher 1987).

El herbívoro principal de D. stramonium es el crisomélido Lema trilineata, el cual inflige una defoliación intensa sobre las plantas (obs. pers.) que crecen en la Reserva del Pedregal de San Angel. Sin embargo, en el año de 1989, sólo una planta de la parcela experimental fué consumida por L. trilineata.

Las plantas fueron recolectadas en noviembre de 1989 cuando aún no terminaba la fructificación, ya que había comenzado la época de heladas y se corría el riesgo de que las hojas se dañaran y, por lo tanto, no fuera posible medir los niveles de daño. Por esta razón, la adecuación individual no pudo ser estimada mediante el número de frutos ò semillas. En su lugar, se usó el número de flores producidas por cada individuo. Aunque este no es el mejor estimador de la adecuación individual (fecundidad), existe una correlación positiva y altamente significativa, entre el número de flores y el número de frutos producidos por una planta, tanto para las plantas crecidas en el invernadero ($r = 0.72$, $n = 784$, $P < 0.001$; 1989), como para las plantas en condiciones naturales ($r = 0.81$, $n = 82$, $P < 0.001$; 1987; $r = 0.76$, $n = 96$, $P < 0.001$; 1989). Al mismo tiempo, existe una correlación positiva entre el número de frutos y el número de semillas producidas por una planta ($r = 0.67$, $n = 96$, $P < 0.001$, 1989). Asimismo, usando los datos de daño por herbívoros obtenidos en 1987 en la población de D. stramonium (ver Cap. II), se realizó un análisis de regresión múltiple tanto para el número de flores y frutos como medidas de adecuación, contra el número de hojas (tamaño de la planta) y el

daño por herbívoros. El daño y el tamaño de la planta explican la misma proporción de varianza en adecuación (74%), ya sea ésta medida como número de frutos o flores, aunque con signos distintos (negativo para el daño).

En este estudio, también se midió la estatura de las plantas a la edad reproductiva, como una medida del tamaño de cada planta y se usó para explorar su efecto sobre la adecuación. La estatura final de las plantas representa la tasa de crecimiento, ya que todas plantas fueron sembradas y cosechadas simultáneamente.

Para los análisis estadísticos, los datos de daño por herbívoros fueron transformados al Arcoseno $\sqrt{p_i}$, (Steel y Torrie 1980) donde p_i es la proporción de daño de individuo i . Tanto la estatura de las plantas como el daño producido por herbívoros, se evaluaron para su normalidad (Prueba de Kolmogorov Smirnov; Sokal y Rohlf 1981).

La adecuación relativa de los individuos (w_i) se definió como la adecuación absoluta W_i (número de flores) entre la adecuación absoluta promedio de la población \bar{W} :

$$w_i = W_i / \bar{W}, \text{ de manera que } \bar{w} = 1 \text{ (Lande y Arnold 1983).}$$

Para estimar el modo e intensidad de la selección sobre el tamaño de la planta y sobre la resistencia a los dos herbívoros, se usaron los métodos de regresión múltiple propuestos por Lande y Arnold (1983). Los gradientes de selección direccional (β_i) se estiman mediante la regresión de la adecuación individual relativa sobre los componentes lineales de cada carácter (en este caso 3):

$$w_i = \alpha + \sum \beta_i X_i + \epsilon \quad (1)$$

donde α es una constante, ϵ un término de error; y B_i es el gradiente de selección direccional sobre la característica X_i , y su magnitud estima la intensidad de la selección, mientras que su signo indica la dirección de la selección, y. gr. un gradiente negativo indica que se favorecen individuos con valores pequeños de la característica X_i .

Por otra parte, el cambio en la media del carácter después de la selección, es decir el diferencial de selección s (Falconer 1981), puede ser estimado mediante la covarianza del carácter X_i y la adecuación (Price 1970, Lande y Arnold 1983):

$$s = \text{cov}(w, x).$$

Al mismo tiempo, si la regresión se lleva a cabo sobre las variables independientes estandarizadas (i. e., X_i/B_i), entonces el gradiente de selección direccional (B_i) implica que un cambio de una desviación estándar del carácter X_i puede modificar la adecuación relativa en el valor (magnitud) de B_i estandarizada (i. e., $B_i\sigma_{X_i}$). Es decir, dado un cambio en una desviación estándar del carácter, la adecuación promedio se modifica en la magnitud de B_i (Lande y Arnold 1983).

Por otra parte, los gradientes de selección estabilizadora/disruptiva (Lande y Arnold 1983) o no-lineal (Phillips y Arnold 1989), se estiman de la regresión cuadrática de la adecuación sobre los caracteres:

$$w_i = \alpha + \sum B_i X_i + \sum \sum \frac{1}{2} \Gamma_{ii} X_i^2 + \sum \sum \Gamma_{ij} X_i X_j + \epsilon \quad (2)$$

donde α es una constante, B_i es el gradiente direccional del carácter X_i , Γ_{ii} es el gradiente de selección cuadrático del carácter X_i (que indica selección cóncava o convexa (Phillips y

Arnold 1989)), Γ_{ij} es el gradiente cuadrático de selección para los caracteres X_i y X_j (indicando selección correlativa), y ϵ es un término de error.

Los coeficientes β_i en las ecuaciones (1) y (2) son distintos cuando las variables no siguen una distribución normal multivariada, o bien cuando no se hacen suposiciones acerca de la forma de la función de adecuación (Lande y Arnold 1983). Si la distribución de los caracteres, antes de la selección, muestra un sesgo (tercer momento de la distribución distinto de cero) multivariado, los coeficientes lineales y cuadráticos están correlacionados y por tanto los estimados de los β_i dependen de si se incluyen los términos cuadráticos en la regresión o no. Esto produce que la regresión cuadrática no pueda ser usada por sí sola para estimar tanto los coeficientes lineales y cuadráticos. En su lugar, puede usarse la ecuación (1) para estimar los coeficientes lineales, y la ecuación (2) para los coeficientes cuadráticos (Lande y Arnold 1983, Phillips y Arnold 1989). No obstante, es posible estimar, mediante la regresión ortogonal, tanto los coeficientes lineales como cuadráticos (ver Apéndice en Lande y Arnold 1983). Tanto el gradiente de selección direccional (β_i) como el gradiente de selección estabilizadora/disruptiva (Γ_{ij}) (sensu Lande y Arnold 1983) tienen una interpretación dinámica, estadística y geométrica (Phillips y Arnold 1989; véase Tabla 3.1).

En el presente estudio este análisis se realizó sobre los valores fenotípicos de los caracteres. No obstante, ya que la

Tabla 3.1. Interpretación de los coeficientes de selección
(según Phillips y Arnold 1989)

Gradiente de selección lineal, B_i .

Dinámica.-	Intensidad de la selección directa sobre el carácter X_i .
Estadística.-	Regresión parcial de la adecuación sobre el carácter X_i , manteniendo las X_j constantes.*
Geométrica.-	Dirección del pico con pendiente más pronunciada de la media poblacional sobre la superficie de selección.**

Gradiente de selección cuadrático, r_{ij}

Dinámica.-	Intensidad directa de la selección cuadrática: cuando $i = j$, r_{ii} indica si la selección convexa = estabilizadora (r_{ii} negativo) o cóncava = disruptiva (r_{ii} positivo) está afectando el carácter X_i . Cuando $i \neq j$, r_{ij} indica los efectos directos de la selección correlativa.
Estadística.-	Regresión parcial de la adecuación relativa sobre los productos de las desviaciones de los caracteres con respecto a su media, manteniendo constantes otros caracteres.*
Geométrica.-	curvatura y orientación de la superficie de selección.**

* Supone normalidad multivariada sólo si los coeficientes no son estimados por separado.
** Supone normalidad multivariada de las distribuciones fenotípicas.

varianza fenotípica total de un carácter está compuesta de la varianza genética y la ambiental, las correlaciones fenotípicas entre caracteres y la adecuación pueden producir estimaciones imprecisas de la selección debido a las correlaciones ambientales (Falconer 1981, Rausher y Simms 1989). Para evitar este problema, y con el objeto de medir la selección sobre la varianza genética aditiva de los caracteres, Rausher y Simms (1989) realizaron el análisis de regresión estimando los coeficientes de regresión parcial de la adecuación sobre los valores reproductivos ("breeding-values"), en una forma análoga al análisis fenotípico. La interpretación de estos coeficientes es similar a los obtenidos en el análisis fenotípico de la selección, sin embargo indican el cambio en la adecuación conforme el valor reproductivo cambia, es decir, representa la acción de la selección natural sobre la varianza genética aditiva, toda vez que los valores reproductivos de otros caracteres se mantengan constantes.

El valor reproductivo (breeding-value) de un individuo, para un carácter dado, es la desviación de la media del carácter en su progenie, con respecto a la media poblacional (Falconer 1981). Ya que aquí se usó un diseño de familias de medios hermanos paternos, el valor reproductivo de un macho cualquiera es dos veces la diferencia entre la media de sus hijos (medios hermanos) con la media poblacional (todas las progenies). Esto deriva del hecho de que un medio del valor fenotípico de la progenie proviene del padre y el otro medio proviene al azar de la población. Entonces, la desviación promedio de la media de éstos medios hermanos con respecto a la población es de $\frac{1}{2}$. Esta es quizás la razón que mejor clarifica el porqué los parámetros genéticos (h^2 , y las

correlaciones genéticas) son sólo aplicables a la población estudiada, pues las estimaciones de los efectos de los genes (average effect) y los valores reproductivos, dependen enteramente de la media poblacional (Falconer 1981).

El análisis de regresión aplicado a los valores reproductivos de los caracteres pierde sensibilidad en la medida en que el número de individuos dentro de familias es pequeño. Sin embargo, se espera que los coeficientes de regresión de la adecuación y las medias de las familias convergan a sus valores reales conforme el número de individuos por familia se incrementa (Arnold, 1981, ver también Via 1984, Rausher y Simms 1989, Venable y Búrquez 1990). En el presente estudio, el número de individuos por familia de medios hermanos paternos fue de 7 a 25, por lo que es de esperar que las estimaciones de los coeficientes de regresión usando las medias de las familias no estén sesgadas.

RESULTADOS

Variabilidad fenotípica

La estimación del daño indicó que existe un amplia variabilidad individual en daño para esta población (Figura 3.1a). El daño producido por Epitrix parvula va de 0 a 100%, con una media de 54.1% y error estándar de 1.59%. Por otra parte, el daño producido por Sphenarium purpuracens a la edad reproductiva, muestra un ámbito menor (5- 90.4%) pero aún amplio (Figura 3.1b). El promedio para el daño producido por S. purpurascens fue de 32.8%, y un error estándar de 0.6%. De la misma forma, existe amplia variación en el tamaño de los individuos, con un rango que

va de 7.5 a 72 cm. La media de este carácter fué de 24.76 cm y el error estándar de la media fué de 0.4 cm (Fig. 3.1c). La distribución de los caracteres no difirió estadísticamente de la normalidad para el daño a la edad reproductiva (D de Kolmogorov = 0.72, P = 0.06), y el tamaño de la planta (D de Kolmogorov = 0.66, P = 0.1); no así para el daño a las cuatro semanas (D de Kolmogorov = 0.095, P = 0.003) (Fig. 3.1). Aun así, la distribución del daño por *E. parvula* no parece apartarse mucho de la normalidad.

Selección fenotípica

El modelo de regresión múltiple lineal es significativo (Tabla 3.2b), y explica 61% de la varianza en adecuación: los gradientes de selección direccional para el tamaño de la planta (estatura) y el daño por herbívoros a las cuatro semanas, son positivos y altamente significativos ($P < 0.001$). Mientras que el gradiente de selección direccional del daño por herbívoros a la edad reproductiva es negativo, indicando selección por reducción del daño, éste no es significativo.

El modelo cuadrático también es significativo, aunque éste no explica mucho más de la varianza en adecuación ($R^2 = 63\%$) que el modelo lineal (Tabla 3.2b). El gradiente de selección cuadrática del daño por herbívoros a la edad reproductiva es altamente significativo ($P < 0.001$) y negativo, indicando selección convexa o estabilizadora. Los coeficientes cuadráticos restantes no fueron significativos (Tabla 3.2a).

Aunque es preferible el análisis de los caracteres bajo selección en conjunto, los coeficientes cuadráticos de selección correlativa Γ_{ij} , pueden complicar la interpretación de la

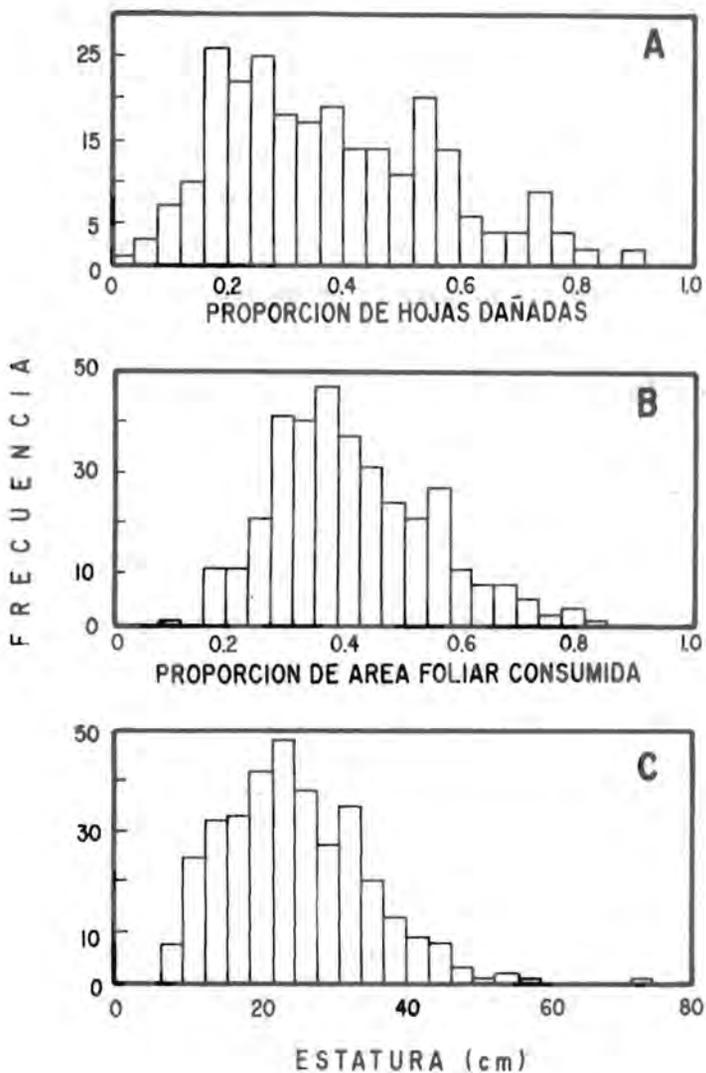


Figura 3.1. Distribución de los tres caracteres medidos en *Datura stramonium* en el Pedregal de San Angel en 1989. A) Daño a las cuatro semanas, B) Daño a la edad reproductiva, y C) Tamaño de la planta. N = 355.

Tabla 3.2. (A) Gradientes de selección direccional (β_i), no lineal o cuadráticos (Γ_{ij} , sobre la diagonal), y correlacional (Γ_{ij} , arriba de la diagonal) sobre los valores fenotípicos de los caracteres (X_i) en *Datura stramonium*. (B) Análisis de la varianza de las regresiones. B_i es el coeficiente de la regresión múltiple lineal, mientras que B'_i corresponde al coeficiente lineal de la regresión cuadrática; Γ es el coeficiente de regresión la cuadrática (ver Métodos). Herb.1 = causada por *E. parvula*; Herb.2 = causada por *S. purpurascens*.

-A-

CARACTER	B_i	B'_i	Γ_{ij}		
			ALTURA	HERB.1	HERB.2
ALTURA	0.026*** (0.001)	0.016** (0.007)	0.0001 (0.0001)	0.004 (0.003)	0.001 (0.006)
HERB.1	0.152*** (0.026)	-0.015 (0.124)		0.042 (0.048)	0.044 (0.148)
HERB.2	-0.091 (0.061)	1.066*** (0.348)			-0.874*** (0.235)

** = $p < 0.01$; *** = $P < 0.001$.

-B-

Análisis de Varianza de la regresión lineal

Fuente	SC	GL	CM	F	P
Modelo	24.016	3	8.005	175.246	<0.0001
Residual	15.029	329	0.046		

Análisis de Varianza de la regresión cuadrática

Fuente	SC	GL	CM	F	P
Modelo	24.815	9	2.757	62.586	<0.0001
Residual	14.230	323	0.044		



superficie de adecuación multivariada. Por ejemplo, es posible encontrarse, mediante el análisis univariado, un "pico" (fenotipo óptimo), que puede resultar ser una "silla de montar" (saddle), o una "cresta" (ridge) cuando se consideran más caracteres (Fig. 4 en Phillips y Arnold 1989).

Sin embargo, los coeficientes Γ_{ij} son todos de magnitud muy pequeña y no significativos (Tabla 3.2). Por lo tanto, la interpretación de los Γ_{ij} individuales se aplica bien a la superficie multivariada (Phillips y Arnold 1989). Ya que los coeficientes de regresión cuadrática de la adecuación sobre los caracteres representan, a la vez, la mejor aproximación a la superficie de adecuación (Tabla 3.1; Lande y Arnold 1983, Phillips y Arnold 1989), se puede construir la superficie de adecuación. En la Figura 3.2 se muestra la superficie de adecuación incluyendo los dos caracteres significativos en la regresión cuadrática. Mientras la adecuación individual se incrementa con el tamaño de la planta (lineal positiva), la selección maximiza la adecuación de aquellos individuos con valores intermedios de daño. Para individuos con el mismo nivel de daño, la adecuación será mayor para las plantas más grandes. Por lo tanto, a nivel fenotípico están operando dos modos de selección distintos, selección direccional en el caso de la estatura de las plantas, y normalizadora en el caso de su resistencia a los herbívoros.

Selección a nivel genético

El análisis de selección con base en los valores reproductivos de los caracteres (Tabla 3.3a), indica que existe selección direccional significativa ($P < 0.001$) para incrementar

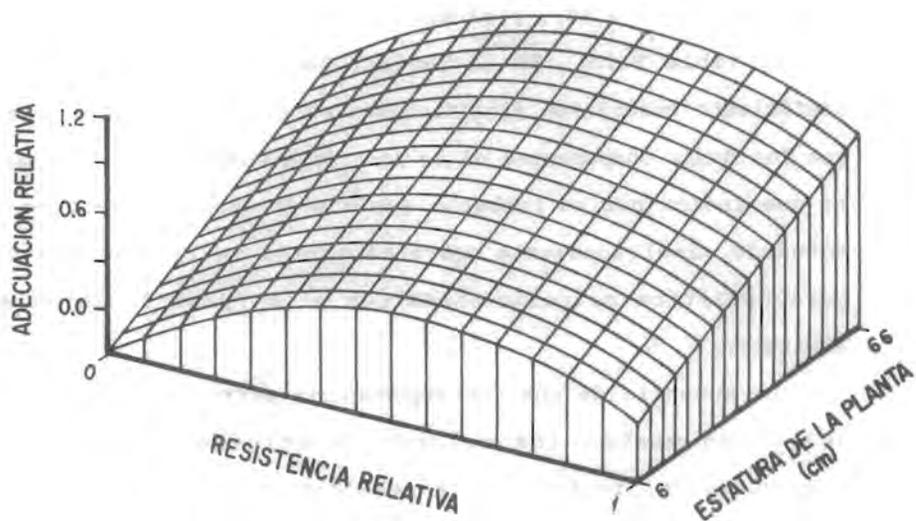


Figura 3.2. Superficie de adecuación de Datura stramonium con respecto a la resistencia por herbívoros y el tamaño de la planta. La superficie se contruyó usando los coeficientes de regresión cuadrática de la tabla 3.2. ver texto.

el tamaño de las plantas, aunque no se detectó selección direccional para los dos tipos de daño por herbívoros. Este modelo explicó el 60% de la varianza en adecuación entre plantas. La adición de los términos cuadráticos y correlacionales a la regresión de la adecuación sobre los valores reproductivos mejora el ajuste ($R^2 = 0.80$), y el modelo completo es significativo ($P < 0.001$; Tabla 3.3b). En la Tabla 3.3a se observa que el único coeficiente cuadrático significativo es el de la altura, mientras que los demás componentes no lo son. Este coeficiente es negativo, lo que indica que es probable que dos formas de selección estén actuando simultáneamente sobre el tamaño de la planta o alguna característica correlacionada con ella (y no incluida en el análisis).

La ausencia de una correspondencia entre el análisis de la selección usando los valores fenotípicos y los valores reproductivos, indica que la selección está operando sobre la resistencia a los herbívoros, pero no existe una respuesta genética a esta selección. Por otra parte, para características asociadas a la adecuación como el tamaño de la planta o tasa de crecimiento, la selección direccional a nivel fenotípico favorece a los individuos con tasas altas de crecimiento, pero a nivel genético la selección opera tanto direccionalmente, como de forma estabilizadora, lo que indica que la selección direccional tiene un límite impuesto por la estabilizadora, para incrementar el tamaño. Esto puede explicarse por el hecho de que el coeficiente cuadrático es negativo (ver Phillips y Arnold 1989).

Las correlaciones fenotípicas entre los caracteres no fueron significativas (Tabla 3.4a), indicando que efectivamente estos

Tabla 3.3. (A) Gradientes de selección direccional (β_j), no lineal (Γ_{ii} , sobre la diagonal) y correlacional (Γ_{ij} , sobre la diagonal), estimados a partir de los valores reproductivos de los caracteres en Datura stramonium. El análisis de varianza de las regresiones (B) se enlista abajo.

-A-

CARACTER	β_i	β'_i	Γ_{ij}		
			ALTURA	HERB.1	HERB.2
ALTURA	0.650*** (0.108)	0.585*** (0.168)	-0.032* (0.014)	0.625 (0.554)	0.501 (2.345)
HERB.1	1.509 (2.626)	4.258 (3.106)		5.425 (12.416)	13.109 (23.87)
HERB.2	-2.764 (4.886)	-2.632 (7.364)			-21.466 (56.660)

* = $P < 0.05$; *** = $P < 0.001$.

-B-

Análisis de Varianza de la Regresión lineal

Fuente	SC	GL	CM	F	P
Modelo	0.529	3	0.198	12.295	<0.0001
Residual	0.290	18	0.084		

Análisis de Varianza de la Regresión cuadrática

Fuente	SC	GL	CM	F	P
Modelo	0.739	9	0.082	6.772	<0.0001
Residual	0.146	12	0.012		

son independientes. De igual manera, las correlaciones genéticas entre los valores reproductivos de los caracteres no fueron significativas (Tabla 3.4b). Esto indica que el efecto de la selección sobre cada carácter que afecta la adecuación pudo haberse analizado por separado, sin embargo, las conclusiones serían las mismas.

En resumen, a nivel fenotípico se detectó (i) la acción de la selección natural estabilizadora sobre el daño por herbívoros a la edad reproductiva, y (ii) selección direccional positiva en el daño a las cuatro semanas y sobre el tamaño de la plantas. Sin embargo, a nivel genético, se detectó que la selección natural opera sólo sobre el tamaño de la planta: selección direccional positiva, incrementando la altura, y cóncava (estabilizadora), lo que podría indicar un límite al incremento en altura. No se detectó selección para la resistencia a los herbívoros a nivel genético.

DISCUSION

Es bien sabido que las hipótesis de la evolución de la defensa de las plantas a los herbívoros (Feeny 1976, Rhoades y Cates 1976, Rhoades 1979) y aún de la coevolución (Ehrlich y Raven 1964, Janzen 1980, Thompson 1982, Futuyma 1983), descansan sobre argumentos seleccionistas. El desarrollo de los estudios de interacción planta herbívoro ha transitado en el sentido de demostrar los supuestos (cf. Lewontin 1970) que subyacen a la evolución por selección natural de la resistencia, es decir: el análisis de la variabilidad del daño en poblaciones de plantas

Tabla 3.4. Correlaciones (r) entre los valores fenotípicos (A), y reproductivos (B) del daño por herbívoros y la altura en Datura stramonium.

-A-

	ALTURA	HERB.1	HERB.2
ALTURA	_____	0.075	0.284
HERB.1		_____	-0.059
HERB.2			_____

N=333; todas las correlaciones no significativas.

-B-

	ALTURA	HERB.1	HERB.2
ALTURA	-----	-0.126	0.266
HERB.1		-----	-0.122
HERB.2			-----

N=22; todas las correlaciones no significativas.

Herb.1 = Daño por herbívoros a las cuatro semanas.

Herb.2 = Daño por herbívoros a la edad reproductiva.

(Marquis 1984); la asociación del daño con algún componente de la adecuación (Rausher y Feeny 1980, Rockwood 1973, Morrow y LaMarche 1978, Marquis 1984); y el control genético de la resistencia (Dirzo y Harper 1982a, Marquis 1984, 1990, Berenbaum *et al.* 1986, Simms y Rausher 1987, 1989). Sin embargo, la evidencia indica que los tres principios necesarios para la evolución por selección natural (Endler 1986) no siempre ocurren simultáneamente. Por otro lado, son pocos los estudios sobre la acción de la selección natural en las interacciones planta-herbívoro, y en particular respecto a la evolución de la resistencia (ver Marquis 1991). En el presente estudio estimó la selección natural sobre la resistencia a los herbívoros en Datura stramonium. El análisis detectó la acción de la selección natural a nivel fenotípico, sin embargo, a nivel genético no se encontró una correspondencia con lo detectado a nivel fenotípico. La poca variación genética para la resistencia al herbivorismo detectada hasta ahora (*v.gr.* Simms y Rausher 1987), o su ausencia (el presente estudio), no descarta la posibilidad de que un proceso selectivo haya operado en el pasado para reducir la variación genética de la resistencia en las poblaciones, y de hecho esta ausencia podría ser evidencia de una selección intensa para dicho carácter. Simms y Rausher (1989) han estimado selección natural para reducir el daño por herbívoros en Ipomoea purpurea, y al menos para esa especie, las hipótesis seleccionistas se cumplen. Dicho estudio es la primera demostración de la selección natural para la reducción del daño por herbívoros (Simms y Rausher 1989, Rausher y Simms 1989). Otros estudios han detectado previamente diferencias en adecuación

entre plantas con diferentes niveles de daño, y han demostrado también que esas diferencias son en parte debidas a variación genética (ver Dirzo y Harper 1982a, Berenbaum et al. 1986, McCrea y Abrahamson 1987, Anderson et al. 1989, Marquis 1984, 1990).

El teorema fundamental de la selección natural (Fisher 1958) establece que la adecuación promedio de la población al tiempo t_{n+1} se incrementará en forma proporcional a la cantidad de varianza genética aditiva para la adecuación (o caracteres asociados a ella) en el tiempo t_n (Lewontin 1970). Un proceso selectivo que actúe direccionalmente, erosionará la varianza genética aditiva para la adecuación en el transcurso de generaciones. De esta forma, ésta es una posibilidad que podría explicar la ausencia de variación genética de la resistencia en plantas. También, es posible que la acción de la selección natural no elimine completamente la varianza genética de la resistencia debido a que se establecen, por pleiotropía, correlaciones genéticas negativas entre los componentes más importantes de la adecuación. Es decir, que se imponen límites genéticos a la acción de la selección natural, distintos a la ausencia de variabilidad. (Antonovics 1976, Falconer 1981, Endler 1986). En el presente estudio, esta posibilidad es más remota ya que no se detectaron correlaciones genéticas negativas y significativas entre los caracteres que afectan la adecuación (ver Tabla 3.4).

Una explicación alternativa es que poblaciones sujetas a reducciones considerables en tamaño, o con sistemas de cruzamiento particulares, pueden perder variabilidad genética (Hedrick 1983, Wright 1977, 1981, Slatkin 1987). Este proceso, conocido como deriva genética al azar (Dobzhansky 1970), puede ser responsable

de un agotamiento o aún de fluctuaciones en la variabilidad genética en las poblaciones naturales (Falconer 1981).

Las explicaciones anteriores pueden aplicarse a los resultados de este estudio con precaución y sólo en términos especulativos. La especie estudiada y en sus herbívoros que parecen ser un sistema adecuado para el estudio de la selección natural. Sin embargo, la ecología de esta especie, considerada como colonizadora, así como su sistema reproductivo, hermafrodita autocompatible, indican que probablemente mucha de la varianza aditiva de varios caracteres se ha erosionado por procesos estocásticos de la población. Sin embargo, es necesario hacer una reflexión: el hecho de no detectar varianza genética aditiva en la resistencia a los herbívoros para la población de Datura stramonium en el Pedregal de San Angel, no indica que ésta no exista del todo. El herbívoro especialista de la planta (defoliador) es Lema trilineata, pero en el año de 1989 la abundancia de este insecto fue relativamente baja (obs. pers.) y las plantas experimentales no fueron defoliadas por él. De existir varianza genética aditiva para la resistencia en esta población de D. stramonium, posiblemente ésta se expresaría para su herbívoro especialista, y tal vez no para otros herbívoros con los cuales la interacción pudiera ser reciente en términos evolutivos. En el año de estudio otro herbívoro local y generalista (S. Careaga no publicados, obs. pers.), Sphenarium purpurascens fue el responsable del daño observado en las plantas. La pregunta que cabe hacerse es si, de existir la varianza genética aditiva en Datura stramonium para la resistencia a los herbívoros, ¿debiera

expresarse también para cualquier tipo de herbívoros? Es decir, ¿pudo esa varianza aditiva ser irrelevante para ese herbívoro nuevo? Un ejemplo de que ésto puede ocurrir, es el caso de Ipomoea purpurea (Simms y Rausher 1987, 1989, Rausher y Simms 1989), en el cual una vez excluidos los herbívoros (ambiente sin herbívoros) la varianza genética aditiva para la adecuación desapareció. Esto indica que en un ambiente así la población no puede evolucionar, a diferencia del ambiente con herbívoros (condiciones naturales) donde se detectan diferencias en adecuación generadas principalmente por los herbívoros (Simms y Rausher 1987, 1989, Rausher y Simms 1989). Existe entonces la posibilidad de que en D. stramonium la resistencia genética pudiera funcionar sólo para Lema trilineata y otros herbívoros monófagos y especialistas de esta planta (básicamente coleópteros), y no para el ortóptero generalista causante del daño en 1989.

Es ilustrativo discutir los resultados con relación al modelo de costo y beneficio de la resistencia a los herbívoros propuestos (Coley et al. 1985, Simms y Rausher 1987, 1989), donde se sugieren ciertos patrones en la evolución de la resistencia: si el daño por herbívoros reduce la adecuación individual, la asignación de recursos a la resistencia (por ejemplo en metabolitos secundarios) debería producir un incremento en la adecuación de los individuos (genotipos) resistentes con respecto a los individuos (genotipos) no resistentes. Si esta asignación a la defensa se incrementa linealmente, entonces los beneficios aumentan de manera asintótica hasta un límite dado por el daño por herbívoros (Fig. 3.3; Simms y Rausher 1987, 1989). El modelo formal predice que los fenotipos con un nivel de resistencia

intermedia serían los favorecidos, ya que maximizan la diferencia positiva entre el beneficio menos el costo (Fig. 3.3). Los resultados obtenidos para la planta I. purpurea indican que no existen costos asociados a la resistencia (Simms y Rausher 1987, 1989), y que el modo de selección natural detectado fue direccional (Rausher y Simms 1989) de manera que para esta planta el modelo no se cumplió. Las posibilidades son: i) que los supuestos del modelo son incorrectos (p. ej. que en un ambiente sin herbívoros, la adecuación de los individuos no resistentes no necesariamente es mayor que la de los individuos resistentes; ver Dirzo y Harper 1982b), ó ii) que quizás las defensas sean inducibles y no constitutivas, por lo tanto, el costo de la resistencia dependerá del nivel de daño al cual se inducen las defensas, y del costo mismo de las defensas.

En la planta Pastinaca sativa, se ha demostrado que la inducción de compuestos con propiedades insecticidas (cinco furanocumarinas), ocurre poco tiempo después de que las plantas sufren daño por herbívoros, y este incremento en la cantidad de furanocumarinas reduce hasta cuatro veces el crecimiento del herbívoro (Zangerl 1990). En esa misma especie, existe evidencia de que esos compuestos químicos fomentan la resistencia a los herbívoros, y su variabilidad es heredable (defensas constitutivas), así como su capacidad de inducción (Zangerl y Berenbaum 1990). Estos resultados indican que el análisis de los costos y beneficios de la defensa es complicado y señalan otra dirección para el análisis de la resistencia a herbívoros.

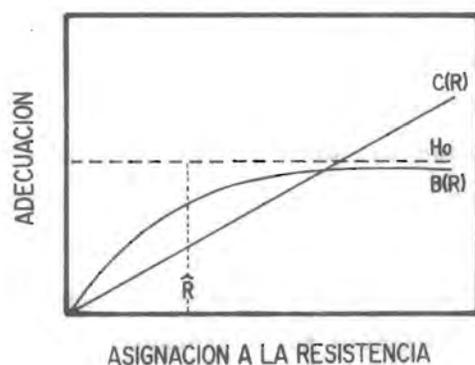


Figura 3.3. Modelo de costo-beneficio de la resistencia a los herbívoros. $C(R)$ representa el costo en adecuación de la resistencia como una función de la asignación a defensa. $B(R)$ representa los beneficios en adecuación de la resistencia. H_0 representa la cantidad de adecuación perdida por el genotipo menos resistente. \hat{R} corresponde al genotipo con adecuación máxima (Tomado de Simms y Rausher 1987).

Los resultados obtenidos para D. stramonium concuerdan con la predicción del modelo de costo-beneficio de Simms y Rausher (1987, 1989), ya que la superficie de respuesta de la adecuación con respecto al tamaño de la planta y la resistencia revela selección estabilizadora. Sin embargo, el análisis genético no reveló el mismo patrón de selección. Es probable que no exista esa correspondencia en el modo de selección debido a la ausencia de varianza genética aditiva para la resistencia, como se demuestra con la estimación de la heredabilidad de la resistencia (ver Cap. IV). La otra alternativa es que de existir la variabilidad genética en la población, ésta podría ser neutral y no estar sujeta a selección, o bien, que una aparente selección estabilizadora (mayor adecuación para los individuos con un nivel de daño intermedio) sea una fase transitoria hacia la resistencia completa o hacia su ausencia total (Rausher y Simms 1989). Este fenómeno podría ocurrir si, por ejemplo, (i) un herbívoro nuevo está interactuando con una población de plantas integrada básicamente con genotipos no resistentes para este herbívoro, pero donde existe poca varianza aditiva para la resistencia. Esta podría ser una explicación a los resultados de este estudio. También podría ocurrir, si (ii) la varianza genética para la resistencia a los herbívoros se ha originado recientemente en una población de plantas cuya interacción con sus herbívoros ya estaba establecida. Además, como se había mencionado arriba, la deriva genética podría jugar un papel importante en la evolución de la resistencia, en poblaciones sujetas a reducciones frecuentes y drásticas en su tamaño. Tal es el caso de las plantas

colonizadoras, donde constantemente se fundan nuevas poblaciones con pocos individuos, o bien las poblaciones establecidas se encuentran con poca variabilidad debido al sistema de cruzamiento (ver Caps. V y VI).

El análisis en D. stramonium reveló también que la tasa de crecimiento de la planta, estuvo bajo selección direccional a nivel fenotípico (para mayores tamaños), pero a nivel genético se detectó selección natural direccional y estabilizadora. Es probable que ésto indique una "restricción" ontogenética con respecto a la asignación de recursos a diferentes funciones (crecimiento, defensa a herbívoros y reproducción, por ejemplo). En la suposición de que estas funciones estuvieran correlacionadas, entonces debiera considerarse en los modelos de costo-beneficio de la resistencia, por ejemplo una asignación a defensa determinada por la tasa de crecimiento de la planta. Si la asignación de recursos para la resistencia constituye una misma cantidad de recursos, independiente del tamaño del individuo, entonces esperaríamos que las diferencias en adecuación estuviesen dadas por otros factores como la tasa de crecimiento de los individuos, ya que la defensa sería igual para todos, ó bien por variación espacial (p.ej. distribución de herbívoros, sitio donde crece la planta, etc.). En contraste, si la asignación es a la defensa varía de un individuo a otro, esperaríamos una función de adecuación dependiente de la cantidad de asignación a defensa y menos de la tasa crecimiento de la planta, lo cual nuevamente predeciría selección estabilizadora para la resistencia (suponiendo que no existe variación espacial y temporal en la presión por herbívoros). Los extremos en resistencia tendrían

menor adecuación: uno, por un elevado costo del herbivorismo (resistencia cercana a cero) y bajo costo de defensa (plantas con tasas de crecimiento elevadas), mientras el otro, sostiene un costo defensivo elevado y un costo por herbívoros bajo (plantas con tasas de crecimiento bajas). Teóricamente, se esperaría que el extremo con resistencia total tuviese una adecuación mayor al extremo con resistencia cero, ya que estos individuos podrían incluso morir o no reproducirse, mientras que los individuos con alta resistencia, aunque sufran disminución de su potencial reproductivo por asignación a la defensa, aseguran la sobrevivencia y posiblemente la reproducción; por ésto es posible que la función de adecuación de la población no resulte simétrica.

Es probable que esta explicación se ajuste a lo observado en D. stramonium (cf. fig. 3.2). Existe evidencia de mayor daño en las plantas con tamaños mayores ($r = 0.31$, $N = 350$, $P < 0.0001$) en comparación con las plantas pequeñas; es decir, probablemente las plantas con tasas de crecimiento altas confronten un costo mayor por herbivorismo. De hecho, la curva de adecuación que indica selección normalizadora, no es simétrica y muestra un sesgo, indicando que las plantas con valores bajos de daño tuvieron una adecuación mayor que el extremo con daño elevado (Fig. 3.2).

Los herbívoros pueden generar las diferencias en daño entre plantas de distintos tamaños si las eligen en función de su "apariencia" (i.e. las plantas pequeñas tendrían una menor probabilidad de ser encontradas). Sphenarium purpurascens es gregario y muy abundante, de manera que podría elegir su planta de alimentación en función del tamaño y por la cantidad de alimento.

Sin embargo, este punto debe considerarse como puramente especulativo.

En otros estudios sí han detectado costos asociados con la defensa (v.gr. Coley 1986, Dirzo y Harper 1982b, Berenbaum *et al.* 1986, Kakes 1989). En *Pastinaca sativa*, en particular, se encontró que cuatro furanocumarinas son responsables de la resistencia a los herbívoros, y su variación en concentración tiene heredabilidades altas (> 0.5) y significativas. Por otra parte, se estimó el modo de selección natural y se detectó que fue direccional para reducción del daño, y además hay evidencia de que al menos para un compuesto que interviene en la resistencia existen costos asociados a su producción. Esto es revelado por la correlación genética negativa entre los compuestos (sphodin, bergapten), con la producción de semillas. Estos resultados han sido interpretados como una limitante a la evolución de una mayor resistencia en la población. Aunque existe varianza aditiva para la resistencia, Berenbaum *et al.* (1986) sugieren que es probable que la "lucha armamentista" entre la planta y el herbívoro se encuentren en un "empate" evolutivo temporal.

Los resultados del presente estudio indican que las inferencias evolutivas respecto a las interacciones entre plantas y herbívoros deben hacerse con cuidado dada la escasa información que se ha obtenido hasta la fecha. Por ejemplo, no es posible afirmar si los caracteres que confieren la resistencia a las plantas (i) han evolucionado para reducir el daño por herbívoros, (ii) son el producto secundario de selección en otros caracteres, o bien (iii) representan respuestas a presiones por herbívoros en el pasado pero no a los herbívoros actuales (*sensu* Janzen 1980).

Si estas defensas se han desarrollado evolutivamente en la interacción con los animales, el mecanismo más probable de su origen es la selección natural. También, es probable que su origen no fué favorecido por la selección natural, pero que actualmente su función adaptativa es mantenida por esta fuerza. Aún así, se requiere encontrar más evidencia que apoye tales postulados.

Los estudios sobre la acción de la selección en las poblaciones naturales han adquirido un impulso después de la propuesta metodológica de Lande y Arnold (1983). Esta es una forma de abordar el problema de la adaptación pero no la única (ver Grafen 1988, Wade y Kalisz 1990, Mitchell-Olds y Shaw 1990). Las críticas al "programa adaptacionista" (Gould y Lewontin 1979) han sido en cierto sentido acertadas, pues se han propuesto hipótesis seleccionistas cuando la evidencia de la acción de la selección en poblaciones naturales ha sido muy escasa (Endler 1986, Antonovics 1987). Aunque la selección natural actúa sobre los fenotipos y son éstos a los que debemos (podemos) medir (ver Lewontin 1974), es necesario enfatizar que la evolución por selección ocurrirá si, y sólo si, existe varianza genética para los caracteres que son el "blanco" de este mecanismo. Este es un aspecto que se ha omitido en casi todos los trabajos que han usado esta nueva metodología (ver Cap I). Este estudio es una muestra clara de que se requiere la conjunción de la ecología y la genética para construir una inferencia evolutiva.

CAPITULO IV

GENETICA CUANTITATIVA DE Datura stramonium L. I: VARIACION INTRAPOBLACIONAL

CONTENIDO	Página
Introducción.....	98
Métodos.....	102
Análisis genético.....	105
Resultados.....	113
Discusión.....	119

INTRODUCCION

El estudio de la variabilidad genética en caracteres con distribución de frecuencia continua se limitó hasta hace poco a organismos de importancia económica (ver Wright 1968, 1978, Falconer 1988, Primack y Kang 1989), a pesar de que los fundamentos de la genética cuantitativa se establecieron desde los inicios de la genética de poblaciones (cf. Fisher 1918, Lande 1987). La mayoría de los organismos han mostrado contener cantidades significativas de variabilidad en un gran número de caracteres (fisiológicos, fenológicos, de historia de vida, etc.). Al parecer la mayoría de estos caracteres son poligénicos (Wright 1978).

El análisis de las poblaciones silvestres desde este punto de vista ha sido escaso, y sólo se ha incrementado notablemente en la última década (ver Venable 1984 para una revisión en plantas, y Mosseau y Roff 1987 para animales). La heredabilidad de un carácter y las correlaciones genéticas entre caracteres son los parámetros de interés para la genética cuantitativa. La heredabilidad representa la proporción de la varianza fenotípica total de un carácter que es explicada por la varianza genética aditiva (i.e. aquella dada por la contribución de muchos loci con efectos pequeños y aditivos), mientras que la correlación genética representa el grado de asociación entre dos caracteres cualesquiera de los organismos (estadísticamente es la covarianza genética aditiva, Fisher 1918.) Esta es determinada básicamente por genes pleiotrópicos o por desequilibrio de ligamiento (Wright 1978, Falconer 1981, Arnold 1981).

Se ha evaluado un gran número de caracteres en varias especies

para determinar su heredabilidad. Estos estudios se han realizado tanto en poblaciones en condiciones experimentales, como naturales (ver Wright 1968, 1978, Lewontin 1974, Falconer 1981, Bradshaw 1984, Venable 1984, Mosseau y Roff 1987, Primack y Kang 1989).

En plantas, los estudios de genética cuantitativa son todavía escasos a pesar de la relativa facilidad para su manipulación experimental (Mitchell-Olds y Rutledge 1986, Primack y Kang 1989). Por otra parte, pocos de ellos han sido llevados a cabo en condiciones naturales (Primack y Kang 1989). En las especies analizadas se ha detectado variabilidad genética en muchos caracteres (Venable 1984, Schwaegerle *et al.* 1986, Billington *et al.* 1988, Venable y Búrquez 1989), pero no en otros (Mazer 1987, Mitchell-Olds 1986). En general, se supone que aquellas características estrechamente relacionadas con la adecuación, como los caracteres de historia de vida o la adecuación misma, mostrarán heredabilidades pequeñas (Lewontin 1974, Falconer 1981) y por tanto no responderán a la selección. Este es un resultado del principio que se conoce como el teorema fundamental de la selección natural (Fisher 1958) y establece que la tasa de cambio ulterior en adecuación es proporcional a la varianza genética en adecuación en ese momento. En este sentido, la selección natural que actúa direccionalmente sobre la varianza genética aditiva de la adecuación presente entre los individuos, maximizará ésta en el transcurso del tiempo y, por lo tanto, se espera que las heredabilidades de los caracteres asociados a la adecuación sean pequeñas. Esto parece concordar con la evidencia empírica (Lewontin 1974, Falconer 1981).

Sin embargo, la ausencia de una respuesta a la selección en algún carácter no sólo representa que no existe variabilidad genética en la población, sino también que la selección podría estar limitada por correlaciones genéticas antagónicas entre los caracteres que determinan la adecuación (Antonovics 1976, Falconer 1981, Endler 1986).

Mientras que la cantidad de varianza aditiva determina la tasa de cambio en los caracteres bajo selección, la correlación genética aditiva con otro(s) carácter(es) determina la dirección del cambio (Crow y Nagylaki 1976, Arnold 1981). Ya que las características de historia de vida están íntimamente asociadas a la adecuación, su análisis desde el punto de vista genético resulta importante en la obtención de inferencias evolutivas ya que ellos, tienen una interpretación adaptativa desde el punto de vista ecológico (Venable 1984, Venable *et al.* 1987, Venable y Búrquez 1989).

Los resultados obtenidos en algunas especies de plantas indican que la heredabilidad de un carácter puede variar espacialmente, entre poblaciones (Mitchell-Olds 1986, Billington *et al.* 1988), lo que indirectamente puede ser una evidencia de diferencias en presiones selectivas entre ellas. La estructura de las correlaciones genéticas entre los caracteres de los organismos también pueden cambiar de una población a otra (*cf.* Mitchell-Olds 1986, Venable y Búrquez 1990), lo que podría indicar a la vez que las presiones selectivas varían en intensidad o incluso en dirección, y fomentar la diferenciación genética entre las poblaciones (ver Billington *et al.* 1988, Venable y Búrquez 1990)

En contraste con la gran facilidad de manipulación experimental en las plantas, existen dificultades en su análisis genético

debido a la gran plasticidad fenotípica que despliegan (Schlichting 1986, Schlichting y Levin 1988, 1990). Esta plasticidad podría producir convergencia fenotípica entre distintos genotipos, o bien que un mismo genotipo muestre distintos fenotipos en diversos ambientes (Harper 1982, Bradshaw 1972, 1984, Primack y Kang 1989). Ya que el análisis genético se basa en la semejanza entre parientes (Fisher 1918, Falconer 1981), la plasticidad podría sub o sobreestimar los parámetros genéticos (ver Clay y Antonovics 1985, Schmidt y Levin 1985, Schwaegerle y Bazzaz 1987).

Se han propuesto diversas hipótesis con base en las correlaciones ecológicas entre los organismos y su medio. Por ejemplo, la importancia de los caracteres de historia de vida en la adecuación individual ha sido sugerida en varios estudios en plantas (ver Venable 1984, Kalisz 1986, 1989). Sin embargo, se requiere la determinación de la variabilidad genética de dichos caracteres en las poblaciones para predecir o inferir su posible destino evolutivo (ver Venable 1984, Venable y Búrquez 1989, Mazer 1987, Mitchell-Olds 1986, Mitchell-Olds y Rutledge 1986). Un caso concreto de esto, es el estudio de las interacciones planta-herbívoro, en el cual la genética cuantitativa puede contribuir a su mejor comprensión. Generalmente la evolución de la defensa (resistencia) de las plantas a los herbívoros ha sido modelada a través de la selección natural de aquellas características de las plantas correlacionadas con la disminución del daño por herbívoros (defensas químicas o físicas, *cf.* Ehrlich y Raven 1964, Feeny 1976, Rhoades y Cates 1976). Estas características muestran

variación en las poblaciones (Dollinger *et al.* 1973, Dirzo y Harper 1982a, Marquis 1984), por lo que son de esperarse diferencias individuales en adecuación determinadas por la variación en resistencia (Berenbaum *et al.* 1986, Simms y Rausher 1987, Zangerl y Berenbaum 1990). Por último, su evolución depende de la correspondencia entre la variación fenotípica y la genética y así, el análisis genético de la resistencia tratada como un carácter poligénico, es indispensable.

En este capítulo se describen los resultados del análisis intrapoblacional de la variabilidad genética en nueve caracteres (morfológicos, de historia de vida y de resistencia a los herbívoros) de la planta *Datura stramonium* en el Pedregal de San Angel, D. F.

METODOS

Para analizar el componente genético de los caracteres morfológicos y de historia de vida de *D. stramonium*, en 1987 se colectaron los frutos de 450 individuos que crecieron en una extensa zona la población del Pedregal de San Angel. Sobre esta muestra que expresa la diversidad genética de la población, se procedió a llevar a cabo cruza controladas para obtener progenies de parentesco conocido (Mitchell-Olds y Rutledge 1986). Se siguió el diseño Carolina del Norte I (Lawrence 1984), donde cada planta asignada al azar a la función macho es cruzada con varias plantas asignadas al azar a la función hembra (diseño anidado). Las plantas hembra son distintas para cada macho. Las cruza se realizaron en diciembre de 1987 en un jardín experimental, comprendiendo 40 plantas macho y 120 plantas hembra (tres hembras por macho) obtenidas de la población base (N=450) aleatoriamente.

Sin embargo, una infestación de las plantas por el coleóptero Trichobaris soror (Curculionidae), cuyas larvas se alimentan de las semillas inmaduras, afectó a muchos frutos incluyendo a los producidos por cruza controlada y dejó incompleto el diseño.

Las cruzas se repitieron en 1988 en el invernadero, comprendiendo esta vez 30 plantas macho y 60 plantas hembra (dos hembras por macho). Este diseño se acomodó a manera de obtener estimadores de las heredabilidades con mínima varianza (ver Grossman y Norton 1981, Schwaegerle et al. 1986). Las cruzas se realizaron transfiriendo directamente el polen de las anteras de la planta asignada a la función macho sobre el estigma de la planta hembra, la cual había sido previamente emasculada para evitar su autopolinización. Después de la transferencia del polen, cada flor entrecruzada era marcada con un alambre de color y cubierta con bolsas de malla muy fina para evitar la contaminación por polen de otras plantas.

Se obtuvieron 25 familias de medios hermanos paternos (50 de hermanos completos). Treinta semillas de cada familia de hermanos completos (maternos) fueron elegidas al azar de su fruto y pesadas en una balanza analítica (Bosch S2000). Posteriormente, éstas se colocaron en cajas de Petri con agar al 1% y se pusieron a germinar en una cámara de ambiente controlado (Convicon 630), con 25 °C y 12 h de luz (día), y 15 °C 12 h de oscuridad (noche).

Una vez que emergieron las plántulas fueron transferidas a recipientes degradables, "jiffypots" (Jiffy Products) de seis cm de diámetro. Las plántulas fueron transplantadas a una parcela experimental ($\approx 700\text{m}^2$) creada ex profeso en la Reserva del

Pedregal de San Angel, dentro de la misma área donde crece naturalmente la planta. Bajo un diseño completamente aleatorizado (Cochran y Cox 1957) con dos réplicas, las plantas de cada familia fueron introducidas al campo. Aunque la mortandad fue baja para cada familia, algunas familias tuvieron al final del estudio un solo individuo, por tanto se decidió conjuntar los individuos de ambas réplicas para mantener un tamaño de muestra adecuado por familia. La solución alternativa, era eliminar a las familias con pocos individuos de ambas réplicas; sin embargo, la estimación de los parámetros genéticos es sensible a un número reducido de familias (ver Grossman y Norton 1981). Cada plántula de cada familia fué asignada aleatoriamente a una hilera y una columna dentro de la parcela (coordenadas), fue etiquetada con el número de la familia y su localización se anotó en un mapa. Cada planta estuvo equidistante de otras a 80 cm para evitar en lo posible la competencia entre individuos, y sesgar las estimaciones (Falconer 1981). Periódicamente, se eliminaron las hierbas de otras especies o incluso de D. stramonium que germinaron en la parcela y que podrían interferir con las plantas experimentales.

A cada planta se le midieron los siguientes caracteres: al establecimiento se obtuvo el número de hojas totales como medida del vigor (Lawrence 1984), así como el daño (número de hojas dañadas por planta) por el herbívoro Epitrix parvula (Coleoptera: Chrysomelidae). A la edad reproductiva (inicio de la fructificación) se midió la estatura, el número total de ramificaciones, número de flores producidas, número de frutos, y daño foliar producido por los chapulines Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Acrididae). Para ello, se colectaron todas las hojas

de cada planta y se midió su área foliar total, así como la consumida por los chapulines, en un medidor de áreas (Delta-T-Devices, Ltd.). Finalmente, las plantas fueron colectadas, embolsadas y etiquetadas para posteriormente secarlas en un horno a 60 °C por una semana, al cabo de la cual fueron pesadas en una balanza electrónica (Ohaus B300D) para obtener la biomasa total.

Se evaluó la germinación de las semillas de cada familia de medios hermanos paternos que fueron puestas en las cámaras de ambiente controlado, siendo las repeticiones de cada macho las semillas de sus dos hembras. De la misma forma, mensualmente se registró la supervivencia de las plantas correspondientes a cada familia de medios hermanos paternos en la parcela experimental.

Una vez obtenidos los datos, las variables cuya distribución se apartó de la normalidad fueron transformadas a otra escala con el objeto de mejorar o aproximar su distribución a la normalidad. La masa de las semillas y la biomasa se transformaron logarítmicamente; para los conteos (número de hojas, ramificaciones, flores y frutos) se usó la transformación raíz cuadrada, y para las proporciones (de germinación, de sobrevivencia, proporción de hojas dañadas y proporción de área foliar consumida por herbívoros) se usó la transformación arcoseno (Steel y Torrie 1980). Todos los análisis estadísticos fueron realizados usando los datos transformados.

Análisis genético

Las heredabilidades de los caracteres y las correlaciones genéticas entre ellos se estimaron a partir de análisis de varianza anidados y mediante análisis de covarianza anidados de

dos niveles, machos y hembras dentro de machos, respectivamente, Modelo II, aleatorio (Sokal y Rohlf 1981), siguiendo una metodología estándar (Dickerson 1960, Falconer 1981, Mitchell-Olds 1986). Dichos análisis fueron ejecutados en el procedimiento NESTED del paquete estadístico SAS (SAS Institute 1982).

El modelo lineal fue: $Y_{ijk} = \mu + A_i + B_{ij} + \epsilon_{ijk}$, donde Y_{ijk} es la k -ésima observación en el subgrupo j -ésimo, del i -ésimo grupo, μ la media paramétrica de la población, A_i es la contribución del grupo (superior) del nivel A, B_{ij} es la contribución del j -ésimo subgrupo (nivel B) en el grupo i -ésimo; ϵ_{ijk} es el término de error de la observación k -ésima en el subgrupo j -ésimo, del grupo i (Sokal y Rohlf 1981).

La heredabilidad en el sentido estrecho se obtiene como:

$$h^2_n = v_a/v_t,$$

donde v_a es la varianza genética aditiva y v_t es la varianza fenotípica total. La varianza aditiva se obtiene del cuadrado medio de los machos CM_m del análisis de varianza. Se obtiene primero el componente de correlación intraclase, t , el cual es el componente de varianza esperado debido a los machos σ^2_m y en el caso de medios hermanos t es equivalente a $\frac{1}{2}v_a$. Por lo tanto, la heredabilidad en el sentido estrecho para el caso de medios hermanos paternos es:

$$h^2_n = 4\sigma^2_m/\sigma^2_t$$

donde $\sigma^2_t = (\sigma^2_m + \sigma^2_h + \sigma^2_e)$, siendo σ^2_h el componente de varianza esperado debido a las hembras anidadas dentro de machos, y σ^2_e el componente de varianza esperado del error (debido a la variación en la progenie dentro de hembras, dentro de machos; Falconer 1981).

La razón de usar el componente de varianza de los machos para estimar la heredabilidad, proviene del hecho de que este componente no contiene varianza debida a los efectos de la dominancia ni de efectos maternos, por lo que da una estimación más "limpia" de la varianza aditiva (Comstock y Robinson 1948, Dickerson 1960, Cockerham 1963, Falconer 1981, Mitchell-Olds 1986, Mitchell-Olds y Rutledge 1986, Primack y Kang 1989). Sin embargo, contiene una fracción debida a la endogamia entre los padres, $\{(1+F_{is})/4\}$ (Dickerson 1960, Cockerham 1963, Mitchell-Olds 1986), donde F_{is} es el coeficiente de endogamia; en el caso más extremo (i.e. $F_{is}=1$) la heredabilidad es sobreestimada en $\frac{1}{2}$; si F_{is} es cero, no hay sobreestimación. Es posible estimar el F_{is} conociendo la deficiencia de heterócigos en la población ($F_{is} = \sum_{i=1}^n (1 - H/2pq)$), donde H es la frecuencia de heterócigos observada para el locus i , mientras que $2pq$ es la frecuencia de heterócigos esperada (para un locus con dos alelos) bajo apareamiento al azar (Hardy-Weinberg). Se intentó medir la F_{is} para la población de la planta estudiada mediante en análisis de loci enzimáticos en electroforesis en gel (cf. Mitchell-Olds 1986), sin embargo esto no fue posible debido a que no se encontró ningún polimorfismo en las enzimas ensayadas (aprox. 20). Dado el sistema de cruce de D. stramonium, es probable F_{is} que sea alto (ver Cap.V). Este método se ha aplicado para corregir las h^2 's en Impatiens capensis (Mitchell-Olds 1986, Mitchell-Olds y Waller 1985).

El componente de varianza de los machos también contiene una fracción, $\{(1+F_{is})/4\}^2$, debida a la interacción aditiva*aditiva (epistática) (Cockerham 1963, Dickerson 1960, Mitchell-Olds 1986).

Como en el caso anterior, no hubo forma de estimar esta fracción, sin embargo, en el caso más extremo ($F_{im}=1$) ésta sobreestima la h^2 en $\frac{1}{4}$.

Debido a la ausencia de germinación en algunas familias y mortalidad anterior al trasplante el número de familias de medios hermanos paternos se redujo a 22. Estas se introdujeron al campo, durante la estación de lluvias de 1989, contándose con un número de 10 a 15 individuos por familia de hermanos completos. La mortalidad en el campo (ver arriba) produjo en un mayor desbalanceo en el número de individuos por familias de medios hermanos paternos al final del estudio. El promedio de individuos por cada padre fué de 16.13 (error estándar = 1.09), mientras que para cada hembra el promedio de hijos final fué de 8.07 (error estándar = 0.49). El número total de individuos que sobrevivieron a la reproducción fué de 355.

La estimación por mínimos cuadrados (en este caso el análisis de varianza) para datos con una estructura desbalanceada, produce el problema de que las pruebas de significancia no existen o son altamente conservadoras. Por lo tanto, determinar la significancia de las heredabilidades y las correlaciones genéticas es muy impreciso (ver abajo). De hecho, la estimación de la heredabilidad mediante una proporción entre componentes de varianza tiene un sesgo "inherente" (Ponzoni y James 1978, en Grossman y Norton 1980) debido a que la esperanza de una proporción entre variables aleatorias, no es equivalente a la proporción de las esperanzas de de esas variables. Grossman y Norton (1980) han estimado dicho sesgo, y han determinado que es negativo. En términos absolutos, el sesgo decrece conforme se incrementa el tamaño de muestra, y

crece conforme la heredabilidad es más alta. Para una $h^2=0.4$, con un tamaño de muestra de 600 individuos (casi el doble del usado aquí), el sesgo es de -0.0027 , mientras que para la misma heredabilidad y con un tamaño de muestra de 120 (un tercio del tamaño de este estudio), el sesgo es de -0.013 (Grossman y Norton 1980), por lo que lo consideramos relativamente bajo.

Estos problemas pueden resolverse, en parte, por medio de la estimación por máxima verosimilitud (ML), o máxima verosimilitud restringida (REML; Shaw 1987). Shaw (1987) ha producido programas de cómputo para obtener por estos métodos los estimados de la varianza aditiva y covarianza aditiva entre caracteres y sus varianzas muestrales (para obtener los errores estándar). Los estimados de ML son sesgados (debido a que se restringe el ámbito de valores que puede tomar el parámetro, *i.e.*, h^2 va de 0 a 1.0, pero sus varianzas son pequeñas. La estimación por REML da estimados insesgados (se elimina la restricción citada arriba, y es equivalente a ejecutar el ML sobre los valores centrados de cada variable, *i.e.* $\mu = 0$, $\sigma = 1$) y con varianzas grandes. La estimación por máxima verosimilitud tiene la bondad de usar datos con estructuras altamente desbalanceadas y existe además una forma directa de hacer pruebas de hipótesis sobre los coeficientes obtenidos (ver Shaw 1987). En el caso balanceado, este tipo de estimación produce resultados idénticos al análisis de varianza. Sin embargo, esta estimación es susceptible a desviaciones de normalidad en las variables bajo análisis, al igual que la estimación por mínimos cuadrados. Su uso comienza a ser importante en estudios de genética cuantitativa, dado que las facilidades

actuales de cómputo son mayores (ver Garland 1988, Billington et al. 1988, Tsuji et al. 1989).

El programa desarrollado por Shaw (1987) para estimar los componentes de varianza genética, ambiental y de dominancia de la varianza fenotípica total, así como las correlaciones correspondientes entre los caracteres, permite acomodar diseños en los que los individuos bajo análisis tienen un determinado parentesco (y no necesariamente los diseños comunes usados en la estimación por mínimos cuadrados, como son las regresiones progenitores-hijos o la correlación entre medios hermanos o hermanos completos; ver Cap. I). Sin embargo, ya que la estimación se lleva a cabo mediante iteraciones, el tiempo necesario de cómputo puede ser enorme (ver Venable y Búrquez 1990), y la convergencia puede no alcanzarse (ver Billington et al. 1988). El tiempo de convergencia (número de iteraciones) a los valores que maximizan la probabilidad del estimado, puede incrementarse dependiendo del tamaño de la matriz por analizar y número de parámetros por estimarse (número de caracteres, número de familias, número de individuos por familia, etc.; R. Shaw, com. pers.). Por ejemplo, en el presente estudio el número de caracteres por analizar fue nueve, de manera que el programa estima las varianzas aditivas, de dominancia y ambiental de cada uno, más las correlaciones aditivas, de dominancia y ambientales entre ellos; finalmente, dá las varianzas muestrales de cada parámetro. Si sólo se analiza un carácter, entonces el número de parámetros por estimar es de 3 (correspondientes a las varianzas aditiva, de dominancia y ambiental), pero si son más de uno, entonces estima además las correlaciones respectivas entre los

caracteres. En el caso del presente estudio, dado que el número de caracteres fue de nueve, el número de parámetros por estimar fue de 378.

En este trabajo se intentó estimar las heredabilidades y las correlaciones genéticas por este método. Sin embargo, debido a los problemas de capacidad de cómputo y los ya citados, no se pudo estimar la heredabilidad y las correlaciones genéticas en su conjunto. En lugar de ello, se estimaron las heredabilidades de cada variable por separado, y se evaluaron para su significancia (ver abajo).

Por lo tanto, se presentan aquí las estimaciones de las heredabilidades tanto por medio de análisis de varianza, como por REML.

Las correlaciones fenotípicas entre los caracteres se obtuvieron por medio de correlaciones producto-momento (Sokal y Rohlf 1981), mientras que las correlaciones genéticas entre caracteres se obtuvieron mediante análisis de covarianza anidados (ver arriba).

La significancia de las heredabilidades se calculó mediante un método Montecarlo (Sokal y Rohlf 1981) denominado prueba de azarización ("randomization test") para el caso de la estimación por análisis de varianza, para lo cual se elaboró un programa. La prueba de azarización consiste en asignar al azar a las familias de hermanos completos (hembras) dentro de los machos y estimar una h^2 . Ya que a partir del componente de varianza de los machos se calcula la h^2 , la hipótesis nula (H_0) es que el componente de varianza debido a las diferencias entre machos (familias de medios

hermanos) es cero. El proceso de azarización se repite un número n de veces (por ejemplo, 1000 o más) y se construye la distribución de las h^2 's obtenidas por azar. La heredabilidad verdadera (h^2_v) se compara con la distribución del parámetro obtenida, con un nivel de $\alpha=0.05$ en una cola (la de valores positivos) (ver también cap. VI). Esto permite establecer si la h^2_v se desvía o no significativamente de la distribución (de la media) de h^2 generada por azar. El programa, compilable en BASIC, fue elaborado por E. Ezcurra.

Para la masa de las semillas se estimó además el error estándar de la h^2 , mediante las expresiones dadas por Dickerson (1960, ver también Turner y Young 1969).

Por otra parte, la significancia de las h^2 's obtenidas por REML se obtiene por medio de una prueba χ^2 con grados de libertad igual al número de parámetros constreñidos a cero en el modelo completo (ver Shaw 1987): $\chi^2_{obs} = -2(L_1 - L_0)$, donde L_1 es logaritmo de la máxima verosimilitud del modelo completo, mientras que L_0 es el logaritmo de la máxima verosimilitud del modelo cuando se restringen estimados a cero. En primera instancia, se estima el modelo y se obtiene L_1 ; posteriormente se corre el programa restringiendo un(os) parámetro(s) a cero y se obtiene L_0 . En este caso, la varianza aditiva del carácter se restringe a cero y se hizo la prueba para ver si difería significativamente de cero. $L = -2(L_1 - L_0)$ se distribuye centralmente como χ^2 (Shaw 1987). Cuando se analiza un sólo carácter, la hipótesis nula (H_0) es que la varianza aditiva es igual a cero, por lo tanto la hipótesis alternativa es que ésta es mayor de cero, y los grados de libertad son 1 ya que sólo un parámetro se constriñe a cero en

el modelo reducido (ver Shaw 1987). Cuando se analiza más de un carácter, entonces las covarianzas también pueden restringirse a cero y sirven para probar esta hipótesis nula.

Los errores estándar de las correlaciones genéticas se calcularon siguiendo la proposición de Sheinberg (1966, ver Robertson 1959, Arvesen y Schmitz 1970).

RESULTADOS

Para la mayoría de los caracteres medidos en la población de D. stramonium, se detectó gran variabilidad fenotípica (Tabla 4.1). Los coeficientes de variación para los caracteres van desde el 11% para la masa de las semillas, hasta casi el 300% para el número de frutos. Sin embargo, este último carácter debe tomarse con cuidado ya que las plantas se colectaron recién iniciada la frutificación, por lo que la mayoría de las plantas tenían cero, uno, dos, o tres frutos, solamente. El valor más alto fue de cinco frutos. En todo caso, esta variable medida como el número de frutos representa la precocidad en la frutificación más que la fecundidad. Casi todos los caracteres medidos muestran una variación superior al 20%. La mayoría de las variables se distribuyeron normalmente o cercanamente normales, excepto el número de hojas a la cuarta semana, el daño por Epitrix parvula en el mismo tiempo y el número de flores y frutos que se apartan más (Tabla 4.1).

Tanto el porcentaje de germinación como el de supervivencia en el campo fueron altos, 66 y 77%, respectivamente (Tabla 4.2). El análisis de la germinación revela que no existieron diferencias significativas entre las familias de medios hermanos paternos

Tabla 4.1. Valores promedio (\bar{X}), desviación estándar (DE) y coeficiente de variación (CV) para los nueve caracteres medidos en plantas de *Datura stramonium* en el Pedregal de San Angel. El estadístico de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (D_{max}) para probar la hipótesis de que la distribución del carácter es normal se anota seguido de su nivel de significancia (P).

CARACTER	\bar{X}	DE	CV	D_{max}	P
MASA DE LA SEMILLA (g)	63.19	7.22	11.42	0.069	0.064
NO. DE HOJAS (4a. SEMANA)	6.64	1.26	18.97	0.171	0.000
DAÑO POR HERBIVOROS, % (4a. SEMANA)	54.49	31.77	58.30	0.101	0.001
DAÑO POR HERBIVOROS, % (FINAL)	34.00	18.18	53.47	0.066	0.087
ESTATURA FINAL (cm)	24.76	9.90	40.02	0.065	0.100
NO. DE RAMIFICACIONES	14.52	10.30	70.93	0.072	0.046
NO. DE FLORES	9.13	7.32	80.17	0.079	0.023
NO. DE FRUTOS	0.19	0.55	289.47	0.502	0.000
BIOMASA TOTAL (g)	2.89	3.14	108.45	0.058	0.169

con respecto a esta característica (Tabla 4.2A). De manera similar, la fracción de plantas supervivientes a la edad reproductiva no mostró diferencias entre las familias de medios hermanos paternos (Tabla 4.2B). Tanto para la germinación como para la supervivencia, no pudo calcularse la heredabilidad debido a que se requerirían repeticiones de cada hembra dentro de cada macho para estimarla. Esto no fué posible ya que el número de semillas obtenidas en las cruzas controladas no siempre permitía hacer muchas repeticiones. A pesar de ello, el análisis no indica que exista un efecto genético debido a los padres en ambos caracteres.

Los estimados de las heredabilidades de los nueve caracteres analizados en la población de Datura stramonium indican que la mayoría de ellos tienen poca variabilidad genética (Tabla 4.3). Dos caracteres presentaron heredabilidades de cero (negativas), y siete más presentaron heredabilidades mayores a cero, pero fueron en su mayoría pequeñas (i.e. <0.2). El único carácter con una heredabilidad alta fué la masa de la semilla ($h^2=0.67$). Las estimaciones de las h^2 's obtenidas por REML, son diferentes a las de los análisis de varianza, pero son muy similares en magnitud (Tabla 4.3). Ninguna de las heredabilidades estimadas por este segundo método son significativamente distintas de cero (Tabla 4.3), aún cuando sus errores estándar no lo indiquen, ya que la distribución del parámetro puede ser no simétrica (R. Shaw, com. pers.). Los dos caracteres que miden la resistencia de las plantas a los herbívoros, mostraron que sus heredabilidades son pequeñas (0.0 y 0.08) e indistinguibles de cero.

La masa de la semilla fue el único carácter con una

Tabla 4.2. Análisis de varianza para los porcentajes de germinación (A) y de individuos sobrevivientes (B) entre familias de medios hermanos paternos de *Datura stramonium* en el Pedregal de San Angel. Se dan los valores promedio (\bar{X}) y los coeficientes de variación (CV) de cada carácter. P es la significancia del ANOVA.

(A)

FUENTE DE VARIACION	SC	GL	CM	F	P	\bar{X}	CV
ENTRE MACHOS	1.64	24	0.068	0.80	0.70	60.73%	34.8%
ERROR	2.13	25	0.085				
TOTAL	3.77	49					

(B)

FUENTE DE VARIACION	SC	GL	CM	F	P	\bar{X}	CV
ENTRE MACHOS	0.55	21	0.026	1.20	0.33	77.91%	17.52%
ERROR	0.48	22	0.022				
TOTAL	1.03	42					

heredabilidad alta y significativa por el método de mínimos cuadrados, aunque no por REML. Este hecho, nos dice que hay que tomar con cuidado este resultado, al mismo tiempo que permite distinguir las diferencias entre los métodos de estimación empleados. Por una parte, la estimación REML, produce estimadores no sesgados con varianzas muestrales grandes a diferencia del método ML (ver Métodos) en el cual lo contrario es cierto. Así, es posible que la estimación REML rechace menos frecuentemente las hipótesis nulas. Adicionalmente, se estimó el error estándar para la heredabilidad de la masa de la semilla por el método propuesto por Dickerson (1960), el cual es sumamente conservador, y se encontró que su valor fue de 0.46; de esta forma, la heredabilidad se encuentra entre valores de 0.21 y 1.13.

Las correlaciones fenotípicas entre los caracteres indican que varios de ellos están íntimamente asociados (Tabla 4.4). Por ejemplo, las correlaciones fenotípicas entre el número de ramificaciones, biomasa, número de flores, y estatura son positivas y mayores del 70%. La correlación entre flores y frutos fué insignificante y muy baja debido quizás a que las plantas se colectaron cuando empezó la época de frutificación (ver Cap. III). Cinco correlaciones fenotípicas fueron negativas, pero estadísticamente no significativas.

Por otro lado, debido a la ausencia de varianza aditiva en varios de los caracteres analizados, la covarianza aditiva entre ellos fue pequeña, y por tanto muchas de las correlaciones genéticas fueron iguales a cero (Tabla 4.4). La masa de la semilla se correlaciona negativamente con el número de hojas al establecimiento, con el número de ramificaciones y flores, pero

Tabla 4.3. Heredabilidades en el sentido estrecho (h^2_n) para nueve caracteres de Datura stramonium en la Reserva del Pedregal de San Angel. Se anotan los estimados tanto por mínimos cuadrados (ANOVA), como por máxima verosimilitud (REML), así como su significancia estimada mediante una prueba de azarización, y por X^2 , respectivamente. Todas las estimaciones han sido hechas usando el componente de varianza debido a los progenitores paternos. -0.000, representa estimados negativos.

CARACTER	ANOVA		REML		
	h^2_n	P	h^2_n	X^2	P
MASA DE LA SEMILLA (g)	0.674	<0.025	0.677	1.986	>0.1
NO. DE HOJAS (4a. SEMANA)	0.099	0.305	0.122	0.323	>0.5
DAÑO POR HERBIVOROS (4a. SEMANA)	-0.000	-----	-0.000	-----	-----
DAÑO POR HERBIVOROS (FINAL)	0.079	0.273	0.003	0.006	>0.9
ESTATURA FINAL (cm)	0.016	0.476	0.068	0.345	>0.5
NO. DE RAMIFICACIONES.	0.181	0.105	0.161	1.306	>0.1
NO. DE FLORES	0.171	0.089	0.172	2.139	>0.1
NO. DE FRUTOS	0.146	0.201	0.161	2.099	>0.1
BIOMASA TOTAL (g)	-0.000	-----	-0.000	-----	-----

positivamente con el número de frutos. Lo mismo ocurre con el número de hojas al establecimiento que se correlaciona negativamente con el número de ramas y flores, y positivamente con los frutos. Otro conjunto de caracteres genéticamente correlacionados son el número de ramificaciones, flores y frutos. Estas correlaciones son altas y todas positivas, y coinciden con otras correlaciones obtenidas para estos caracteres en varias poblaciones (ver cap. VI), lo que indica que podrían estar determinadas por una fracción de genes en común. Sin embargo, dado que estadísticamente la varianza aditiva de 8 de los nueve caracteres analizados es cero, las covarianzas aditivas y por tanto las correlaciones genéticas entre ellos deben ser no significativas.

DISCUSION

Los resultados indican la ausencia de variabilidad genética para la mayoría de los caracteres analizados en individuos de D. stramonium. Este resultado fue inesperado dado que otros estudios de genética cuantitativa en esta especie apuntan en el sentido de que existe variabilidad genética para varias características de historia de vida en cinco poblaciones en Canadá (Weaver et al. 1985). Aún cuando en dicho estudio no se calcularon las heredabilidades de los caracteres, el componente genético (entre familias, dentro de poblaciones) fué estadísticamente significativo. En otro estudio con un análisis de genética cuantitativa más fino, se detectaron varianzas genéticas aditivas altas y significativas para cuatro caracteres de las plantas (estatura, número de nodos y masa de hojas y tallo), en las cruza

Tabla 4.4. Correlaciones fenotípicas (arriba de la diagonal) y genéticas aditivas (debajo de la diagonal) entre los caracteres analizados en Datura stramonium en el Pedregal de San Angel. Las correlaciones significativas ($P < 0.01$) son señaladas con un asterisco.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1		0.01	0.02	0.03	0.07	-0.01	0.001	0.02	0.08
2	-0.93		-0.04	0.19*	0.56*	0.45*	0.43*	0.20*	0.47*
3	0.0	0.0		-0.06	0.07	0.25*	0.24*	-0.07	0.18*
4	0.0	0.0	0.0		0.28*	0.14*	0.12*	-0.06	0.09
5	0.0	0.0	0.0	0.0		0.73*	0.73*	0.21*	0.81
6	-0.57	-0.57	0.0	0.0	0.0		0.96*	0.04	0.06
7	-0.82	-1.45	0.0	0.0	0.0	0.95		0.06	0.81
8	0.80	1.50	0.0	0.0	0.0	0.68	0.86		0.14
9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	

1= masa de la semilla, 2= número de hojas a la 4a. semana, 3=daño por Epitrix parvula a la 4a. semana, 4=daño por Sphenarium purpurascens, 5=estatura final, 6=número de ramificaciones, 7=número de flores, 8=número de frutos, 9=biomasa total.

cruzas de cinco variedades (poblaciones) ampliamente separadas geográficamente (EUA, Italia, Hungría y dos de la URSS) (Bhagat y Mital 1984). Además, en otro estudio en la misma especie, se ha obtenido una heredabilidad en el sentido estrecho cercana al 25% para la variación en la posición de las anteras con respecto al estigma (su altura) en las flores (A. Motten, com. pers.). La variación en dicha disposición, determina en cierta medida la tasa de entrecruzamiento (t) de la planta (A. Motten, com. pers., ver también Ennos 1981, para Ipomoea purpurea).

El análisis de la variación genética entre seis poblaciones de D. stramonium que se presenta en el capítulo VI revela también varianza genética para cuatro caracteres relacionados con la adecuación, de manera que los resultados mostrados en este capítulo, difieren de la evidencia antes citada. Sin embargo, tanto los resultados de Bhagat y Mital (1984), Weaver et al. (1985), y los presentados en el capítulo VI han analizado la variación genética usando variedades y poblaciones distintas, respectivamente. Es posible que la diferenciación genética interpoblacional sea alta y, en conjunto, constituye un acervo con alta variabilidad. Sin embargo, al seno de una población, la cantidad de variación es menor. De esta forma, en estos estudios el análisis revela variación entre familias, aunque al seno de una población ellas sean menos diferentes entre si, y ésto pudiera explicar la discrepancia con el presente análisis intrapoblacional.

Existen dos razones posibles por las cuales los parámetros genéticos estimados no son distintos de cero para la población de D. stramonium en el Pedregal de San Angel. En primer lugar, que

efectivamente la variabilidad genética de la población sea nula o muy pequeña, y segundo, que las estimaciones no sean lo suficientemente precisas para detectar cantidades de variabilidad genética pequeñas, debido al diseño o tamaño de la muestra (ver Mitchell-Olds 1986, Mitchell-Olds y Rutledge 1986). Por ejemplo, Falconer (1981) reconoce que para obtener una heredabilidad significativa cuyo valor verdadero es de 0.1, se requeriría del análisis de por lo menos 800 individuos (*i.e.* obtener un error estándar asociado lo suficientemente pequeño para hacer h^2 distinta de cero) (ver también Grossman y Norton 1981).

El hecho de que dos metodologías distintas para la estimación de los parámetros genéticos arrojen resultados similares, podría ser un indicio de que los resultados son correctos y que reflejan adecuadamente la condición genética para la población en el tiempo en que se midió. La diferencia en la significancia de la masa de las semillas puede estribar en el poder de las pruebas.

Por otra parte, los presentes resultados son congruentes con los presentados en otros capítulos de este estudio. En primer lugar, no se encontró una respuesta genética a la selección sobre la resistencia a los herbívoros en esta especie (Cap. III). En segundo, la comparación intrapoblacional entre plantas derivadas de distintos sistemas de cruzamiento (autopolinización y entrecruzamiento), indican pocas diferencias entre ellas respecto de 10 caracteres (Cap. V), lo cual es a la vez evidencia de pocas, aunque existentes, diferencias genéticas. En tercer lugar, el análisis de varios loci enzimáticos mediante electroforesis en gel de almidón también revela una homogeneidad genética entre diversas

familias de plantas (Cap. VI). Y, finalmente, en otro estudio de genética de poblaciones no se encontró polimorfismo en ninguna de las doce analizadas (ver Warwick 1990).

Aunque existen diferencias significativas entre varias poblaciones de D. stramonium del centro de México (Cap. VI) el componente de varianza aditivo podría sobreestimarse si el componente de varianza genética (el cual incluye varianza de dominancia, aditiva, epistática, y efectos maternos; Falconer, 1981) no contiene una fracción significativa de varianza aditiva. Además, ya que las estimaciones se realizan en ambientes controlados, es probable que la magnitud de la varianza aditiva sea irrelevante, si en el campo la variabilidad ambiental fuera la principal determinante de la variabilidad fenotípica (Primack y Antonovics 1981, Mitchell-Olds y Rutledge 1986, Barton y Turelli 1989, Primack y Kang 1989). Por lo tanto, los valores de h^2 podrían inflarse. No obstante, debe decirse en contra de esta posibilidad, que las estimaciones fueron conservadoras (se tomó la cota más baja de correlación entre hermanos) y aún así las heredabilidades estimadas son significativas. En resumen, la varianza genética para un carácter dado es grande desde el punto de vista interpoblacional, pero pequeña desde el intrapoblacional.

Como ha sido bien establecido, se espera que los caracteres asociados a la adecuación individual total contengan poca variación genética aditiva en las poblaciones naturales. Sin embargo, los componentes de la adecuación pueden en ocasiones contener aún dicha varianza (ver Venable 1984, Mazer 1987, Mitchell-Olds, 1986, Schwaegerle et al. 1986, Billington et al. 1988, Venable y Búrquez 1989). Esto puede ocurrir efectivamente

debido a que la implicación citada arriba requiere que se satisfagan ciertas premisas: es necesario que la selección mantenga su dirección constante por periodos prolongados; que no existan correlaciones genéticas negativas entre los caracteres bajo selección y asociados con la adecuación (Antonovics 1976, Falconer 1981, Rose 1982), que la selección no varíe en su dirección en ambientes heterogéneos (Mitchell-Olds 1986), y que la variación genética sea "apropiada" para la acción de la selección (Nei 1983).

La ausencia de variación genética no es la única limitante a la selección en progreso. Cuando actúa la selección en ambientes cambiantes puede operar en distintas direcciones e intensidades en el tiempo, lo que podría fomentar el mantenimiento de la variación en caracteres asociados a la adecuación a nivel global (Wright 1981). También, la selección dependiente de la frecuencia puede mantener la diversidad genética. Una limitante importante a la selección y a la erosión de la varianza genética son las correlaciones genéticas antagónicas entre los componentes de la adecuación (Lewontin 1974, Antonovics 1976, Falconer 1981, Rose 1982, Endler 1986). De manera que al operar la selección sobre estos caracteres, aunque contengan varianza aditiva, podría no producir ningún cambio genotípico/fenotípico neto en el corto plazo (Mitchell-Olds 1986).

Desde el punto de vista teórico, otros procesos además de la selección pueden también mantener la variabilidad genética, tales como las mutaciones pleiotrópicas (Lande 1977). Al mismo tiempo, otro proceso distinto a la selección natural, como lo es la deriva

génica puede erosionar la varianza genética en la mayoría de los loci.

Es común observar estimados significativos de las heredabilidades de los caracteres dentro de las poblaciones (Lewontin 1974, Falconer 1981), creando la impresión de que casi todos los caracteres pueden responder a la selección. Las h^2 's obtenidas para organismos domesticados, seleccionados por mucho tiempo, son en su mayoría distintas de cero, por lo tanto para poblaciones silvestres la variabilidad debiera ser mayor. No obstante, hay dudas de que dicha evidencia sea representativa de lo que pasa en la naturaleza. Por ejemplo, ¿cuántos resultados negativos (i.e. $h^2 \leq 0$) no se han publicado a diferencia de los positivos? (Dickerson 1960, en Lewontin 1974).

De hecho, parece ser común que en organismos silvestres se obtengan heredabilidades con valor cero o cercanas a él. Por ejemplo, en la planta Impatiens capensis, de 16 caracteres estudiados en cada una de dos poblaciones, sólo tres de ellos tuvieron heredabilidad significativa en una población (Milwaukee), mientras ninguna fue distinta de cero en la otra población (Michigan) (Mitchell-Olds 1986). Es decir, apenas 1/5 de los caracteres analizados contuvieron variabilidad genética, y sólo dos correlaciones genéticas significativas. De manera similar, Mazer (1987) no detectó heredabilidades significativas en la mayoría de los 12 caracteres analizados en una población de Raphanus raphanistrum, aunque otros análisis sugieren la presencia de varianza aditiva en ellos. En el pasto Holcus lanatus se analizaron 13 caracteres en dos poblaciones y se usaron dos diseños genéticos. En el primero (policruzas) sólo 3 caracteres

tuvieron h^2 's significativas en una población, y dos en la otra. Bajo el segundo diseño (Carolina del Norte II, ver Lawrence 1984), un carácter tuvo una h^2 distinta de cero en una población, y cuatro en la segunda, en el mismo orden (Billington et al. 1988). También, las estimaciones de las correlaciones genéticas entre caracteres son significativas y diferentes entre las poblaciones, lo cual indica diferenciación genética (Billington et al. 1988, pero ver Barton y Turelli 1989, para una discusión).

Por el contrario, en la hierba Phlox drumondii, Schwaegerle et al. (1986) analizaron 7 poblaciones y 17 caracteres en cada una de ellas y sus resultado indican que existe variabilidad genética para la mayoría de ellos; sólo 6 de las 119 h^2 's calculadas no fueron distintas de cero. También, Venable y Búrquez (1989) detectaron variabilidad genética en la mayoría de los 26 caracteres analizados en seis poblaciones de la hierba anual Heterosperma pinnatum, así como correlaciones genéticas altas y significativas entre conjuntos de caracteres muy integrados (Venable y Búrquez 1990).

Quizás la diferencia en cuanto a la cantidad de variación genética que contiene una población dependa de otros aspectos de la biología de la especie en estudio, como puede ser su patrón de distribución espacial; D. stramonium presenta poblaciones pequeñas distribuidas en parches y el tipo de hábitats que ocupa generalmente es extremo (sitios perturbados). Se espera entonces que el flujo génico sea bajo, y que la diferenciación entre poblaciones sea el producto del tamaño poblacional y el sistema de cruzamiento (ver Ehrlich y Raven 1969, Schemske y Lande 1985).

Un carácter especialmente relevante para el presente estudio lo constituyó la medición de la variación en resistencia a los herbívoros. En particular, dado que se intentó medir la selección natural en este carácter, era necesario investigar su posible control genético. La variación fenotípica encontrada en la población en resistencia a los herbívoros fue muy grande, pero no se detectó varianza aditiva. Aún cuando hubo selección estabilizadora a nivel fenotípico, no la hubo a nivel genético. Siendo la resistencia a los herbívoros un carácter asociado con la adecuación individual, es probable que la varianza genética de este carácter haya sido agotada por selección para maximizar la resistencia (pero ver otras alternativas en el Cap. III). Debido a la escasa o nula varianza aditiva para la resistencia a los herbívoros obtenida en la población de D. stramonium, es difícil esperar una respuesta a la selección a corto plazo, y esto es aplicable a otros caracteres también. No obstante, al menos en dos estudios para poblaciones silvestres se han obtenido heredabilidades distintas de cero para la resistencia a los herbívoros. En la planta Pastinaca sativa se han obtenido heredabilidades altas para caracteres relacionados con la resistencia (Berenbaum et al. 1986, Zangerl y Berenbaum 1990), mientras que para la maleza Ipomoea purpurea se ha obtenido varianza genética aditiva pequeña, pero significativa, para la resistencia a los herbívoros (Simms y Rausher 1987)

El carácter que presentó la heredabilidad más alta fue la masa de las semillas. Este carácter se considera íntimamente asociado a la adecuación en las plantas, por lo que se esperaría que tuviera heredabilidades pequeñas en las poblaciones silvestres. Un número

de estudios realizados indican que efectivamente este carácter presenta poca o nula variabilidad genética (Waller 1982, Mitchell-Olds 1986, Mazer 1987, Tyson 1989, Schwaegerle y Levin 1990). En cambio, es un carácter cuya variación es influenciada por el ambiente (Waller 1982), y de manera importante por efectos maternos (Schaal 1984, Schwaegerle y Levin 1990, ver revisión en Roach y Wulff 1987). Sin embargo, dado que el diseño usado de cruza empleado aquí estima la h^2 a partir del componente de varianza de los progenitores machos, la varianza genética en la masa de la semilla no puede ser atribuida a efectos maternos (Falconer 1981, Cockerham 1963). Sin embargo, el componente de machos contiene fracciones pequeñísimas de varianza epistática y de varianza de interacción genotipo-ambiente (Cockerham 1963). Como se indicó antes, la endogamia de los padres puede sobreestimar el valor de la h^2 , pero no se tiene un estimador confiable de la F_{is} . También, pueden existir interacciones genotipo-ambiente no detectadas bajo el presente análisis. Si se crecieran las plantas en una variedad de ambientes, es posible que la varianza aditiva de este carácter pudiera ser cero (Mitchell-Olds 1986). De manera alternativa, si la presiones selectivas fluctúan o existe interacción genotipo-ambiente en medios heterogéneos, es posible que la reducción de la variabilidad genética se desacelere (Mitchell-Olds 1986, Via y Lande 1985).

La masa de la semilla se correlaciona de manera negativa con caracteres de crecimiento como el número de ramas, hojas, y positivamente con el número de frutos. Los números de ramificaciones, flores y frutos se correlacionan positivamente

entre sí, lo que indica que éstos están determinados por una fracción común de genes, y podrían responder de manera similar a la selección natural direccional. Sin embargo, las correlaciones genéticas, aunque algunas son de gran magnitud, no fueron significativas, por lo que no se esperaría una respuesta a la selección en el corto plazo en estos conjuntos de caracteres.

Un aspecto no analizado en el presente estudio, pero de interés, es la plasticidad fenotípica. La variación intrafamiliar para la mayoría de los caracteres fue muy grande y comparable a la observada entre familias. Este hecho resalta la importancia del ambiente en el valor fenotípico de un carácter, y puede determinar que genotipos similares difieran totalmente en los caracteres debido a diferencias ambientales, incluso de micrositio. Pero ya que este estudio intentó medir la variabilidad genética de los caracteres en las condiciones más cercanas a lo natural, el control de las variables ambientales es imposible. Sin embargo, si la variabilidad ambiental es determinante en el destino de los individuos (Primack y Antonovics 1981, Primack y Kang 1989) y sus contribuciones al acervo genético de la población, es necesario realizar en el futuro estudios en esta planta que analicen tanto la importancia de la variabilidad ambiental, en contraparte de la determinación genética de muchos caracteres, así como la plasticidad fenotípica de éstos. El hábito sésil de las plantas fomenta quizás que una gran plasticidad fenotípica sea la regla (Bradshaw 1965, 1972, Schlichting 1986, Schlichting y Levin 1988, 1990, Primack y Kang 1989), y en la medida que ésta sea adaptativa, es de interés analizarla como un carácter que puede ser por sí mismo, el centro de la selección natural (Bradshaw,

1965, Schlichting 1986, Sultan 1987). Estos aspectos merecen mayor atención a especies que como D. stramonium confrontan ambientes diversos, y por tanto, posiblemente la plasticidad fenotípica sea una de las formas de confrontarlos.

"...a cross between different varieties, or between individuals of the same variety but another strain, gives vigour and fertility to the offspring; and on the other hand, that **close** interbreeding diminishes vigour and fertility; that this facts alone incline me to believe that it is a general law of nature ...that no organic being self-fertilises itself for an eternity of generations; but that a cross with another individual is occasionally -perhaps at very long intervals- indispensable."

Darwin (1859, C. IV)

CAPITULO V

ANALISIS COMPARATIVO DEL DESEMPEÑO DE PLANTAS DE Datura stramonium DERIVADAS DE FECUNDACION CRUZADA Y AUTOPOLINIZACION.

CONTENIDO	Página
Introducción.....	132
Métodos.....	136
Características reproductivas.....	136
Experimento.....	137
Análisis estadísticos.....	140
Depresión por endogamia.....	142
Resultados.....	142
Supervivencia.....	143
Caracteres morfolólgicos y de historia de vida.....	143
Discusión.....	146

INTRODUCCION

El sistema de cruce de las plantas tiene consecuencias importantes sobre la adecuación de los individuos reproductivos, así como en la de su descendencia. Desde Darwin (1859), se conoce que en general la progenie producida por cruces entre individuos emparentados ó por autopolinización es menos vigorosa y fecunda que aquella producida por entrecruzamiento. Este fenómeno se conoce como la ley de Darwin-Knight (Wyatt 1983), y se propuso que el entrecruzamiento era una condición benéfica para las especies (Darwin 1859). Es bien sabido que en muchas plantas existen mecanismos que aseguran la fecundación cruzada (por ejemplo, heterostilia, dioecismo, protandria, sistemas de autoincompatibilidad genética, etc.) y se supone que estos mecanismos se han originado y/o matenido por selección en contra de los individuos producidos endogámicamente, lo que se denomina depresión por endogamia (Charlesworth y Charlesworth 1987). Existen modelos que demuestran las ventajas ecológicas y genéticas del entrecruzamiento y de evitar los efectos nocivos de la endogamia (ver Maynard-Smith 1978, 1984, Solbrig 1976). No obstante, debido al énfasis puesto en el estudio de los mecanismos que aseguran el entrecruzamiento, se ha ignorado la existencia de muchas plantas autocompatibles que producen sus semillas fundamentalmente por autopolinización. Estas especies son una muestra clara de que este sistema de cruce es también viable desde el punto de vista ecológico y evolutivo (Stebbins 1957, Baker 1955, 1965, 1967, 1974, Allard *et al.* 1968, Levin 1975, Grant 1975, Jain 1976, Lloyd 1979, Lande y Schemske 1985, Schemske y

Lande 1985, Charlesworth y Charlesworth 1987, pero ver Maynard-Smith 1984).

Se considera que la evolución de los sistemas de cruce en las plantas está íntimamente asociada con la intensidad de la depresión por endogamia (Maynard-Smith 1978, Lloyd 1979, Lande y Schemske 1985, Schemske y Lande 1985, Charlesworth y Charlesworth 1987) una de cuyas consecuencias es el aumento de homocigosis en muchos loci o la disminución de heterosis, la cual es una de las ventajas del entrecruzamiento, *i.e.*, mayor vigor y fecundidad de los individuos heterocigos (Wright 1977).

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

Existe evidencia empírica de la existencia de depresión por endogamia (coeficiente δ) en las poblaciones de plantas (Schemske 1983, Schoen 1983, Charlesworth y Charlesworth 1987, Karron 1989, Dudash 1990), y este fenómeno puede expresarse en diferentes partes del ciclo de vida (ver Charlesworth y Charlesworth 1987). No obstante, se considera que la depresión por endogamia se ha subestimado, ya que se ha medido generalmente en sólo unos componentes de la adecuación (Charlesworth y Charlesworth 1987). En plantas cuya tasa de autofertilización es elevada, se esperarían coeficientes de depresión por endogamia menores que en plantas con niveles altos de entrecruzamiento. Sin embargo, aún en las plantas autógamas se han detectado coeficientes de depresión estadísticamente significativos por endogamia (Charlesworth y Charlesworth 1987).

Bajo ciertas circunstancias ecológicas se ha favorecido la evolución de un sistema de cruzamiento autógeno, aún con todo y sus posibles consecuencias nocivas. Por ejemplo, en algunas especies, los individuos producen tanto flores casmógamas (de polinización abierta), como cleistógamas, flores que no exponen sus órganos sexuales y producen semillas exclusivamente por autopolinización (Clay 1982, 1983, Clay y Antonovics 1985, Schemske 1984, Waller 1984, Mitchell-Olds y Waller 1985). El fenómeno de la cleistogamia en dichas especies puede ser interpretado como una adaptación a ciertos ambientes particulares, donde la progenie derivada de las flores casmógamas es desfavorecida (Schemske 1978, Clay 1983). Esto podría deberse a sus altos costos, y por tanto en dichos ambientes sería preferible

producir progenie de bajo costo (por cleistogamia). Además, existe evidencia de control genético de la proporción cleistogamia/casmogamia en Impatiens (Schemske 1984).

Una hipótesis que explica la prevalencia de la autogamia como un sistema de cruzamiento en las plantas, es la ventaja que ésta representa para las especies colonizadoras o malezas que ocupan hábitats extremos temporal y/o espacialmente (Baker 1955, 1965, 1967, 1974, Stebbins 1957, Grant 1975, Levin 1975, Solbrig 1976, Maynard-Smith 1978). En estas condiciones el tamaño de la población puede ser pequeño, y la probabilidad de entrecruzamiento se reduce. Además, en un hábitat extremo podrían estar ausentes los agentes polinizadores. En estos casos, es factible que opere la ley de Baker (sensu Stebbins 1957), en el sentido de que la dispersión/colonización a grandes distancias se favorece en plantas hermafroditas autocompatibles que pueden ocupar un hábitat con un sólo propágulo (Baker 1955, 1967). En las especies que tienen tasas de autopolinización elevadas generación tras generación, es muy probable que la depresión por endogamia se reduzca a valores pequeños ($0 \leq \delta \leq 0.5$) debido a la depuración de genes recesivos deletéreos o letales (Falconer 1981), aún cuando la adecuación de estos individuos no iguale a la de los individuos producidos por entrecruzamiento (Maynard-Smith 1978, Lande y Schemske 1985, Schemske y Lande 1985, Charlesworth y Charlesworth 1987).

Recientemente, Lande y Schemske (1985) han propuesto un modelo que predice la evolución de los sistemas de cruza en las plantas como función del coeficiente de depresión por endogamia, y sugiere una distribución bimodal de los sistemas de cruza. De

acuerdo con ésto, los sistemas de cruce evolucionarán hacia plantas casi exclusivamente alógamas (entrecruzamiento) y plantas que producen descendencia básicamente por autopolinización. Esta predicción parece estar apoyado por la evidencia empírica (Schemske y Lande 1985; pero ver Aide 1986, Waller 1986, Schemske y Lande 1986, 1987). Existen poblaciones con valores intermedios de entrecruzamiento y autopolinización (sistemas de cruce mixtos) que quizás representan fases transitorias hacia un extremo. También, es posible que el sistema de cruce esté limitado por restricciones de desarrollo o determinado ambientalmente (facultativo).

En este capítulo reporto los resultados de un estudio que evalúa los efectos del sistema de cruce de Datura stramonium L. en el desempeño de las progenies crecidas en condiciones naturales en el Pedregal de San Angel, D.F.

METODOS

Características reproductivas

Datura stramonium es una planta que se reproduce exclusivamente por semillas (Weaver y Warwick 1984). Sus flores son hermafroditas, grandes, tubulares, de color violáceo o blanco (ver Cap. II), y producen néctar (Sharma 1972, Grant y Grant 1983). Las flores abren al atardecer (obs. pers.), y duran abiertas aproximadamente un día. La dehiscencia de las anteras ocurre poco antes (un día) de que la flor abra y el estigma esté receptivo. Sin embargo, la disposición de las estructuras sexuales (estigma y anteras) produce una alta frecuencia de autopolinizaciones automáticas (obs. pers.). No obstante, las

características morfológicas y químicas de las flores de Datura spp. han sido interpretadas como adaptaciones para el entrecruzamiento (Grant y Grant 1983). El sistema de cruzamiento de D. stramonium es mixto, aunque la mayoría de la descendencia es producida por autofecundación. La tasa de entrecruzamiento (proporción de las semillas producidas por alogamia), t , usando un locus que controla un polimorfismo morfológico, indica que t alcanza valores promedio de 1.3%, siendo el ámbito de 0 hasta 18% (A. Motten, com.pers.).

Los polinizadores potenciales de esta especie son lepidópteros (Sphingidae; Grant y Grant 1983, A. Motten, com. pers.) y abejas (Sharma 1972, Motten com. pers.). En el Pedregal de San Angel se observaron esfíngidos visitando las flores de D. stramonium, pero no tenemos la certeza de que sean polinizadores. Sin embargo, el esfíngido Agrius cingulatus visita la flores de D. stramonium, y se han encontrado individuos del esfíngido Erinnyis ello con polen de la planta (A. Búrquez, com. pers.).

Experimento

Para simular las dos formas de producción de semillas, de D. stramonium se realizaron cruzas controladas en el invernadero del Centro de Ecología, UNAM. En el otoño de 1987 se colectaron semillas de 450 individuos reproductivos que crecieron en la Reserva del Pedregal de San Angel. Los individuos colectados son una muestra representativa de la población del Pedregal de San Angel, ya que se tuvo el cuidado de colectar individuos que estuvieran en parches distantes entre sí, para evitar en lo posible las cruzas entre parientes. De dicho total, se extrajeron

semillas de 200 individuos elegidos al azar, y éstas fueron germinadas en macetas con suelo forestal en el invernadero. Una vez que florecieron, se asignaron 40 plantas al azar para funcionar como hembras (i.e. 40 familias). Las autopolinizaciones se realizaron colocando bolsas de malla fina sobre las flores cerradas un día antes de su apertura, para evitar contaminación por polen externo. Las posibilidades de que se haya movido polen por viento y contaminara las cruza fueron escasas, ya que se hicieron en un invernadero y el polen forma agregados (obs. pers.). En las mismas plantas, los entrecruzamientos se llevaron a cabo de la siguiente manera: antes de la apertura de las flores de una planta hembra, se removieron las anteras que aún no abrían y se colocaba una bolsa de malla sobre la flor emasculada. Una vez que ésta era receptiva (uno o dos días después) se elegía al azar un individuo para funcionar como macho, se obtenían sus anteras y se colocaba el polen directamente sobre el estigma de la planta hembra, y se volvía a cubrir la flor hasta la caída de la corola. Las diferentes polinizaciones en cada planta fueron marcadas con anillos de color. En ninguno de los casos una planta macho fué igual para distintas hembras. Para las comparaciones estadísticas entre tipos de cruza sólo se usaron las familias (de 35 a 10, dependiendo de la fase analizada; ver resultados) en las que se obtuvieron semillas de ambos tipos de cruzamiento.

Adicionalmente, se emascularon flores de varios individuos antes de la dehiscencia de las anteras y cubiertas con bolsas de malla, sin polinizarlas posteriormente, con el fin de determinar si se producen semillas de manera apomíctica o posiblemente por polinización por viento. En ninguno de los casos se observó el

desarrollo de un fruto ($n = 46$).

Una vez que abrieron los frutos, se colectaron las semillas, se contaron y se pesaron 30 semillas de cada fruto en una balanza analítica (Bosch S2000), para cada familia y para cada tipo de cruza.

Las semillas (30) de cada tipo de cruza y de cada familia, fueron colocadas en cajas de Petri con agar bacteriológico al 1%, según un orden preestablecido para identificarlas por peso, y se pusieron en cámaras de ambiente controlado (Conviron 630), a una temperatura de 25 °C y luz por 12 h (día), y 20 °C y oscuridad por 12 h (noche). El arreglo de las semillas dentro de las cajas de Petri tuvo por objeto registrar el tiempo de germinación para cada individuo, y analizar esta característica con relación al peso de la semilla. Desafortunadamente, debido a la humedad dentro de las cajas las semillas perdieron su posición original, y cuando emergieron las plántulas sus radículas penetraron el agar en un punto distinto al asignado previamente; de manera que no fue posible adscribir con certeza el tiempo de emergencia en función de la masa de la semilla. Las plántulas emergidas fueron colocadas en recipientes degradables, "jiffypots" de 6 cm de diámetro (Jiffy Products) con suelo forestal, y colocadas en el invernadero para su trasplante posterior. Las plantas fueron introducidas a una parcela experimental en la Reserva del Pedregal de San Angel en julio de 1989. Las plantas fueron colocadas equidistantes una de otra a 80 cm, y su posición en el terreno fue al azar. Se registró la supervivencia de las plantas a las cuatro semanas, a las ocho semanas, y a la reproducción. A las cuatro semanas las plantas

presentaron daño por Epitrix parvula (ver Cap. III), de manera que se contó el número de hojas por planta, que es un estimador del vigor una vez establecida la planta (Lawrence 1984), y la proporción de hojas que presentaron daño por el coleóptero. A la edad reproductiva se midieron los siguientes caracteres: estatura, número de ramificaciones, flores y frutos (producidos hasta ese momento), biomasa total, y área foliar consumida por Sphenarium purpurascens (ver Cap. III). Las plantas fueron cosechadas y secadas en un horno a temperatura de 60 °C por 10 días, y posteriormente se obtuvo la masa seca de cada individuo en una balanza electrónica (Ohaus B300D).

Análisis estadísticos

Cada variable medida en las plantas fue analizada mediante un análisis de varianza jerárquico, modelo mixto (modelo II, en Ayres y Thomas 1990), donde las familias (plantas) es el factor al azar, y el sistema de cruza es el efecto fijo (ya que sólo hay dos niveles; Mitchell-Olds y Waller 1985). Se analizó también la interacción entre los factores.

En el caso del porcentaje de germinación y número de semillas producido por cada tipo de cruza se hizo solamente un análisis de varianza de una vía (modelo I en Sokal y Rohlf 1981), ya que sólo en pocos casos se tuvo repetición de cada tipo de cruza dentro de cada familia, y la interacción no pudo ser evaluada.

La comparación de las curvas de sobrevivencia de las plantas derivadas de cada sistema de cruzamiento considerando al tiempo como una variable continua y al tipo de cruza como una categórica, se realizó mediante un modelo generalizado log-lineal (GLIM):

$$N_t = N_0 \text{ EXP } (-b_1 t + b_2 m + b_3 m t),$$

donde N_t es el número de individuos sobrevivientes al tiempo t , N_0 es el número de individuos iniciales, b_1 es la tasa de mortalidad constante y b_2 es el efecto del tipo de cruza; los parámetros b_i son los coeficientes de las variables o de la interacción entre ellas. El modelo puede incluir términos de segundo orden (v.g. $b_i t^2$), cuyo valor del coeficiente, si es distinto de cero afecta la forma de la curva e indica el tipo de supervivencia (I o III; ver Valiente-Banuet y Ezcurra 1991 para detalles). El modelo total es evaluado por medio de una prueba de bondad de ajuste de X^2 , mientras que los coeficientes b_i por medio de una prueba de t . La "devianza" de un modelo ajustado mide la discrepancia entre los datos y los valores ajustados, y el cambio en la devianza cada vez que se añade un término nuevo es una medida de lo adecuado de dicho término. En el caso de los conteos (número de superviventes) que se distribuyen aproximadamente como Ji-cuadrada, se puede usar esta prueba para verificar su validez y la función de error usada en el modelo es Poisson. La función de ligamiento, que une los componentes lineales (sistemáticos) y al azar (error) de modelo lineal que explican la variación en la variable dependiente, fue la transformación logarítmica (ver Ezcurra et al. 1977).

De manera previa a los análisis de varianza, las variables fueron transformadas para mejorar su normalidad (Steel y Torrie 1980, Falconer 1981). Para el caso de los conteos (flores, no. de ramificaciones, frutos y hojas) se usó la transformación raíz cuadrada, $\sqrt{y + 0.5}$, mientras que para los porcentajes (de germinación, de hojas dañadas a la 4a semana, de área foliar consumida a la reproducción) se usó la transformación seno inverso

(Arcoseno \sqrt{p} , donde p es la frecuencia relativa). La masa de las semillas y la biomasa total se transformaron logarítmicamente. Una vez transformadas, todas las variables, excepto el número de hojas a la cuarta semana se distribuyeron normalmente ($P > 0.05$; prueba de Kolgomorov-Smirnov, Sokal y Rohlf 1981).

Depresión por endogamia

Se obtuvo el coeficiente de depresión por endogamia, δ , para cada carácter medido en las progenies como:

$$\delta = 1 - (\bar{W}_a / \bar{W}_g),$$

donde \bar{W}_g es la adecuación promedio de la progenie derivada de entrecruzamiento para la característica X_i , mientras que \bar{W}_a es la adecuación promedio de la progenie derivada de autopolinización (Lande y Schemske 1985, Kalisz 1989). En plantas ésta es una medida adecuada de la magnitud de la depresión por endogamia (Charlesworth y Charlesworth 1987).

La comparación para las medias de cada carácter entre los dos sistemas de cruzamiento se hizo con la prueba HSD de Tukey (Sokal y Rohlf 1981), posterior al análisis de varianza, sólo si éste indicó un efecto significativo del sistema de cruza (ver Day y Quinn 1989, Fowler 1990).

RESULTADOS

Los resultados de este estudio se presentan en la Tabla 5.1. Puede notarse que para la mayoría de los caracteres el análisis de la varianza no revela diferencias significativas entre las familias, el tipo de cruzamiento, o la interacción entre ambos factores. Sin embargo, se presentaron las siguientes excepciones. El número de semillas producido por cada tipo de polinización, fue

significativamente diferente. También, la masa de las semillas, pre-germinación, presentó diferencias entre familias, y un efecto significativo de la interacción familia*cruza. Respecto al porcentaje de germinación, el análisis de la varianza no indica un efecto significativo del tipo de cruza. El peso de las semillas post-germinación, es decir, el peso de la semilla de aquellos individuos que germinaron y lograron establecerse, indicó un efecto significativo sólo de la interacción, pero no así de la familia ó tipo de cruza (Tabla 5.1).

Supervivencia

La curva de supervivencia para cada tipo de progenie se presenta en la figura 5.1. Puede observarse que ambas curvas siguen trayectorias muy paralelas, y el porcentaje de individuos que sobreviven a la edad reproductiva es muy similar (aproximadamente 77%). El modelo log-lineal reveló que sólo el coeficiente de mortalidad constante (b_1) en el tiempo es significativo, y explicó por sí solo el 96% en la varianza en el número de plantas sobrevivientes. Por lo tanto, la curva de supervivencia fue de tipo II. Por otra parte, el tipo de cruza no tuvo ningún efecto sobre la tasa de mortalidad ni sobre la forma de la curva (ver Fig. 5.1).

Caracteres morfológicos y de historia de vida

La Tabla 5.2 muestra los valores promedio para cada carácter analizado en ambas progenies, así como los coeficientes de depresión por endogamia. Puede notarse, nuevamente, que las diferencias entre las medias no fueron significativas en la mayoría de las variables, y que muchas δ 's fueron negativas. Esto indica que los promedios para las plantas derivadas de

Tabla 5.1. Resultados de los análisis de varianza para los caracteres medidos en plantas de Datura stramonium derivadas de autopolinización y entrecruzamiento. Se anotan las sumas de cuadrados (SC) y las F de cada efecto, y los grados de libertad respectivos entre paréntesis. Los subíndices f, c, y fxc, representan: familias, tipo de cruce, interacción familia*cruce y error, respectivamente.

VARIABLE	SC _f	SC _c	SC _{fxc}	SC _e	F _f	F _c	F _{fxc}
No. de semillas		120.2 (1)		404.6 (68)		20.1***	
Masa de semilla ¹	40963.4 (15)	1573.4 (1)	13803.1 (15)	920.2 (928)	2.96*	1.70	28.13***
% de germinación.		0.42 (1)		3.46 (30)		0.12	
Masa de semilla ²	0.264 (9)	0.0044 (1)	0.1211 (9)	0.3095 (134)	2.39	0.32	7.45***
No. hojas 4a. semana	1.06 (9)	0.08 (1)	0.93 (9)	8.821 (134)	1.14	1.27	1.57
Daño por herbívoros 4a. semana ³	1.115 (9)	0.104 (1)	2.41 (9)	26.5 (133)	0.46	0.39	1.34
Estatura final (cm).	814.6 (9)	29.86 (1)	532.0 (9)	10047.9 (133)	1.531	0.50	0.78
No. ramificaciones	7.024 (9)	2.677 (1)	14.26 (9)	203.62 (133)	0.60	0.97	1.05
No. flores	6.155 (9)	3.453 (1)	15.403 (9)	166.68 (133)	0.38	1.43	1.31
No. frutos	0.325 (9)	0.031 (1)	0.548 (9)	9.135 (133)	0.59	0.51	0.92
Biomasa total (g)	0.387 (9)	0.060 (1)	0.888 (9)	9.912 (132)	0.74	0.05	1.15
Daño por herbívoros final ⁴	0.387 (9)	0.020 (1)	0.193 (9)	5.486 (133)	2.02	0.87	0.51

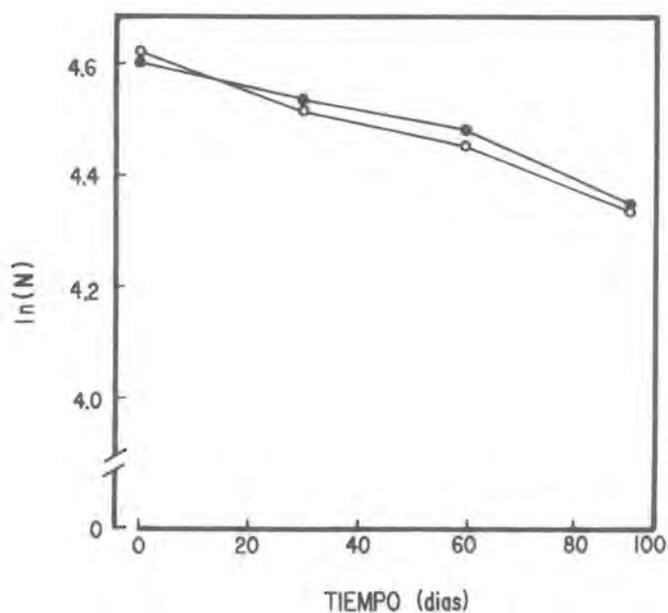
1, masa de las semillas pre-germinación.

2, masa de las semillas post-germinación.

3, daño producido por Epitrix parvula

4, daño producido por Sphenarium purpurascens

* = P < 0.05, *** = P < 0.001.



VARIABLE	COEFICIENTE	MODELO ERROR ESTANDAR	GL	r ²	P
lnN ₀ (ordenada)	4.620	0.059			
b ₁ (tiempo)	-0.0029	0.001	1	0.96	<0.01

$$N_t = \text{EXP} (4.62 - 0.003t)$$

Figura 5.1. Curvas de supervivencia para las progenies derivadas de autopolinización (●) y entrecruzamiento (○) de Datura stramonium en el Pedregal de San Angel, D.F. N₀ = 100 y 102 respectivamente. La única variable que predice el número de supervivientes fue el tiempo. Tanto la r² como la P corresponden al modelo, el mejor, que incluye sólo a la tasa de mortalidad constante (b₁). Ninguno de los términos que incluye al sistema de cruce o cuadráticos fueron significativos.

autopolinización son, en la mayoría de los casos, ligeramente más altos. Sin embargo, el número de semillas derivado de cada tipo de cruce mostró una diferencia significativa en favor de las derivadas de entrecruzamiento, y la δ fue casi del 40%. Es decir, el costo de la endogamia podría estar expresando muy temprano en la vida de la progenie si las semillas producidas por autopolinización son abortadas, pero podría estar expresando tardíamente si el polen es menos capaz de fertilizar. Se observó que la masa de las semillas y la proporción de semillas germinadas fue ligeramente mayor en las derivadas de autopolinización, pero esto no tuvo ninguna consecuencia sobre el desempeño y supervivencia de la progenie. Por lo tanto, la diferencia inicial en el número de descendientes que dejan ambos tipos de cruce se mantiene por el resto del ciclo de vida. Para los demás caracteres, las diferencias entre las medias no fueron significativas, por lo que los coeficientes de depresión por endogamia son indistinguibles de cero. Las progenies no exhibieron diferencias en el daño recibido por herbívoros a la cuarta semana y a la edad reproductiva. El coeficiente de depresión por endogamia para el número de frutos fue elevado (0.47), sin embargo no fue significativo debido a la gran variabilidad dentro de cada grupo.

DISCUSION

Recientemente se ha escrito mucho en la literatura acerca de las consecuencias de la endogamia en las poblaciones. Aunque en el caso de los animales se conocen bien los efectos nocivos de la endogamia (Wright 1977, Falconer 1981, Charlesworth y Charlesworth 1987, Maynard-Smith 1989), en las plantas este aspecto apenas

Tabla 5.2. Valores promedio y desviaciones estándar (en paréntesis) para los diferentes caracteres morfológicos y de historia de vida medidos en las progenies derivadas de autopollinización y entrecruzamiento de *Datura stramonium*. Para cada carácter se añade el coeficiente de depresión por endogamia, δ , y la significancia. F/N es el número de familias y número de individuos por tipo de cruce. * = $P < 0.001$.

CARACTER	AUTOPOLINIZACION		ENTRECruzAMIENTO		δ
	F/N	\bar{X} (D.E)	F/N	\bar{X} (D.E)	
NUMERO DE SEMILLAS	35-35	58.32 (39.79)	35-35	95.91 (39.10)	+0.39*
MASA DE LA SEMILLA (g)	16-480	66.60 (10.04)	16-480	64.20 (8.743)	-0.03
% GERMINACION	16-16	79.30 (23.05)	16-16	67.90 (29.19)	-0.16
MASA DE LA SEMILLA(g)	10-77	67.18 (10.2)	10-77	64.4 (9.0)	-0.04
NUMERO DE HOJAS 4a. SEMANA	10-77	6.74 (1.10)	10-77	6.71 (1.17)	-0.01
DAÑO POR HERBIVOROS 4a. SEMANA	10-77	53.7 (3.18)	10-77	51.6 (3.11)	+0.03
ESTATURA FINAL (cm)	10-77	24.88 (8.10)	10-77	23.76 (11.5)	-0.04
NUMERO DE RAMIFICACIONES	10-77	15.50 (10.2)	10-77	13.90 (12.5)	-0.10
NUMERO DE FLORES	10-77	10.40 (7.88)	10-77	8.90 (8.17)	-0.13
NUMERO DE FRUTOS	10-77	0.17 (0.49)	10-77	0.25 (0.71)	+0.47
BIOMASA TOTAL (g)	10-77	2.89 (2.90)	10-77	2.66 (2.78)	-0.10
DAÑO POR HERBIVOROS FINAL	10-77	0.32 (0.16)	10-77	0.34 (0.19)	-0.06

comienza a ser analizado, particularmente en angiospermas (Charlesworth y Charlesworth 1987). Las plantas presentan una gran variabilidad interespecífica e interpoblacional en sus sistemas de cruce (Grant 1975) y dentro de las poblaciones, los individuos pueden variar el sistema de cruce que adoptan, o exhibir uno mixto. En particular, la existencia de plantas predominantemente autóгамas constituye en cierta medida un desafío a la necesidad de la reproducción cruzada (cf. Darwin 1859). Para estas especies, el riesgo de no dejar descendientes disminuye en la medida en que sean autocompatibles y puedan autofertilizarse. Sin embargo, la depresión por endogamia puede ser elevada si, por ejemplo, ciertos loci recesivos letales, o subletales llegan a la condición homocigota, produciendo la muerte de los cigotos o baja viabilidad y fecundidad de los individuos debido a la contribución de muchos loci recesivos deletéreos (Falconer 1981, Lande y Schemske 1985). En estas poblaciones, el costo de la endogamia puede reducirse ya que si un grupo pequeño de individuos coloniza una nueva área, éste no contiene la diversidad genética de la especie, y es posible que los genes deletéreos también se eliminen durante este proceso. Lande y Schemske (1985) han propuesto un modelo para explicar las diferencias tan contrastantes entre las plantas en su sistema de cruzamiento, particularmente en sus tasas de entrecruzamiento. Mediante la "purga" de los genes nocivos (i.e. eliminación automática de los homocigotos recesivos letales y baja viabilidad y/o fecundidad de individuos endogámicos con genes deletéreos pero no letales) se reduciría el costo de la depresión por endogamia y se podría evolucionar hacia el sistema de cruce

autógamo (Schemske y Lande 1985, Charlesworth y Charlesworth 1987).

En D. stramonium existe depresión por endogamia en sólo un carácter, el número de semillas. Este se considera parte importante de la adecuación individual. Schemske (1983), encontró un resultado similar en tres especies de Costus, donde los entrecruzamientos (hechos a mano), y las polinizaciones naturales, produjeron un mayor número de semillas que las autopolinizaciones, indicando que la depresión por endogamia se expresa en estas especies sobre caracteres reproductivos. Por otro lado, en D. stramonium no se detectaron diferencias en la supervivencia y otros componentes de la reproducción en los individuos derivados de ambos tipos de cruza. No se evaluó sin embargo, su éxito como donadores de polen para la generación siguiente donde es posible que existan diferencias en la fertilidad, dado que los números de semillas producidos difirieron en la generación precedente.

La diferencia en el número de semillas producido por los dos tipos de cruza podría ser explicado si por ejemplo hubiese diferencias entre las madres en la capacidad de producir (llenar) semillas. esta posibilidad podría descartarse dado que cada madre produjo los dos tipos de progenie, entonces no habría razón de producir más semillas en una cruza que en otra. Por otro lado, es probable que ocurriera abortición selectiva de semillas. Este mecanismo se ha ligado a la selección sexual debido a la elección de la hembra de progenitores de mejor "calidad" para sus hijos. Esta posibilidad parece remota en el presente análisis, ya que todas las semillas de un fruto producido por entrecruzamiento son

de un mismo padre; por lo tanto, la elección de la hembra y/o competencia entre machos por fecundar es limitada. Una tercera posibilidad es que un polen externo (entrecruzamiento) sea más fértil que el propio (autopolinización), produciendo diferencias en el número de óvulos fecundados; la depresión por endogamia se expresaría entonces en una fase tardía de ciclo de vida. Finalmente es posible que bajo autopolinización genes recesivos en condición homociga produzcan la muerte de cigotos, reduciendo así el número de descendientes. Otros caracteres cuantitativos de la fase juvenil o adulta de la planta, como los medidos aquí, no manifestaron la influencia de la depresión endogámica. Sin embargo, es probable que no se expresaran debido a las condiciones en las que crecieron las plantas. Aunque éstas estuvieron en condiciones naturales, el efecto de la densidad (que quizás afecte el desempeño de las plantas) fué un aspecto que probablemente se relajó. Una evidencia que apunta en esta dirección, es que en esta especie se ha detectado que en ambientes "drásticos" (con sequías e inundaciones), la adecuación de las plantas derivadas de autofertilización se reduce en comparación con las plantas derivadas de entrecruzamiento (A. Motten, com. pers.). El estudio referido ejemplifica el hecho de que en ambientes drásticos es posible que los efectos de la depresión por endogamia se expresen en mayor magnitud, a diferencia de los ambientes "benignos" (con humedad moderada y constante) (A. Motten, com. pers.).

Un ambiente drástico puede ser un hábitat con una densidad alta de individuos coespecíficos. No obstante, la eliminación de la competencia en el presente estudio no es una condición irreal. Las densidades observadas a la edad prereproductiva y reproductiva

para esta planta en la zona de estudio van de 0.01 a 0.3 ind/m². Por lo tanto, la densidad de siembra usada (1.2 ind/m²) es mucho más alta que el ámbito observado. Así, aunque la depresión por endogamia se exprese en condiciones de estrés, en el caso de este estudio, una planta derivada de autopolinización también puede encontrar un ambiente libre de competencia. Sin embargo, ya que durante el experimento se removieron manualmente todas las hierbas de otras especies, el efecto de la competencia interespecífica posiblemente pudiera contribuir a diferencias entre progenies. De cualquier forma, el efecto del ambiente, merece mayor atención en al análisis del desempeño de las plantas derivadas de ambos tipos de cruzamiento (ver Schemske 1983), ya que la competencia puede ser un factor selectivo importante y es posible que ocurra en los estadios juveniles (ver Harper 1977), cuando la densidad es alta (Cap. II).

Un carácter que parece importante en el desempeño de las plantas es el tiempo de emergencia (Venable 1984, Kalisz 1986, 1989; Cap. II y VI). Este carácter presenta variabilidad genética (Cap. VI), de manera que sería relevante analizar la relación entre la masa de la semilla y el tiempo de emergencia. Sin embargo, este análisis no se pudo realizar (ver Métodos). Esto es de interés ya que aunque las medias de los caracteres para cada tipo de cruce no difieren, sí existe variabilidad entre individuos dentro de cada tipo de cruce e incluso dentro de familias. Esto hace suponer que el tiempo de emergencia y/o el tamaño de la semilla podrían influir posiblemente la sobrevivencia y fecundidad de los individuos (ver Kalisz 1986, 1989).

Tampoco existieron diferencias entre las progenies con respecto a la resistencia a los herbívoros. Este aspecto merece mayor atención ya que el efecto de los herbívoros, actuando como agente selectivo, entre plantas derivadas de dos tipos de cruza sólo ha sido considerado en una ocasión (Schoen 1983). Ya que las plantas generalmente tienen uno o más herbívoros, también es necesario considerar si existen diferencias en resistencia entre las plantas de ambos tipos de cruza, pues podría ser la fase en la cual se expresen las diferencias entre los sistemas de cruza. No obstante, en D. stramonium el sistema de cruzamiento no parece generar una diferencia de esta índole, ya que, además, no se detectaron diferencias en la población de D. stramonium del Pedregal en resistencia a los herbívoros entre familias, y la variabilidad genética de este carácter parece reducida (Cap. IV). Esta puede ser una razón para no detectar diferencias entre tipos de cruza en esta especie, es decir, ambas progenies son muy similares genéticamente.

Una conclusión que emerge de los resultados, es que la depresión endogámica en D. stramonium podría estar generando las diferencias en el número de semillas. Si la magnitud de δ no es mayor del 50%, y si este es el único parámetro importante para la evolución del sistema de cruzamiento en las plantas, entonces D. stramonium podría evolucionar hacia la autogamia (Lande y Schemske 1985, Schemske y Lande 1985). El mecanismo de la depresión endogámica puede ser (i) la expresión de genes recesivos deletéreos, o (ii) la sobredominancia (un valor fenotípico mayor para los individuos heterocigos), que produce la heterosis (Falconer 1981, Lande y Schemske 1985, Schemske y Lande 1985,

Charlesworth y Charlesworth 1987, Maynard-Smith 1989). No es posible discernir cuál de ellas es la responsable de la depresión endogámica en D. stramonium sobre la producción de semillas. Sin embargo, se esperaría que la manifestación de la heterosis fuera menor en poblaciones endógamas. Aún más, en el caso del número de semillas, la muerte o inviabilidad de los cigotos bajo autopolinización podría ser indicación de la expresión de genes recesivos en condición homóciga. Esto no significa que esta muerte de cigotos no ocurra bajo el entrecruzamiento (e.g. Stephenson y Winsor 1986), pero indica que la probabilidad de que genes recesivos deletéreos encuentren la condición homóciga es menor.

Debido a que D. stramonium presenta muchas características reproductivas que típicamente se podrían interpretar como adaptaciones para la atracción de polinizadores y fomentar el entrecruzamiento, es de interés preguntarse si esta especie está cambiando su sistema de cruce. Si ésto es cierto, ¿ha sido este cambio fomentado por el hábito pionero de esta planta, o a la inversa, son las características como la autocompatibilidad las que la habilitan para colonizar hábitats nuevos según la regla de Baker? Es difícil afirmar cual es la causa, sin embargo, es probable que el sistema de autocompatibilidad presente en la población ancestral haya constituido una preadaptación, sensu lato, al hábito colonizador o malezoide (Baker 1955, 1965, 1967, 1974). Así, aunque en las poblaciones siga ocurriendo la depresión por endogamia, ésta se está reduciendo en el transcurso de las generaciones posiblemente mediante la eliminación de los genes deletéreos (Lande y Schemske 1985, Schemske y Lande 1985,

Charlesworth y Charlesworth 1987), y es posible que la adaptación local de la población se mantenga debido a la reducción del flujo génico (Jain 1976). Sin embargo, la depresión por endogamia puede estar presente siempre si, por ejemplo, existe inmigración de genes nocivos hacia las poblaciones o por mutación. Los costos impuestos por estas dos fuerzas serían mínimos comparados con las ventajas de ocupación de sitios perturbados. Pero también, es posible que las combinaciones génicas favorables se expandan en las poblaciones si existe una extinción y recolonización constante de hábitats nuevos (Slatkin 1987, Wright 1988).

En resumen, los resultados sugieren que en esta especie la autocompatibilidad es una preadaptación al hábito de maleza, mientras que el cambio en el sistema de cruza puede representar evolución posterior. En este sentido, es posible que las características que se han mencionado como posibles mecanismos para atraer polinizadores y fomentar el entrecruzamiento, constituyan en algunas poblaciones caracteres relictuales y con un costo adicional para las plantas, que podrían desaparecer de la población siempre y cuando no sean una restricción filogenética (sensu Baker 1983). Cambios en el sistema de cruza se han reportado en Hordeum vulgare (Kahler et al 1975), en Gilia ochroleuca (Grant 1975), y en Solanum pimpinellifolium (Rick et al. 1977, en Schemske y Lande 1987). Sin embargo, para justificar el cambio en el sistema de cruza de la especie en cuestión requeriríamos conocer mucho más de éste en diferentes poblaciones.

Finalmente, debe tomarse en cuenta que esta especie, a diferencia quizás de otras malezas, no es eliminada por el hombre sino por el contrario se le conserva dado que se le considera una

planta medicinal (Cap. II), y al menos en México su expansión obedece quizás a la dispersión por el hombre, y a las posibles ventajas de su sistema de cruzamiento.

CAPITULO VI

GENETICA CUANTITATIVA DE Datura stramonium L. II:
ANALISIS DE LA VARIACION ENTRE POBLACIONES

CONTENIDO	Página
Introducción.....	157
Métodos.....	160
Análisis estadístico de la variación fenotípica.....	161
Resultados.....	170
Análisis aloenzimático.....	170
Análisis biométrico.....	171
Discusión.....	181

INTRODUCCION

El análisis de las poblaciones naturales de plantas ha sido centro de atención de ecólogos y evolucionistas por varias décadas (Bradshaw 1984). Uno de los objetivos primordiales de tales estudios, es la descripción de las diferencias ecológicas entre las poblaciones y el análisis de las causas que permitan inferir las fuerzas que intervienen en la adaptación y evolución de tales especies. En las plantas se ha documentado la existencia de gran cantidad de variación en caracteres cuantitativos tanto dentro de cada población, como entre poblaciones (Venable 1984). Tales estudios, indican que es más común la diferenciación entre poblaciones dentro de una especie (Allard et al. 1968, Bradshaw 1984). El conocimiento de las causas que determinan tal variación, ha sido uno de los objetivos primordiales de ecólogos (Venable et al. 1987), y genetistas (Allard et al. 1972, Clegg y Allard 1972, Hamrick y Allard 1975, Nevo et al. 1986).

Aun cuando la variación ecológica ha sido documentada extensivamente, la base genética de dicha diferenciación no lo ha sido en todos los casos. Existen revisiones de estudios en los cuales se ha evaluado la variación genética para caracteres biométricos (Wright 1968, Allard et al. 1968, Venable 1984), y se ha encontrado que ésta es extensa. Sin embargo, muchas características que presentan una gran variación entre y dentro de poblaciones, y con efectos en la adecuación individual y poblacional, como los caracteres de historia de vida, parecen contener una variabilidad genética reducida (ver Lewontin 1974, Falconer 1981, Venable 1984, Mitchell-Olds 1986). Si tales características pueden constituir el blanco de la selección,

entonces es importante conocer cuáles caracteres y en qué medida su variación está controlada genéticamente.

Una metodología empleada con mucha frecuencia en las últimas dos décadas para la evaluación de la variabilidad genética en las poblaciones naturales lo constituye el análisis de la variación enzimática, por medio de electroforesis en gel de almidón. Esta técnica permite una estimación de la proporción de loci polimórficos, así como de la frecuencia de individuos heterocigos para un locus dado (Lewontin 1974, Hedrick 1983). La variación genética de una especie puede ser subdividida en diferentes niveles jerárquicos de análisis, por ejemplo, cuánta está contenida dentro de las poblaciones y entre poblaciones (ver Schaal 1975, Levin 1977, Levin *et al.* 1979, Schwaegerle y Schaal 1979, Schaal y Smith 1980).

Aunque ha sido posible obtener correlaciones entre variabilidad genética a nivel de enzimas que intervienen en el metabolismo, y condiciones ambientales particulares (Allard *et al.* 1972, Kahler *et al.* 1980, Nevo *et al.* 1986, Clegg y Allard 1972, Primack y Kang 1989), se desconocen las causas de tales correlaciones. Se ha propuesto que la selección natural podría mantener combinaciones de genes en ciertos ambientes y que dichas combinaciones son en parte adaptativas (Allard *et al.* 1972, Clegg y Allard 1972, Kahler *et al.* 1980, Nevo *et al.* 1986). También se desconoce si los caracteres involucrados en la adaptación para un determinado hábitat, están asociados con la variación a nivel enzimático; explícitamente, si ésta variación se asocia con variación en caracteres morfológicos o de historia de vida de las

plantas (Primack y Kang 1989). Otra metodología para evaluar la variabilidad genética de las poblaciones está basada en la genética cuantitativa (Bradshaw 1984), cuyos parámetros (heredabilidad y correlaciones genéticas) obtenidos del análisis fenotípico de los individuos con cierto grado de parentesco, son importantes para el cambio evolutivo (Falconer 1981, Lande y Arnold 1983, Lande 1988, Bradshaw 1984, Lawrence 1984). Estos parámetros pueden ser usados para predecir la respuesta potencial a la selección, o para identificar las restricciones a la evolución futura (Antonovics 1976, Falconer 1981, Mitchell-Olds 1986, Mitchell-Olds y Rutledge 1986). Mediante ambos métodos se ha podido documentar la diferenciación genética entre poblaciones de una especie (y, por supuesto, entre especies). Algunos estudios en plantas, han usado ambos métodos simultáneamente, encontrando que la variabilidad en enzimas se correlaciona positivamente con la variación en caracteres cuantitativos (Marshall y Allard 1970, Hamrick y Allard 1975, Schwaegerle *et al.* 1986), pero en ocasiones los resultados no son concordantes (Moran y Marshall 1978, Giles 1984). Lewontin (1984), basándose en los supuestos de cada tipo de análisis, concluye que es más difícil detectar diferencias en frecuencias alélicas entre poblaciones que con caracteres continuos.

La cantidad de variación genética de una especie de planta depende en gran medida de su ecología y su sistema reproductivo. En el primer caso, es necesario considerar los hábitats que ocupa, y en el segundo, cuál es la forma primordial de producir descendencia. En el caso de las especies colonizadoras o fugitivas como la estudiada aquí, se ha supuesto que sus acervos (pools)

génicos son pobres en diversidad genética debido a que fundan poblaciones nuevas con pocos individuos (Slatkin 1987). Además, en general, su sistema de cruce es la autopolinización (Baker 1965, 1974), poseen gran plasticidad fenotípica (Weaver *et al.* 1985), y diferenciación interpoblacional (Barrett y Shore 1989, Warwick 1990). En este sentido, el conocimiento de la distribución de la variación en las poblaciones de plantas con estas características ecológicas puede arrojar luz acerca de los procesos evolutivos que la producen.

El objetivo del presente estudio fue el de caracterizar la variación genética de varias poblaciones de Datura stramonium. Esta especie presenta una distribución geográfica amplia a nivel mundial, por lo que sus poblaciones ocupan hábitats contrastantes. Por esta razón, es de interés el análisis de su variación, ya que se esperaría que las poblaciones con este tipo de distribución presentasen niveles altos de variabilidad genética (Karron 1987). Por lo tanto, en este capítulo se presenta el análisis de la variación cuantitativa de cuatro caracteres de historia de vida de la planta, así como el análisis de variación aloenzimática de seis poblaciones de esta especie en la Cuenca del Valle de México y alrededores.

MÉTODOS

En el otoño de 1988 se colectaron semillas de individuos de D. stramonium en cada una de siete poblaciones localizadas en la Cuenca del Valle México o en su periferia (Figura 6.1). Las condiciones climáticas de cada sitio se resumen en la Tabla 6.1. En cada población se colectaron al azar semillas de hasta 25

individuos; de cada planta se tomaron semillas de 3-10 frutos, fueron embolsadas por separado y etiquetadas. Se sembraron 20 semillas de cada individuo de cada población en cajas de plástico (3 l) con suelo comercial, y las plantas que emergieron fueron crecidas en el invernadero. Una vez que emergieron las plántulas, se registró la fecha de emergencia (no. de días después de la siembra), y cada plántula fue marcada con un anillo de alambre de color, distintivo de la fecha de germinación. La emergencia de las plántulas fué registrada diariamente durante un período de un mes. Las macetas fueron colocadas al azar en un invernadero y regadas periódicamente. A la senectud, las plantas fueron medidas en: altura total, número de ramificaciones y número de frutos. También se registró la mortalidad de las plantas para cada población.

Usando las técnicas de electroforesis en gel de almidón (Hakim-Elahi 1976, Conkle *et al.* 1982, Soltis *et al.* 1983, Vallejos 1983, Werth 1985), se analizaron muestras de tejido (hojas) de individuos de cada familia, de cada población. Se analizaron como mínimo 3 individuos por familia y se ensayaron 20 sistemas enzimáticos (Tabla 6.2; Apéndice I).

Análisis estadístico de la variación fenotípica.

Se realizaron análisis de la varianza anidados para partir la varianza correspondiente a los diferentes niveles: poblaciones, familias dentro de cada población, e individuos dentro de cada familia (error), considerando el modelo lineal de efectos al azar (Modelo II; Sokal y Rohlf 1981). Debido a que los datos fueron desbalanceados, las pruebas de F no pueden ser realizadas directamente con los cuadrados medios, ya que los coeficientes k_{ij}



Figura 6.1. Localización de las poblaciones de *Datura stramonium* estudiadas, en el Centro de México. Los números romanos corresponden al número de la población como en la Tabla 6.1. Se señalan las curvas de nivel altitudinal. La zona de líneas diagonales corresponde a la zona urbana de la Cd. de México.

Tabla 6.1. Localidades de las poblaciones de Datura stramonium estudiadas. PP = precipitación promedio anual, T = temperatura promedio anual; m s.n.m. = metros sobre el nivel del mar.

POBLACION	PP (mm)	T (°C)	ALTURA (m s.n.m)	VEGETACION*
I Km. 67.5 Carretera México-Cuernavaca	1146.6	20.7	1529	Bosque mixto pino-encino
II Sto. Domingo, Mor.	1463.2	19.9	1840	Bosque de encino
III Ticumán, Mor.	802.1	23.1	961	Cultivo de caña
IV San Angel, D. F.	691.0	16.3	2273	Matorral xerófilo
V Sto. Domingo, Mor. (aprox. 1 Km de II)	1463.2	19.9	1840	Bosque de encino
VI Actopan, Hgo.	435.0	16.7	1990	Matorral- pastizal

* Tomado de Guías Botánicas de México. (Soc. Bot. de Mex., 1972).

(aproximadamente equivalente al número promedio de individuos por familia, y por población) son distintos para los diferentes componentes de varianza esperados (s^2) en el cuadrado medio de cada nivel (Snedecor y Cochran 1967, Sokal y Rohlf 1981). Sin embargo éstos pueden ser calculados (Snedecor y Cochran 1967, Turner y Young 1969, Sokal y Rohlf 1981). A partir del Cuadrado Medio (CM) de cada nivel se puede obtener el componente de varianza para los diferentes niveles (poblaciones, s^2_p ; familias dentro de las poblaciones, s^2_f ; e individuos dentro de cada familia dentro de cada población, s^2_e). La suma de los tres componentes da la varianza fenotípica total (s^2_t) es entonces:

$$s^2_t = s^2_p + s^2_f + s^2_e.$$

A partir de los componentes de varianza se obtienen los coeficientes de correlación intraclase, (t) (Lawrence 1984, Snedecor y Cochran 1967, Falconer 1981, Steel y Torrie 1980), los cuales representan la fracción de la varianza fenotípica total que explica cada nivel:

$$t_p = s^2_p / s^2_t, \text{ para poblaciones, y}$$

$$t_f = s^2_f / (s^2_f + s^2_e), \text{ para las familias.}$$

La heredabilidad (h^2) de cada carácter se estima considerando el parentesco entre los individuos de una familia dada. Si las semillas producidas por una planta son el resultado de cruza entre sus óvulos y el polen de muchas plantas de la población y no emparentadas (apareamiento al azar), los descendientes serán medios hermanos maternos, y la covarianza genética aditiva compartida entre ellos (el coeficiente de correlación intraclase) será $\frac{1}{2}$ de la varianza genética aditiva, V_a . Si todas las plantas

Tabla 6.2. Resumen de los datos de electroforesis en gel de almidón realizado en poblaciones de *Datura stramonium* en el Centro de México (Fig.6.1). Ninguna enzima se encontró polimórfica.

ENZIMA	BUFFER*	NUMERO DE BANDAS
ACONITASA	H	2
ENZIMA MALICA	H	4
FOSFATASA ACIDA	P	1
6-FOSFOGLUCONATO	H	2
DESHIDROGENASA		
FOSFOGLUCOSA	H	3
ISOMERASA		
FOSFOGLUCOMUTASA	H	2
GLUTAMATO	H	1
DESHIDROGENASA		
GLUCOSA-6-FOSFATO	H	3
DESHIDROGENASA		
LEUCIL ANIMO	H	2
PEPTIDASA		
MALATO	H	5
DESHIDROGENASA		
PEROXIDASA	L	2
CATODICA		
RIBULOSA-5'	H	1
DIFOSFATO		
CARBOXILASA		
SHIKIMATO	H	1
DESHIDROGENASA		
SUPEROXIDO	H	1
DISMUTASA		

POBLACION	FAMILIAS	IND./FAM.
I	15	>3 <6
II	15	"
III	15	"
IV	60	3
V	14	2
VI	10	>3 <5

* H = Histidina, P = Poulik, L = Litio (ver Apéndice)

plantas comparten el padre, es decir, son hermanos completos, la correlación entre ellos será de $\frac{1}{2}$ de dicha varianza. Si la planta tiene un sistema de cruce mixto, es decir produce semillas por autopolinización y por entrecruzamiento, entonces la correlación intraclase será mayor a $\frac{1}{4}$ de V_a , pero menor a $\frac{1}{2}$ (Fisher 1918, Falconer 1981, Lawrence 1984). *D. stramonium* tiene un sistema de cruce mixto (ver Cap. V), aunque es probable que la fracción de semillas producidas por autopolinización sea mucho mayor que la producida por entrecruzamiento (A. Motten, com. pers.). De esta forma, aunque no podamos conocer el coeficiente de correlación intraclase preciso para las progenies obtenidas, éste estará acotado entre $\frac{1}{4}$ (medios hermanos) y $\frac{1}{2}$ de V_a (hermanos completos). Ya que el coeficiente de correlación intraclase se usa para estimar la heredabilidad (h^2 , fracción de la varianza fenotípica total de un carácter explicada por la varianza genética), es importante conocer qué factores contribuyen al parecido entre hermanos, además de la varianza genética. En el caso de medios hermanos maternos, además de la varianza genética aditiva, puede contribuir al parecido entre hermanos, la varianza de interacción (epistasia, efecto no aditivo de los genes), la varianza de dominancia (interacción entre alelos de un mismo locus), efectos maternos, y debidos al ambiente común (Falconer 1981). Ya que no se puede conocer con precisión la contribución de cada varianza a la variabilidad fenotípica, para obtener la h^2 se usa la varianza genética que incluye los componentes de varianza antes mencionados y no sólo la varianza genética aditiva. Por lo tanto la h^2 obtenida se denomina heredabilidad en el sentido amplio (h^2_D). Por otra parte, si se conoce la fracción de V_a y se obtiene la razón

entre ésta y la varianza fenotípica total, entonces podemos obtener la heredabilidad en el sentido estrecho, h^2_n (Falconer 1981). En este estudio, calculamos las h^2_b , considerando que los individuos fueron originados principalmente por autopolinización y menos entrecruzamiento, por lo tanto, siguiendo las expresiones de Lawrence (1984), la h^2_n será:

$$2t_f \geq h^2_n \geq t_f$$

donde $t_f = \frac{1}{2} V_a$. Esto procede si todos los miembros de una familia son hermanos completos, o es igual a $\frac{1}{4}$ de V_a si son medios hermanos. En este estudio, las h^2 se calcularon considerando que las progenies fueron derivadas de autopolinización, de esta forma, aunque el valor de h^2 estimado tuviera un sesgo, éste es hacia valores menores, es decir, es conservador:

$$h^2_b = t_f$$

Las pruebas de significancia para componentes de varianza en los diseños desbalanceados son sumamente imprecisas (Sokal y Rohlf 1981), o no existen para parámetros cuya distribución se desconoce. Por tal motivo, la significancia de las h^2 para cada carácter fué estimada usando dos técnicas de re-muestreo (Sokal y Rohlf 1981), una conocida como "Jackknife" (Arvesen y Schmitz 1970, Miller 1974), y otra como prueba de azarización. La primera es una técnica paramétrica que nos permite reducir el sesgo en las estimaciones de un estadístico cuya distribución poblacional se desconoce o bien, cuando no se ajusta a las suposiciones de la distribución. El "jackknife" permite hacer pruebas de t y así obtener los límites de confianza del estadístico (h^2). Este análisis supone que el estadístico se distribuye aproximadamente

normal, aunque no las variables individuales en sí mismas (Sokal y Rohlf 1981). El análisis implica la estimación de h^2 's eliminando cada vez una familia, j , de cada población, i . Se obtienen los pseudovalores ϕ_i de la siguiente manera:

$$\phi_{i-1} = h^2_v * n - (n - 1) * h^2_{i-1}$$

donde n es el tamaño de la muestra, y h^2_{i-1} es la heredabilidad estimada eliminando cada vez una familia, h^2_v es la heredabilidad verdadera, y $*$ indica el producto directo. El estadístico (la media) de las ϕ 's es:

$$\bar{\phi} = \Sigma \phi / n$$

El error estandar aproximado, $S_{\bar{\phi}}$, es:

$$\begin{aligned} S_{\bar{\phi}} &= \sqrt{\Sigma (\phi_i - \bar{\phi})^2 / \{n * (n-1)\}}, \\ &= \sqrt{S^2_{\phi} / n} \end{aligned}$$

Los límites de confianza de $\bar{\phi}$ pueden aproximarse y ejecutar pruebas estadísticas de t (Arvesen y Schmitz 1970, Sokal y Rohlf 1981):

$$\text{Límite inferior, } L_i = \bar{\phi} - (t_{\alpha; n-1} * S_{\bar{\phi}})$$

$$\text{Límite superior, } L_s = \bar{\phi} + (t_{\alpha; n-1} * S_{\bar{\phi}})$$

La prueba no paramétrica conocida como prueba de azarización ("randomization test"), es una prueba sumamente robusta (Sokal y Rohlf 1981), aún más poderosa que las técnicas de "Jackknife" o el "bootstrap" (Mitchell-Olds 1986). Este análisis considera a la muestra observada de variables como uno de muchos resultados posibles, pero igualmente probables de ser surgidos por azar. Se enumeran los posibles resultados que podrían surgir después de un arreglo al azar de las variables ó frecuencias, y finalmente, se determina si el estadístico en consideración se desvía de la distribución de resultados generada por azar con un nivel de

confianza (α), predeterminado (Sokal y Rohlf 1981). En el caso de los coeficiente de correlación intraclase poblacionales, t_p , se realizó una prueba de azarización muestral para verificar si dicho coeficiente fué significativo o no. En este caso, la hipótesis nula fué que la contribución a la varianza fenotípica de un carácter dado aportada por el nivel población es negligible (i.e. $H_0: t_p = 0$, $H_a: t_p > 0$), por lo tanto, es irrelevante qué familias se incluyan en cada población. Para probar ésta hipótesis, se elaboró un programa que asigna al azar a las familias dentro de las poblaciones en cada iteración (hasta 1000 corridas), y posteriormente calcula t_p . La distribución de los estimados es usada para verificar si la t_p verdadera, se desvía significativamente de los estimados generados por azar, a un nivel de confianza α .

En el caso de las heredabilidades, la hipótesis nula fue que no existe un efecto significativo de la familia a la varianza fenotípica total (ya que del componente de varianza de las familias se estima la h^2). Por lo tanto, podemos incluir a los individuos al azar dentro de ellas, y estimar la h^2 , cada vez. La distribución de la h^2 es el criterio para saber si la heredabilidad verdadera (h^2_v) es o no desviante de dicha distribución, con un nivel de significancia determinado. Para cada carácter bajo análisis se realizaron 1000 azarizaciones (iteraciones).

Los paquetes estadísticos estándares no contienen rutinas para llevar a cabo las técnicas de Jackknife (Knapp *et al.* 1989) y pruebas de azarización, por lo que los datos se analizaron en

programas, compilables en BASIC, desarrollados por E. Ezcurra. Los programas permiten realizar análisis de la varianza anidados desbalanceados de dos niveles, y calcula las heredabilidades. Uno de ellos, ejecuta el proceso de "jackknife" de los datos. También calcula los estadísticos ϕ , y estima tanto el error estándar de ϕ , como sus intervalos de confianza con diferentes α 's. De esta forma, el análisis de los datos incluyó 6 poblaciones, cada una con seis familias, y cada familia contuvo de 2 a 30 individuos. El otro programa, el de azarización, permuta al azar a las familias dentro de las poblaciones (para obtener la distribución de las t_p) ó bien asigna al azar a los individuos dentro de las familias para obtener la h^2 .

Las correlaciones poblacionales y genéticas entre caracteres fueron estimadas mediante correlaciones producto-momento usando los promedios por familia para cada carácter, ponderadas por el tamaño de muestra, en el caso de las correlaciones genéticas (Arnold 1981). Este método da buenas estimaciones cuando el número de individuos dentro de cada familia es grande y converge con la estimación obtenida por análisis de covarianza (ver Arnold 1981, Cap. III). La estimación de las correlaciones genéticas mediante este método se ha llevado a cabo en varios estudios de genética cuantitativa (Vía 1984, Kalisz 1989, Venable y Búrquez 1990), debido a que las pruebas de significancia están bien establecidas. Por tanto la significancia de las correlaciones genéticas corresponden en los resultados a las correlaciones producto-momento.

RESULTADOS

Análisis aloenzimático

De las 20 enzimas ensayadas, se encontró que 12 de ellas presentaron buena actividad en el tejido foliar de D. stramonium. Por lo tanto, 400 individuos correspondientes a 7 poblaciones y 90 familias fueron ensayados para cada sistema. Los resultados indican que la variabilidad genética de D. stramonium a nivel de loci enzimáticos, de existir, es muy baja. Ninguna de las enzimas ensayadas mostró ser polimórfica en alguna población (Tabla 6.2), y todos los individuos presentaron el mismo alelo para una enzima dada. Aun cuando D. stramonium presenta un polimorfismo fenotípico (marcador morfológico) en el color del tallo y flores determinado por un locus y dos alelos (Blakeslee 1921, Weaver y Warwick 1984), y que individuos con genotipo heterocigo para este locus fueron ensayados en electroforesis, ninguna de las enzimas ensayadas se correlacionó con este genotipo. Sin embargo, la presencia de este polimorfismo en tres de las poblaciones (II, III y IV) indica claramente que éstas mantienen variación genética en otros loci no correlacionados con dicho carácter. Un resultado similar ha sido reportado para poblaciones de D. stramonium en Canadá (Warwick 1990) y Estados Unidos (A. Motten, com. pers.).

El número de genotipos multi-locus a través de todas las poblaciones fué de uno (Tabla 6.2), y por esta razón no se pudo evaluar el grado de diferenciación genética (p. ej. distancia genética de Nei o estadísticos F de Wright; ver Hedrick 1983) entre las poblaciones estudiadas con respecto a loci enzimáticos.

Análisis biométrico

Aún cuando los individuos fueron crecidos en condiciones homogéneas, las poblaciones difieren en el valor promedio del

número de días a la germinación (el promedio va de 12.6 a 17.8), estatura (de 9.2 a 14.8), número de ramificaciones (1.4 a 3) y número de frutos (de 0.5 a 0.9; Tabla 6.3). Estos resultados ilustran la variabilidad en los caracteres entre las poblaciones.

Los resultados del análisis de la varianza anidado para cada carácter de historia de vida, indican que el sitio de origen de las plantas (la población) explica la menor fracción de la varianza en cada carácter (menos del 20% en todos los casos; Tabla 6.4). Es en el número final de frutos donde el efecto de la población contribuye menos a la varianza (menos del 5%), mientras que en el número de ramas es el carácter donde contribuye más (16.8%). No obstante la baja proporción de la varianza fenotípica explicada por las poblaciones, su efecto es significativo ($P < 0.025$) cuando se evalúan las t_p mediante las pruebas de azarización (Figura 6.2). Es probable que las diferencias poblacionales se deban a las familias que componen cada población. Aunque el efecto de las familias sobre la varianza fenotípica es significativo, indicando que las diferencias entre individuos se deben a la familia de origen dentro de una población, de la misma forma las diferencias entre poblaciones se deben posiblemente a las diferencias entre las familias dentro de las poblaciones. La diferencia entre familias dentro de cada población es en promedio de 21.5%. La contribución de la varianza ambiental (desviaciones de los individuos con respecto a la media familiar en una población dada) es grande en todos los casos (59-79%), siendo menor su contribución para la estatura de la planta y número de ramificaciones (59.61 y 61.96%, respectivamente), y mayor para el tiempo de germinación y el número de frutos (66.8 y

Tabla 6.3. Valores promedio (y su error estándar) para las características de historia de vida en seis poblaciones de *Datura stramonium*, en el centro de México. Las letras diferentes en cada población indican que existen diferencias significativas entre ellas, con una significancia del 5% (Prueba HSD de Tukey).

POBLACION		CARACTERISTICA DE HISTORIA DE VIDA			
N		DIAS A LA GERMINACION	ESTATURA FINAL (cm)	NUMERO DE RAMIFICACIONES	NUMERO DE FRUTOS
I	94	13.53 ^{ab} (0.51)	12.86 ^c (0.48)	2.38 ^b (0.12)	0.88 ^a (0.05)
II	168	12.59 ^a (0.38)	10.57 ^{ab} (0.36)	1.52 ^a (0.09)	0.68 ^b (0.04)
III	135	17.22 ^c (0.43)	9.15 ^a (0.40)	1.35 ^a (0.10)	0.54 ^b (0.04)
IV	119	17.75 ^c (0.46)	12.77 ^c (0.43)	2.02 ^b (0.11)	0.66 ^b (0.05)
V	147	14.91 ^b (0.41)	11.88 ^{bc} (0.38)	1.99 ^b (0.09)	0.86 ^a (0.04)
VI	121	13.92 ^{ab} (13.92)	14.83 ^c (0.42)	3.04 ^c (0.10)	0.92 ^a (0.04)

Tabla 6.4. Porcentaje de la varianza fenotípica total (V_t) explicada por las diferencias entre poblaciones (V_p), familias dentro de las poblaciones (V_f), y por Varianza ambiental (V_a , diferencias entre los individuos dentro de las familias), de cada carácter de historia de vida estudiado en Datura stramonium en el Centro de México. La varianza absoluta atribuible a cada nivel se presenta entre paréntesis.

CARACTERISTICA	V_p	V_f	V_a	V_t
TIEMPO DE GERMINACION (DIAS)	13.91 (0.056)	19.22 (0.077)	66.83 (0.277)	100 (0.405)
ESTATURA (CM)	11.45 (2.974)	28.93 (7.517)	59.61 (15.49)	100 (25.98)
NUMERO DE RAMIFICACIONES	16.75 (0.029)	21.28 (0.037)	61.96 (0.108)	100 (0.174)
NUMERO DE FRUTOS	4.88 (0.0032)	16.66 (0.0122)	78.85 (0.0577)	100 (0.073)

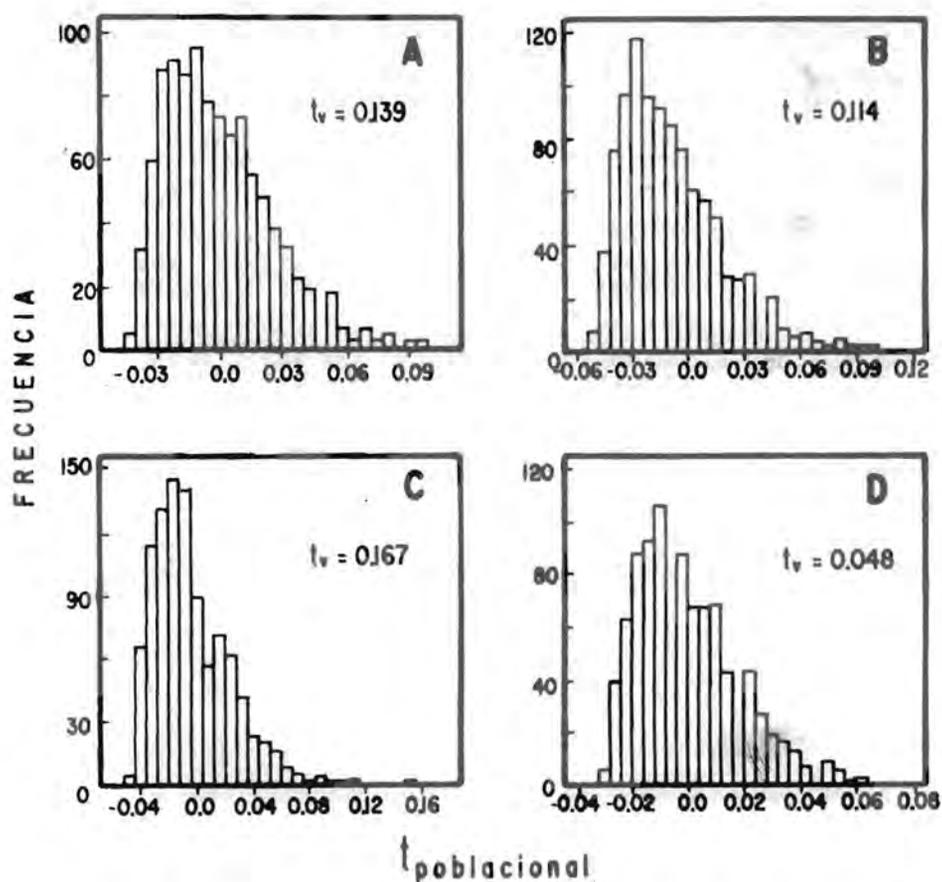


Figura 6.2. Distribución de los coeficientes de correlación intraclase (t) de cada carácter estudiado en seis poblaciones de *Datura stramonium* en el Centro de México, mediante pruebas de azarización. t_v , indica el valor verdadero. A = días a la germinación, B = estatura final, C = número de ramificaciones, y D = número de frutos.

78.8%, respectivamente) (Tabla 6.4).

El análisis de genética cuantitativa muestra que las poblaciones difieren en los caracteres de historia de vida analizados (Tabla 6.4), al mismo tiempo que revela varianza genética para la mayor parte de ellos (Tabla 6.5). Las heredabilidades estimadas van desde 0.17 (número de frutos), hasta 0.33 (estatura).

Si se considera a la fecundidad como una medida de la adecuación individual, puede notarse que su valor de h^2 es el más pequeño de los cuatro caracteres. Esto podría concordar con lo esperado bajo el teorema fundamental de la selección natural, en el caso de caracteres íntimamente asociados a la adecuación individual (Fisher 1958).

La Tabla 6.5 también muestra los errores estándar de las h^2 's estimados a partir del Jackknife, así como el intervalo de confianza. Ambos, indican que las heredabilidades de los cuatro caracteres son distintas de cero. Este resultado se robustece cuando observamos la distribución de h^2 , asignando las progenies al azar dentro de las familias mediante la prueba de azarización (Figura 6.3). En todos los casos, la heredabilidad estimada para cada carácter está fuera de la distribución de h^2 generada aleatoriamente ($P < 0.01$). Esto confirma que las heredabilidades estimadas difieren significativamente de cero.

Por otra parte, todas las correlaciones fenotípicas entre los caracteres fueron significativas (Tabla 6.6). Puede notarse que el tiempo a la germinación está correlacionado negativamente con los tres caracteres de historia de vida restantes ($-0.26 \geq r \geq -0.38$). Estas correlaciones implican, desde el punto de vista fenotípico,

Tabla 6.5. Heredabilidades (h^2) en el sentido amplio (ver Métodos) para cuatro caracteres de historia de vida de seis poblaciones de *Datura stramonium*. El error estándar de h^2 y el intervalo de confianza fueron calculados con la técnica de "Jackknife".

CARACTER	h^2	S(h^2)	INTERVALO DE CONFIANZA*
TIEMPO A LA GERMINACION	0.2233	0.0599	0.1059-0.3444
ESTATURA	0.3267	0.0706	0.1865-0.4676
NUMERO DE RAMIFICACIONES	0.2556	0.0403	0.1770-0.3377
NUMERO DE FRUTOS	0.1744	0.0730	0.0897-0.2602

* intervalo al 5% de nivel de confianza.

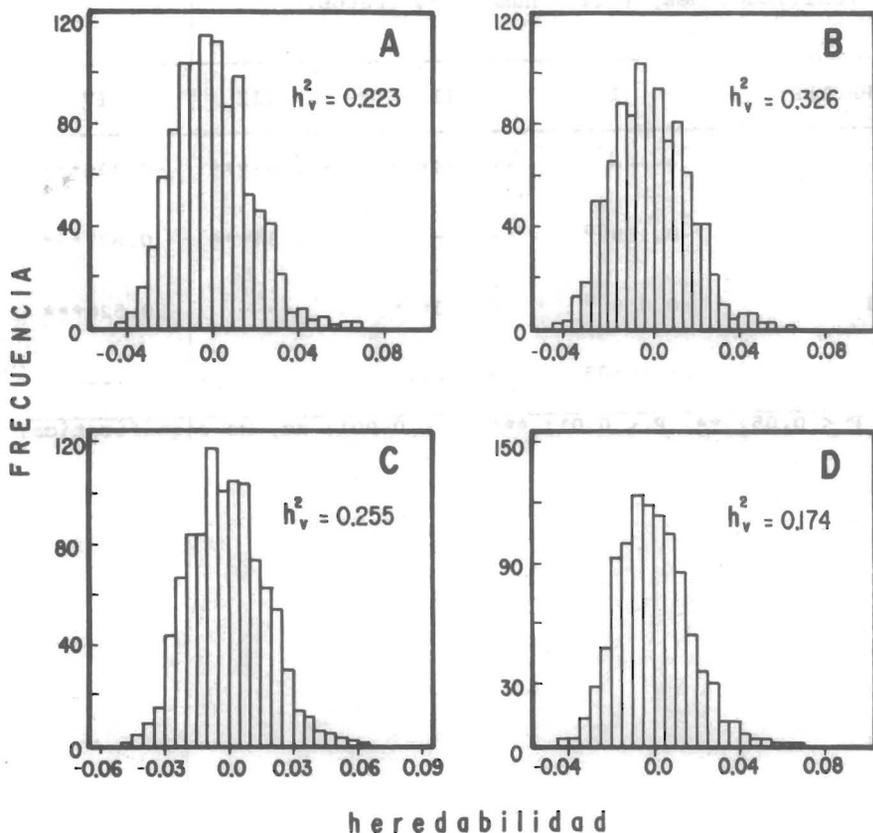


Figura 6.3. Distribución de las heredabilidades (h^2) generada por una prueba de azarización, en cuatro caracteres estudiados en seis poblaciones de *Datura stramonium* del Centro de México. h^2_v , indica el valor verdadero de la heredabilidad. A = días a la germinación, B = estatura final, C = número de ramificaciones, y D = número de frutos.

Tabla 6.6. Correlaciones (r) fenotípicas (sobre la diagonal) y genéticas (debajo de la diagonal) entre los caracteres de historia de vida de *Datura stramonium*. El tamaño de las muestras es $n = 784$ para las correlaciones fenotípicas, y $n = 72$ para las correlaciones genéticas. Los caracteres son I = días a la germinación, II = estatura final, III = número de ramificaciones, y IV = número de frutos.

CARACTER:	I	II	III	IV
I	-----	-0.384***	-0.263***	-0.336***
II	-0.159 ^{ns}	-----	0.734***	0.677***
III	-0.058 ^{ns}	0.823***	-----	0.520***
IV	-0.173 ^{ns}	0.788***	0.772***	-----

*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns, no significativa.

que las plantas que germinan tardíamente son, en promedio, de menor talla y menos fecundas que las que germinan muy pronto una vez iniciada la estación de lluvias. De hecho, dado que la expresión de este carácter de historia de vida es temprano en la vida del individuo, puede ser un factor causal de la variación en otras fases subsecuentes (ver abajo). Estos resultados coinciden con los obtenidos en condiciones naturales en una población de D. stramonium, en el Pedregal de San Angel. Un análisis demográfico de la población de este sitio, indica que para las condiciones del año de estudio tanto la sobrevivencia, como la fecundidad son mayores para las plantas que germinan rápido, una vez iniciada la estación de lluvias (R. Cabrales, en prep.).

Las correlaciones genéticas en el sentido amplio entre los caracteres de historia de vida, son similares en los signos a las correlaciones fenotípicas y tres de ellas significativas. Para el caso de la correlación entre el tiempo a la germinación y las otras tres variables, todos los valores son negativos, pero no significativos, lo que indica que el tiempo de germinación es genéticamente independiente de otros caracteres. Por otra parte, la correlación genética entre el número de ramificaciones y la estatura es significativa y positiva y la de valor más elevado. Al mismo tiempo, las correlaciones entre la estatura y el número de frutos, y la del número de ramificaciones con el número de frutos son también positivas y altamente significativas (Tabla 6.6). Es interesante notar que ambas correlaciones son muy similares en magnitud, lo que probablemente indica que estas tres características forman un conjunto altamente integrado, y que estadísticamente representan un mismo carácter genético, es decir

que varían de manera semejante. En virtud de que sus heredabilidades son significativas, este conjunto de caracteres podría responder de manera similar a la selección direccional (Falconer 1981). Un aspecto que hay que resaltar, es que la variación de los caracteres (Tablas 6.3, 6.4), en conjunción con los valores de correlación genética entre ellos, podría indicar la presencia de amplia plasticidad fenotípica en esta especie (notese que la varianza ambiental, *i.e.* varianza dentro de las familias, es importante para cada carácter; Tabla 6.4). Además, las correlaciones fenotípicas son menores que las genéticas (*cf.* Tabla 6.6), lo que indica desviaciones individuales en la expresión de los caracteres que están genéticamente controlados.

La arquitectura relativamente simple de esta planta, como lo indica la estrecha relación entre los caracteres que la conforman (estatura, ramificaciones, estructuras reproductivas), pudiera ser el resultado de una restricción filogenética. Sin embargo la variabilidad dentro de estos caracteres, que deberían comportarse como uno mismo, destaca la presencia de la plasticidad fenotípica.

DISCUSION

En este estudio se ha estimado la variabilidad genética en poblaciones de *D. stramonium* en el Centro de México, tanto desde el punto de vista de la genética de poblaciones, como desde el punto de vista de la genética cuantitativa.

Los resultados de ambos análisis son contrastantes, ya que mientras el análisis aloenzimático muestra una homogeneidad genética total, los caracteres cuantitativos muestran variabilidad significativa entre poblaciones. En el caso del análisis

enzimático, todos los loci analizados (Tabla 6.2), fueron monomórficos. De esta manera, el número de genotipos multilocus encontrado fue de uno.

Se ha propuesto que especies colonizadoras, tales como las malezas, muestran una gran plasticidad fenotípica (Barrett y Shore 1989), asociada a poca variabilidad genética dentro de la población, pero gran variación entre poblaciones (Allard *et al* 1968). En este tipo de especies es común que ocurran eventos de fundación de poblaciones por un número reducido de individuos en hábitats nuevos o efímeros (Baker 1955, Slatkin 1987, Barrett y Shore 1989, Warwick 1990). Los individuos fundadores son una muestra poco representativa de la diversidad genética de la población originaria (principio del fundador, ver Slatkin 1987). Esta diversidad puede ser reducida aun más por la estructuración de la población, o por el sistema de cruce de la especie (Hedrick 1983). Existe evidencia de especies colonizadoras que poseen acervos génicos empobrecidos (Barrett y Shore 1989, Warwick 1990). De hecho, en un análisis de 12 aloenzimas en 9 poblaciones de *D. stramonium* en Canadá (Warwick 1990), no se detectaron polimorfismos enzimáticos en ninguna población. De esta forma, los resultados del análisis genético obtenidos aquí concuerdan con los obtenidos por Warwick (1990). Las especies con una distribución geográfica amplia poseen, en general, mayor variabilidad genética que las especies con distribuciones restringidas (Karron 1987). Sin embargo, aunque la especie estudiada es de distribución cosmopolita, localmente se distribuye discontinuamente en parches. Quizás más que simplemente la distribución amplia, lo que influye

en la cantidad de variabilidad de los acervos, sea la continuidad de la distribución, es decir el tamaño efectivo de la población o el tamaño del vecindario (Wright 1977, en Hedrick 1983).

En el caso de D. stramonium, desconocemos si existe flujo genético entre poblaciones ó entre subpoblaciones, sin embargo usando los datos demográficos obtenidos para dos subpoblaciones (parches), se ha intentado estimar la proporción que constituye de la población total (N) el tamaño efectivo de la población (N_e), que dá una aproximación de la proporción (N_e/N) de la población que contribuye al acervo genético de la población (Heywood 1986). Esta proporción puede estimarse en las poblaciones de plantas midiendo el promedio y la varianza en fecundidad de los individuos; a medida que existe una jerarquización marcada en la contribución en fecundidad, se esperaría que el tamaño efectivo de la población disminuyera. La Figura 6.4 muestra las curvas de N/N_e como función de la relación entre la varianza y el cuadrado de la media (σ^2/μ^2) de las fecundidades individuales y diferentes coeficientes de endogamia (F). Puede observarse cómo la proporción decrece rápidamente conforme aumenta la endogamia; sin embargo, aun si no hubiese endogamia en la población del toloache en el Pedregal de San Angel, existe una amplia desproporción en la contribución al acervo genético entre los individuos, y por lo tanto el tamaño efectivo de la población decrece. Estos resultados pueden apoyar la idea de que en estas poblaciones pequeñas los procesos azarosos (deriva genética) toman parte importante en determinar la cantidad de variación genética y, de manera ulterior, la evolución de las poblaciones. Sin embargo, debe tenerse claro que la desproporción en contribución genética entre

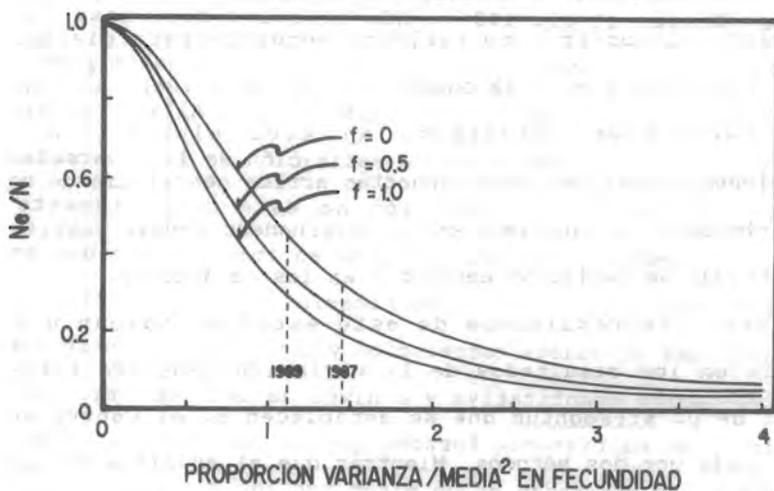


Figura 6.4. Decrecimiento en la proporción tamaño efectivo de la población (N_e) entre el tamaño de la población (N) producido por el muestreo al azar de gametos (por variación en la fecundidad entre individuos adultos; estimada por σ^2/μ^2). Las diferentes curvas fueron generadas usando la ecuación $N_e/N = 1/\{(1+F)(\sigma^2/\mu^2)+1\}$ de Heywood (1986), donde F es el coeficiente de endogamia, y μ y σ^2 son la media y la variancia en fecundidad en la población. Las líneas punteadas indican los valores observados en la población de *Datura stramonium* en el pedregal de San Angel en 1987 ($N=82$), y en 1989 ($N=145$).

los individuos puede deberse a selección natural; por lo tanto, para que la hipótesis anterior operase, se requeriría que la contribución de los individuos fuera al azar, y no por razón de alguna ventaja selectiva. Finalmente, es posible que ambos procesos operen simultáneamente, como lo sugiere Wright (1981, 1982, 1988).

Con respecto a la variación en caracteres continuos, se ha encontrado que ésta es grande cuando se analizan diferentes poblaciones (Weaver *et al.* 1985). Aún especies que, como las colonizadoras, producen descendencia por autopolinización pueden presentar variación cuantitativa significativa (ver Allard *et al.* 1968, Wright 1977). Es probable que la estimación de la diversidad genética de una especie o población no esté completamente reflejada por el análisis de polimorfismos enzimáticos, ya que se sabe que este análisis tiende a subestimarla (Lewontin 1974). De hecho, desconocemos si existe correlación y concordancia entre los niveles de variación cuantitativa y a nivel de loci enzimáticos, es decir, si es necesariamente forzoso que la variación en ambos tipos de caracteres respondan en un mismo sentido a alguna fuerza evolutiva, o si la variación en algunos pudiera ser neutra bajo ciertas circunstancias (Nei 1983). Evidencia indirecta sugiere que *D. stramonium* no es genéticamente uniforme para loci mendelianos. La presencia en algunas poblaciones (II, III, IV) de los tres genotipos (dos fenotipos) para el color de la flor y el tallo, sugiere que otros loci podrían ser también polimórficos. Sin embargo, las electroforesis de individuos heterocigos para el color del tallo y la flor (ver Cap. II) derivados de cruas controladas en el invernadero, no revelaron fenotipos heterocigos

para loci enzimáticos. Esto mismo fué analizado por A. Motten (com. pers.) y tampoco encontró variación electroforética. Este polimorfismo morfológico está presente en las poblaciones de Norteamérica, donde algunas ellas poseen sólo la "variedad" stramonium (homócigo recesivo para el color del tallo y corola; ver Weaver et al. 1985), lo cual podría ser indicativo de un evento de fundación de la población "Michigan" (en Weaver et al. 1985), por uno o unos cuantos individuos de la variedad stramonium, y que ha permanecido monomórfica debido al bajo flujo genético entre poblaciones.

En este estudio, la evidencia cuantitativa indica que existen cantidades significativas de variación genética para cuatro caracteres de historia de vida. Además, las estimaciones de la h^2 para cada carácter indican que existe varianza genética en ellos (Tabla 6.5). Este resultado coincide con las expectativas citadas arriba para las especies colonizadoras (Barrett y Shore 1989, Warwick 1990), y con los resultados de otro estudio realizado con esta misma especie en Canadá, donde se encontró diferenciación entre poblaciones así como diferencias entre familias, para varios caracteres (Weaver et al. 1985). Ya que las diferencias entre las poblaciones con respecto a los caracteres no tiene relación con la variabilidad en clinas, dadas las condiciones tan contrastantes de los hábitats, es muy probable que se trate, más bien, de variación ecotípica (ver Grant 1975).

Aunque en este estudio no es posible separar la varianza aditiva de la varianza genética, las estimaciones de las heredabilidades son sumamente conservadoras, de manera que es

probable que exista una fracción de varianza aditiva para los caracteres. La varianza aditiva es de importancia fundamental para la acción de la selección natural, ya que actúa sobre ella y sobre la covarianza genética aditiva entre los caracteres. Si se considera a las estimaciones de h^2 como representativas de la varianza aditiva, entonces deben anotarse las diferencias en magnitud entre los caracteres. El carácter con la heredabilidad más baja fué el número de frutos. En razón de que este carácter se considera íntimamente asociado a la adecuación total individual, podría considerarse como concordante con las expectativas (Fisher 1958, Lewontin 1974, Falconer 1981). Sin embargo, el hecho de tener una h^2 mayor de cero debiera también plantear la cuestión de por qué existe todavía varianza genética para caracteres relacionados con la adecuación. Algunos estudios sugieren que la varianza aditiva puede mantenerse debido a que la selección natural no opera en la misma dirección, ni con la misma intensidad a lo largo del tiempo; también espacialmente su dirección y magnitud pueden variar (ver Cap. I). De manera relevante, se ha señalado que los límites a la selección pueden ser de índole ontogénico, por ejemplo si existen correlaciones negativas entre los caracteres que determinan la adecuación, y no sólo de naturaleza ambiental externa a los individuos (Antonovics 1976, Falconer 1981). Las heredabilidades de los tres caracteres restantes son todas mayores de 0.2, la cual es una cantidad moderada de varianza genética. Sin embargo, quizás lo más interesante de resaltar sea las asociaciones genéticas entre ellos. Las correlaciones genéticas indican que la estatura final, el número de ramificaciones y el número de frutos, es un conjunto

integrado de caracteres y que probablemente esté controlado por genes comunes. En este sentido, todos ellos pudieran considerarse como componentes de la adecuación, en virtud de que la relativamente simple arquitectura de la planta, se conforma de ellos. Se había mencionado (Cap. II) que a cierta estatura se produce la primera yema floral, y al mismo tiempo la primera ramificación. Si la polinización ocurre, se desarrollará un fruto en dicha ramificación. Así, no es de extrañar que las correlaciones fenotípicas y genéticas sean positivas entre estos caracteres.

También debe señalarse que el tiempo a la germinación, puede afectar la adecuación total del individuo (ver Kalisz 1986). En D. stramonium el tiempo a la germinación está correlacionado de manera negativa con los tres caracteres mencionados, indicando que es muy importante para las plantas germinar rápido durante la estación de lluvias. Sin embargo, las correlaciones genéticas, aunque del mismo signo, no son significativas. De manera que si la selección opera direccionalmente para germinar tardíamente y maximiza la sobrevivencia, no necesariamente maximizará la fecundidad, porque quizás el tiempo para la reproducción sea más corto (Venable 1984). Este fenómeno podría también mantener la varianza genética, debido a la eventos de selección antagónicos para diferentes fases del ciclo de vida. No obstante lo anterior, debe decirse que los estudios de la variabilidad genética cuantitativa bajo condiciones controladas, como en invernadero, han sido criticados porque la varianza del ambiente es reducida, y lo que es importante es medir la variación genética

en condiciones naturales donde ésta es relevante (Primack y Antonovics 1981, Barton y Turelli 1989). Respecto de esta crítica, puede decirse que la estimación de los componentes de la varianza genética y ambiental es sumamente complicada en condiciones controladas, y mucho más en condiciones naturales, donde el número de factores que pueden afectar la expresión fenotípica de los individuos con un genotipo similar (norma de reacción) es inmenso. Si la variación ambiental en condiciones naturales es muy grande, es irrelevante el poseer o no varianza genética para ciertos caracteres, asociados o no a la adecuación. Si éste fuera el caso para los caracteres estudiados en esta planta, las interpretaciones y explicaciones expuestas arriba sencillamente no operan. No obstante, el análisis en el invernadero revela también una gran cantidad de variación ambiental en los caracteres.

En resumen, los resultados de este estudio indican una discordancia en los resultados de la variación genética entre poblaciones de *D. stramonium* que se establecen en el Centro de México, estimada por dos métodos. Mientras que el análisis de los polimorfismos enzimáticos usando electroforesis en geles de almidón indican una homogeneidad génica y genotípica a lo largo de la distribución de poblaciones analizada, el análisis de la genética cuantitativa indica que existen diferencias significativas entre las poblaciones, así como varianza genética para los caracteres de historia de vida analizados. Lewontin (1984) ha señalado que las comparaciones de la diferenciación poblacional usando ambos métodos son de poco valor, ya que los análisis para detectar la diferenciación tienen supuestos distintos, y generalmente es más difícil detectar diferenciación

usando los polimorfismos enzimáticos, que los caracteres cuantitativos, por lo que la comparación puede ser de poco valor (pero ver Rogers 1986, Felseintein 1986, Lewontin 1986). Con relación a esto, en este estudio hemos hecho la discusión de los resultados basándonos principalmente en el análisis de los caracteres de historia de vida, los cuales, a diferencia del análisis electroforético, creemos tienen una implicación directa con la adecuación de los individuos. Sin embargo, este aspecto debe ser considerado en estudios posteriores.

La variación interpoblacional en las poblaciones de plantas es casi la regla (Bradshaw 1984, Weaver *et al.* 1985, Venable y Búrquez 1989), y en el caso de las especies colonizadoras existen además otras razones para que esto ocurra, como el sistema de cruce (Baker 1955, Allard *et al.* 1968), los tamaños poblacionales (Baker 1965, 1974, Barrett y Shore 1989), y la ausencia de flujo genético (Ehrlich y Raven 1969, Slatkin 1987). La adaptación de las especies como un todo puede ocurrir si un conjunto de fuerzas opera sobre la variabilidad genética en las poblaciones; este proceso ocurre tanto por la acción de procesos estocásticos, como la deriva genética, o deterministas como la selección natural (Slatkin 1987, Wright 1988). Los estudios poblacionales contribuyen en gran medida a conocer un poco más la importancia de cada uno en el organismo en cuestión.

"Nothing in biology makes sense
except in the light of evolution."

Th. Dobzhansky (1973)

CAPITULO VII

DISCUSION GENERAL

CONTENIDO	Página
Discusión general.....	191

Los resultados de esta investigación indican que la especie estudiada es una planta cuya variabilidad genética poblacional es reducida. Varios de los aspectos analizados apuntan en esta dirección.

Se determinó que los herbívoros de la planta si ejercen una presión selectiva, pero apreciable sólo a nivel fenotípico. No se encontró un efecto de los herbívoros sobre la varianza genética para la resistencia. De hecho, el análisis de genética cuantitativa indica que la heredabilidad del carácter es baja (0.07) y estadísticamente indistinguible de cero. Entre las hipótesis planteadas para explicar este hecho, se sugiere que probablemente i) de existir variabilidad genética en la población para la resistencia a los herbívoros, ésta se expresaría para otros herbívoros, quizás los especialistas, y no el generalista que causó el daño durante el estudio. Sin embargo, la mayoría de los caracteres analizados tampoco mostraron heredabilidades significativas, a excepción de la masa de las semillas. ii) Es factible que la variabilidad genética para la resistencia sea muy pequeña iia) debido al efecto de la selección direccional que ha maximizado la resistencia y agotado la varianza genética en el transcurso del tiempo, o iib) que la variabilidad se ha perdido debido a un proceso aleatorio como la deriva génica. La inestabilidad demográfica de las poblaciones de esta especie, en las que frecuentemente ocurren eventos de fundación y extinción de poblaciones en el tiempo ecológico empobrecerían el acervo génico a nivel de la mayoría de los loci. En dichas poblaciones pequeñas, el efecto de la endogamia contribuiría a la disminución de heterocigosis en muchos loci.

En el análisis de la evolución de la resistencia de las plantas a los herbívoros deben ser considerados entre otros aspectos, el tipo particular de especies que se analizan, si son plantas colonizadoras o no, si son longevas o efímeras, el número y tipo de herbívoros con los que interactúa, si son monófagos, o polífagos, y el tipo de defensas de las plantas (químicas, o físicas), si son constitutivas o inducibles, y las respuestas de los herbívoros a ellas.

La detección de variabilidad genética en un carácter, la masa de la semilla, plantea interrogantes acerca del significado de esta variación desde el punto de vista ecológico. En varios estudios genéticos se han encontrado resultados similares: muchos caracteres no contienen variabilidad genética, mientras que otros sí. Una posible explicación es que esta variabilidad es irrelevante desde el punto de vista selectivo, a diferencia de otra. Por otro lado, la varianza genética para la masa de la semilla podría ser mantenida por selección (estabilizadora), si se correlacionara con el tiempo de germinación (Kalisz 1986, 1989) y/o la latencia. Así, si esta especie confronta ambientes heterogéneos, distintos genotipos se expresarían en diferentes tiempos (ver Venable 1984, Venable *et al.* 1987, Venable y Búrquez 1989). Es decir, dado que los ambientes pueden variar en muchas características físicas y bióticas, podría ser de cierta ventaja ecológica el mantener varianza en caracteres clave para la colonización (Bazzaz y Sultan 1987, Sultan 1987). El análisis interpoblacional mostró que el tiempo de germinación tiene varianza genética, pero no se conoce su relación con la masa de la semilla.

El análisis de genética cuantitativa aplicado a varios caracteres ofrece, por sí mismo cierta complejidad, pues es dependiente de muchos supuestos (revisados por Mitchell-Olds y Rutledge 1986) que, ante la imposibilidad de cumplirlos, pueden producir sesgos en la estimación de los parámetros genéticos. Por ejemplo, una suposición básica del modelo aditivo de la genética cuantitativa es que se analiza una población grande y con apareamiento al azar. Las desviaciones de la panmixia producidas por la endogamia y/o los tamaños poblacionales pequeños, como ocurre en la especie estudiada, puede producir que las heredabilidades sean sobreestimadas. Aún cuando se puede aproximar el sesgo conociendo el coeficiente de endogamia (F) de la población, en nuestro caso ésto no fue posible. Por tanto la discusión concerniente a la variabilidad de la masa de las semillas debe hacerse con precaución.

D. stramonium es una planta que posee un sistema de cruzamiento mixto, pero la gran mayoría de los individuos son producidos por autopolinización. Es, por lo tanto, esperable que los coeficientes de endogamia (F) sean positivos en las poblaciones de esta especie. Desde este punto de vista, ya que el entrecruzamiento es azaroso, el sistema de cruza mixto es facultativo. Aún cuando la cantidad (y calidad) de la descendencia por autogamia y alogamia varía en función de la depresión por endogamia en las poblaciones naturales, los individuos endógamos no son seleccionados intensamente, ya que la proporción de individuos que se exocruzan es pequeña. Así, aunque existe el potencial selectivo para evolucionar hacia el entrecruzamiento, esta especie explota las ventajas de la autocompatibilidad para

reducir los costos de la depresión por endogamia, posiblemente a través de la depuración de los genes nocivos. Sería necesario el estudio más detallado del sistema de cruce en distintas poblaciones de *D. stramonium*, para conocer si existe una diferenciación entre ellas en este carácter. La evolución del sistema de cruzamiento es un aspecto interesante y poco analizado en la diferenciación interpoblacional.

Baker (1965) sugirió que existen "genotipos para propósitos generales" en las especies colonizadoras, y que estas características genotípicas les "permiten" confrontar ambientes muy diversos. Quizás la extensión geográfica de un genotipo de propósitos generales, bien adaptado, pudiera ser la razón de la baja diversidad genética encontrada en las poblaciones de *D. stramonium*. Las características "ideales" para las especies colonizadoras comprenderían, entre otras, pocos requerimientos para germinar, producción continua de semillas, autogamia, gran longevidad de las semillas en el suelo, capacidad de dispersión, gran plasticidad fenotípica (ver Bazzaz 1986), muchas de las cuales se encuentran en la especie estudiada. En virtud del amplio margen de hábitats que ocupan (en el presente estudio, detectamos poblaciones de *D. stramonium* que van de sitios templado-fríos, hasta sumamente áridos), y de que en ocasiones las poblaciones se componen de pocos individuos, se esperaría poca variabilidad genética para muchos caracteres intrapoblacionalmente y mayor interpoblacionalmente. Es posible que en estas especies la selección natural favorezca a los genotipos más plásticos fenotípicamente (i.e. capacidad del genotipo para alterar su fisiología/morfología en respuesta a cambios en las condiciones

ambientales; Schlitchting 1986), al mismo tiempo que podría reducir la tasa de pérdida de la variación genética amortiguando la eliminación de los genotipos, o evitaría el acoplamiento genotípico fino al ambiente, o la especialización por selección natural ("fine-tuning"; Sultan 1987). El análisis futuro de estas proposiciones podría aportar las respuestas.

El análisis de la variación genética en cuatro caracteres que resumen la morfología/historia de vida de D. stramonium en seis poblaciones, reveló diferencias entre ellas. Dicha variación no puede adscribirse a variación en clinas, pero quizás sí a variación ecotípica; sin embargo, esta posibilidad merece discutirse ya que no existe certeza si las diferencias entre las poblaciones son adaptativas o al azar. Por otra parte, el nivel de diferenciación entre ellas no es muy grande.

Las predicciones de la teoría del equilibrio cambiante de Wright (1988), indican que la adaptación de las poblaciones puede alcanzarse de distintas formas, dependiendo de la combinación de fuerzas evolutivas que intervengan. En la medida en que las interacciones génicas (epistasia) sean la regla y la mayoría de los genes sean pleiotrópicos (Wright 1981), es posible que existan muchos picos adaptativos, que varían en altitud, en el paisaje genético/fenotípico; distintas poblaciones podrían encontrarse en diferentes niveles de adaptación. El efecto de la selección según se deriva del teorema fundamental de la selección natural de Fisher (1958), produciría un máximo de adecuación (un pico adaptativo) actuando sobre combinaciones de muchos loci bajo la suposición de panmixia y efectos aditivos de los loci. Bajo esta

teoría, la selección llevaría a la población a un máximo de adaptación. No obstante, Wright (1981) distingue entre lo que es la selección génica, aquella que favorece loci con efectos mayores, y selección organísmica, aquella que favorece combinaciones génicas.

Bajo la proposición de las superficies selectivas, los resultados de la adaptación poblacional pueden ser diversos, dependiendo de las fuerzas que intervengan. En el caso que la especie se conforme de poblaciones pequeñas, numerosas y aisladas, el proceso de diferenciación sería en gran parte debido al azar. Eventualmente, una o algunas de las poblaciones puede adquirir una combinación genética superior al resto de las poblaciones, y enviar migrantes a otras poblaciones locales, extendiendo así su combinación génica y ejerciendo control sobre un pico adaptativo (Wright 1988). En las poblaciones pequeñas y con poco flujo genético, la ubicación de la población respecto al pico adaptativo puede ser errática, y difícilmente mantenerse en él.

¿En qué medida D. stramonium se encuentra en alguna de las rutas producidas por los modelos de Wright? Esta pregunta no es posible contestarla. Sin embargo, el modelo sirve de marco conceptual a la inferencia evolutiva, a partir de las estimaciones de la acción de las fuerzas en poblaciones contemporáneas. Por ejemplo, en el Cap. VI se intentó estimar el flujo génico mediante el uso de las frecuencias génicas para loci enzimáticos (método indirecto; Slatkin 1987), pero la ausencia de polimorfismos en estos loci lo impidió. Por otro lado, la deriva génica a través de la reducción del tamaño efectivo de la población (N_e) podría tener un efecto en la estructura genética de las poblaciones, si éstas

se mantienen el tiempo suficiente en un hábitat para alcanzar la fijación en muchos loci (aproximadamente el inverso del tamaño efectivo; Slatkin 1987). Al mismo tiempo, el sistema de cruzamiento, no al azar, puede incrementar la F (de fijación) de endogamia y reducir consecuentemente la diversidad genética (incremento de homocigosis). Nuestros estimados de la proporción de N_e/N indican que el tamaño poblacional (N) podría reducirse a menos del 30% (tamaño efectivo; ver Heywood 1986). Sin embargo, este valor debe tomarse con cautela ya que su obtención está basada en un supuesto de poca certidumbre. En particular, si la contribución al acervo génico no es al azar, el resultado se invalida, y el cambio en la genética de la población podría ser producto de la selección natural.

La selección natural puede ser un mecanismo preponderante en la conformación de las características genéticas y fenotípicas de las especies. Puede afectar diferentes fases del ciclo de vida y, por consiguiente, varios componentes de la adecuación (cf. Falconer 1981). La homogeneidad genética de las poblaciones de D. stramonium podría coincidir con las expectativas de un flujo genético dado básicamente por la colonización y extinción de poblaciones locales.

Finalmente, ya que los estudios modernos de biología evolutiva han demostrado la gran utilidad de incluir los efectos históricos en el estudio neontológico (cf. Antonovics 1987), es necesario puntualizar la importancia de aquéllos en conjunto con los ecológicos, para entender los mecanismos que operan o han operado en la evolución del "toloache".

LITERATURA CITADA

- Aide, T.M. 1986. The influence of wind and animal pollination on variation in outcrossing rates. *Evolution* 40: 434-435.
- Alatalo, R.V. y Lundberg, A. 1986. Heritability and selection on tarsus length in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Evolution* 40: 574-583.
- Alatalo, R.V., Gustafsson, L. y Lundberg, A. 1990. Phenotypic selection on heritable size traits: environmental variance and genetic response. *American Naturalist* 135: 464-471.
- Allard, R.W., Jain, S.K. y Workman, P.L. 1968. The genetics of inbreeding populations. *Advances in Genetics* 14: 55-131.
- Allard, R.W., Babbel, G.R., Clegg, M.T. y Kahler, A.L. 1972. Evidence for coadaptation in *Avena barbata*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 69: 3043-3048.
- Alvarez, J., Carabias, J., Meave, J., Moreno, P., Nava, D., Rodríguez, F., Tovar, C. y Valiente, A. 1982. Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Angel. Cuadernos de Ecología No. 1, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Anderson, S.S., McCrea, D., Abrahamson, W.G., y Hartzel, L.M. 1989. Host genotype choice by the ball gallmaker *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae). *Ecology* 70: 1048-1054.
- Antonovics, J. 1976. The nature of limits to natural selection. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 224-247.
- Antonovics, J. 1987. The evolutionary dys-synthesis: which bottles for which wine? *American Naturalist* 129: 321-331.
- Arnold, S.J. 1981. Behavioral variation in natural populations. I. phenotypic, genetic, and environmental correlations between chemoreceptive responses to prey in the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Evolution* 35: 489-509.
- Arnold, S.J. y Wade, M.J. 1984a. On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution* 38: 709-719.
- Arnold, S.J. y Wade, M.J. 1984b. On the measurement of natural and sexual selection: applications. *Evolution* 38: 720-734.
- Arvesen, J. N. y Schmitz, T.H. 1970. Robust procedures for variance component problems using the jackknife. *Biometrics* 26: 677-686.
- Atastt, P.R. y O'Dowd, D. 1976. Plant defense guilds. *Science* 193: 24-29.
- Avery, A.G., Satina, S. y Rietsema, J. (eds.). 1959. The genus *Datura*. Ronald Press Company, New York.
- Ayres, M.P. y Thomas, D.L. 1990. Alternative formulations of the mixed-model ANOVA applied to quantitative genetics. *Evolution* 44: 221-226.
- 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. In: Baker, H.G. y Stebbins, G.L. (eds.). *The genetics of Colonizing Species*. Academic Press, N.Y. pp. 147-172.
- Baker, H.G. 1967. Support for Baker's law--as a rule. *Evolution* 21: 853-856.
- Baker, H.G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 1-24.
- Baker, H.G. 1983. An outline of the history of anthecology, or

- pollination biology. In: Real, L. (ed.). **Pollination Biology**. Academic Press, N.Y. pp. 7-28.
- Barrett, S.C.H. y Shore, J.S. 1989. Isozyme variation in colonizing plants. In: Soltis, D.E. y Soltis, P.S. (eds.). **Isozymes in Plant Biology**. Dioscorides Press, Portland, Oregon. pp. 106-126.
- Barton, N.H. y Turelli, M. 1989. Evolutionary quantitative genetics: how little do we know? **Annual Review of Genetics** 23: 337-370.
- Bazzaz, F.A. 1986. Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. In: Mooney, H.A. y Drake, J. (eds.). **Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii**. Springer-Verlag, New York. pp. 98-110.
- Bazzaz, F.A. y Sultan, S.E. 1987. Ecological variation and the maintenance of plant diversity. In: Urbanska, K.M. (ed.). **Differentiation Patterns in Higher Plants**. Academic Press, London. pp. 69-93.
- Bazzaz, F.A., Chiariello, N.R., Coley, P.D. y Pitelka, L.F. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. **BioScience** 37: 58-67.
- Becerra, J.X.I. y Venable, D.L. 1989. Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms? **Oikos** 55: 270-280.
- Beck, S.D. 1965. Resistance of plants to insects. **Ann. Rev. Entomol.** 10: 207-232.
- Berenbaum, M.R., Zangerl, A.R. y Nitao, J.K. 1986. Constraints on chemical coevolution: wild parsnip and the parsnip webworm. **Evolution** 40: 1215-1228.
- Bhagat, N.R. y Mital, S.P. 1984. Genetics of four morphological traits in Datura stramonium L. **Indian Journal of Genetics** 44(3): 528-532.
- Billington, H.L., Mortimer, A.M. y McNelly, T. 1988. Divergence and genetic structure in adjacent grass populations. I. quantitative genetics. **Evolution** 42: 1267-1277.
- Blakeslee, A.F. 1921. Types of mutation and their possible significance in evolution. **American Naturalist** 45: 254-267.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Adv. Genet.** 13: 115-155.
- Bradshaw, A.D. 1972. Some evolutionary consequences of being a plant. **Evol. Biol.** 5: 25-47.
- Bradshaw, A.D. 1984. The importance of evolutionary ideas in ecology--and vice versa. In: Shorrocks, B. (ed.). **Evolutionary Ecology**. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 1-25.
- Campbell, D.R. 1989. Measurements of selection in a hermaphroditic plant: variation in male and female pollination success. **Evolution** 43: 318-334.
- Cates, R.C. 1981. Host plant predictability and the feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores. **Oecologia** 48: 319-326.
- Charlesworth, D. y Charlesworth, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. **Annual Review of Ecology and Systematics** 18: 237-268.
- Chew, F.S. y Rodman, J.E. 1979. Plant resources for chemical defense. In: Rosenthal, G.A. y Janzen, D.H. (eds.).

- Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites.** Academic Press, New York. pp. 271-307.
- Clay, K. 1982. Environmental and genetic determinants of cleistogamy in a natural population of the grass *Danthonia spicata*. *Evolution* 36: 734-741.
- Clay, K. 1983. The differential establishment of seedlings from chasmogamous and cleistogamous flowers in natural populations of the grass *Danthonia spicata* (L.) Beauv. *Oecologia* 57: 183-188.
- Clay, K. y Antonovics, J. 1985. Demographic genetics of the grass *Danthonia spicata*: success of progeny from chasmogamous and cleistogamous flowers. *Evolution* 39: 205-210.
- Clegg, M.T. y Allard, R.W. 1972. Microgeographic variation in allozyme frequencies in *Avena barbata*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 69: 2100-2104.
- Cochran, W.G. y Cox, G.M. 1957. **Experimental Designs**. 2da. ed. John Wiley & Sons, Inc., N.Y.
- Cockerham, C.C. 1963. Estimation of genetics variances. In: Hanson, W.D. y Robinson, H.F. (eds.). **Statistical genetics and Plant breeding**. Natl. Acad. Sci. and Natl. Res. Council. Research Publ. 982. Washington, D.C. pp. 53-94.
- Coley, P.D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature* 284: 545-546.
- Coley, P.D. 1983. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology* 64: 426-433.
- Coley, P.D. 1986. Costs and benefits of defenses by tannins in a neotropical tree. *Oecologia* 70: 238-241.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. y Chapin III, P.S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Comstock, R.E. y Robinson, H.F. 1948. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4: 254-266.
- Conkle, M.T., Hodskiss, P.D., Nunnally, L.B. y Hunter, S.C. 1982. Starch gel electrophoresis of conifer seeds: a laboratory manual. *Gen. Tech. Rep. PSW-64*, Berkeley, CA.
- Conklin, M.E. y Smith, H.H. 1971. Peroxidase isozymes: a measure of molecular variation in ten herbaceous species of *Datura*. *American Journal of Botany* 58(7): 688-696.
- Crawley, M.J. 1983. **Herbivory: The Dynamics of Animal-Plant Interactions**. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Crawley, M.J. 1986. Life history and environment. In: Crawley, M.J. (ed.). **Plant Ecology**. Blackwell Sci. Publ., Oxford. pp. 253-290.
- Crow, J.F. y Nagylaki, T. 1976. The rate of change of a character correlated with fitness. *American Naturalist* 110: 207-213.
- Dale, M.F.B., Phillips, M.S., Ayres, R.M., Hancock, M. Holliday, M., MacKay, G.R. y Tones, S.J. 1988. The assessment of tolerance of partially resistant potato clones to damage by the potato cyst nematode *Globodera pallida* at different sites and different years. *Ann. Appl. Biology* 113: 79-88.
- Darwin, C.R. y Wallace, A.R. 1858. On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by means of selection. *Journal of the Linnean*

- Society III: 45-62.
- Darwin, C.R. 1859. **The Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life.** John Murray, London.
- Day, R.W. y Quinn, G.P. 1989. Comparisons of treatments after analysis of variance in ecology. **Ecological Monographs** 59: 433-463.
- De la Cruz, M. 1964. **Libelus de Medicinalibus Indorum Herbis.** Traducción al latín por Juan Badiano (Códice Badiano). Ed. Facs. 1964, por Inst. Mex. Seg. Soc., México.
- Dickerson, G.E. 1960. Techniques for research in quantitative animal genetics. In: **Techniques and Procedures in Animal Production Research.** American Society of Animal Science. pp. 56-105.
- Dirzo, R. 1983. Sobre el significado del "co" en coevolución. **Bol. Soc. Bot. México** 44: 91-94.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. In: Dirzo, R. y Sarukhán, J. (eds.). **Perspectives on Plant Population Ecology.** Sinauer, Sunderland, Mass. pp. 141-165.
- Dirzo, R. 1985. Metabolitos secundarios en las plantas ¿atributos panglossianos o de valor adaptativo? **Ciencia** 36: 137-145.
- Dirzo, R. y Harper, J.L. 1982a. Experimental studies on slug-plant interactions. III. differences in the acceptability of individual plants of Trifolium repens to slugs and snails. **Journal of Ecology** 70: 101-118.
- Dirzo, R. y Harper, J.L. 1982b. Experimental studies on slug-plant interactions. VI. the performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of Trifolium repens in the field. **Journal of Ecology** 70: 119-138.
- Dobzhansky, Th. 1970. **Genetics of the Evolutionary Process.** Columbia University Press, N.Y. --ed. en español por Ed. Extemporaneos, México (1975).
- Dollinger, P.M., Ehrlich, P.R., Fitch, W.L. y Breedlove, D.E. 1973. Alkaloid and predation patterns in Colorado lupine populations. **Oecologia** 13: 191-204.
- Domínguez, C. 1990. Consecuencias ecológicas y evolutivas del patrón de floración sincrónico y masivo de Erythroxylum havanense Jacq. (Erythroxylaceae). Tesis Doctoral (Ecología), Centro de Ecología-UACPyP, UNAM, México.
- Dudash, M.R. 1990. Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in a self-compatible, protandrous species, Sabatia angularis L. (Gentianaceae): a comparison in three environments. **Evolution** 44: 1129-1139.
- Ehrlich, P.R. y Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. **Evolution** 18: 586-608.
- Ehrlich, P.R. y Raven, P.H. 1969. Differentiation of populations. **Science** 165: 1228-1232.
- Elden, T.C., Elgin, J.H. y Soper, J.F. 1986. Inheritance of pubescence in selected clones from two alfalfa populations and relationship to potato leafhopper resistance. **Crop Science** 26: 1143-1146.
- Endler, J.A. 1986. **Natural Selection in the Wild.** Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Ennos, R.A. 1981. Quantitative studies of the mating system in two species of Ipomoea (Convolvulaceae). **Genetica** 57: 93-98.

- Essig, E.O. 1958. **Insects and Mites of Western North America.** Macmillan Company, N.Y.
- Evans, W.C. 1979. Tropane alkaloids of the Solanaceae. In Hawkes, J.G., Lester, R.N. y Skelding, A.D. (eds.). **The Biology and Taxonomy of the Solanaceae.** Academic Press, London. pp. 241-254.
- Ezcurra, E., Equihua, M. y Lopez-Portillo, J. 1987. The desert vegetation of El Pinacate, Sonora, Mexico. **Vegetatio** 71: 49-60.
- Falconer, D.S. 1981. **Introduction to Quantitative Genetics.** 2a. ed., Longman, London.
- Feeny, P.P. 1976. Plant apparency and chemical defense. **Recent Adv. Phytochem.** 10: 1-40.
- Felsenstein, J. 1986. Population differences in quantitative characters and gene frequencies: a comment on papers by Lewontin and Rogers. **American Naturalist** 127: 731-732.
- Fisher, R.A. 1918. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. **Trans. Roy Soc. Edinburg** 52: 399-433.
- Fisher, R.A. 1958. **The Genetical Theory of Natural Selection.** 2a. ed., Dover, New York.
- Fowler, N. 1990. The 10 most common statistical errors. **Bull. Ecol. Soc. Ame.** 71: 161-164.
- Fraenkel, G. S. 1959. The Raison d'Etre of secondary plant substances. **Science** 129: 1466-1470.
- Futuyma, D.J. 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. In: Futuyma D.J. y Slatkin, M. (eds.). **Coevolution.** Sinauer, Sunderland, Mass. pp. 207-231.
- Futuyma, D.J. 1986. **Evolutionary Biology.** 2da Sinauer, Sunderland, Mass.
- García, E. 1973. **Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koppen.** 4a. ed., Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Garland, T. Jr. 1988. Genetic basis of activity metabolism. I. inheritance of speed, stamina, and antipredator displays in the garter snake *Thamnophis sirtalis*. **Evolution** 42: 335-350.
- Giles, B.E. 1984. A comparison between quantitative and biochemical variation in the wild barley *Hordeum murinum*. **Evolution** 38: 34-41.
- Goodman, R.M., Hauptli, H., Crossway, A. y Knauf, V.C. 1987. Gene transfer in crop improvement. **Science** 236: 48-54.
- González Astorga, J.A. 1991 (en preparación). **Selección natural en el tiempo de germinación en una población natural de *Tagetes micrantha* Cav. (Asteraceae) en el Pedregal de San Angel.** Tesis Profesional (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Grafen, A. 1988. On the uses of data on lifetime reproductive success. In: Clutton-Brock, T.H. (ed.). **Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems.** The University of Chicago Press. pp. 454-471.
- Grant, B.R. 1985. Selection on bill characters in a population of Darwin's finches: *Geospiza conirostris* on isla Genovesa, Galápagos. **Evolution** 39: 523-532.
- Grant, V. 1975. **Genetics of Flowering Plants.** Columbia University

Press, New York.

- Grant, V. y Grant, K.A. 1983. Behavior of hawkmoths on flowers of Datura meteloides. Botanical Gazette 14: 280-284.
- Grant, B.R. y Grant, P.R. 1989. Natural selection in a population of Darwin's finches. American Naturalist 133: 377-393.
- Grossman, M. y Norton, H.W. 1980. Approximate bias in estimates of heritability based on variance component analysis. Journal of Heredity 71: 295-297.
- Grossman, M. y Norton, H.W. 1981. An approximation of the minimum-variance estimator of heritability based on variance component analysis. Genetics 98: 417-426.
- Gould, S.J. 1980. Is a new and general theory of evolution emerging? Paleobiology 61: 119-130.
- Gould, S.J. y Lewontin, R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. Roy. Soc. London B. 205: 581-598.
- Haegi, L. 1976. Taxonomic account of Datura L. (Solanaceae) in Australia with a note on Brugmansia Pers. Australian Journal of Botany 24: 415-435.
- Hakim-Elahi, A. 1976. Temporal changes in the population structure of the slender wild oat (Avena barbata) as measured by allozyme polymorphisms. Ph.D. Dissertation, University of California, Davis.
- Hamrick, J.L. y Allard, R.W. 1975. Correlations between quantitative characters and enzyme genotypes in Avena barbata. Evolution 29: 438-442.
- Harper, J.L. 1969. The role of predation en vegetational diversity. Brookhaven Nat. Lab. Symp. Biol. 22: 48-62.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- Harper, J.L. 1982. After description. In: Newman, E.I. (ed.). Plant Community as a Working Mechanism. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 11-25.
- Hedrick, P.W. 1983. Genetics of Populations. Science Books Int. Publ., Boston.
- Herrera, C.M. 1990. The adaptedness of the floral phenotype in a relict endemic, hawkmoth-pollinated violet. 1. Reproductive correlates of floral variation. Biol. Jour. Linnean Soc. 40: 263-274.
- Heywood, J.S. 1986. The effect of plant size variation on genetic drift in populations of annuals. American Naturalist 127: 851-861.
- Jain, S.K. 197. The evolution of inbreeding in plants Ann. Rev. Ecol. Syst. 7: 469-495.
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. Evolution 20: 249-275.
- Janzen, D.H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: the ant Azteca as allelopathic agent of Cecropia. Ecology 50: 147-153.
- Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution? Evolution 34: 611-612.
- Jones, D.A. 1962. Selective esting of the acyanogenic form of the plant Lotus corniculatus L. by various animals. Nature 193: 1109-1110.
- Jones, A., Schalk, J.M. y Dukes, P.D. 1979. Heritability estimates for resistance in sweet potato to soil insects. Jour. Amer. Soc. Hort. Sci. 104:424-426.

- Jones, R. y Culver, D.C. 1989. Evidence for selection on sensory structures in a cave population of Gammarus minos (Amphipoda). Evolution 43: 688-693.
- Kahler, A.L., Clegg, M.T. y Allard, R.W. 1975. Evolutionary changes in the mating system of an experimental population of barley (Hordeum vulgare L.). Proc. Nat. Acad. Sci. USA 72: 943-946.
- Kahler, A.L., Allard, R.W., Krzakowa, M., Wehrhahn, C.F. y Nevo, E. 1980. Associations between isozyme phenotypes and environment in the slender wild oat (Avena barbata) in Israel. Theor. Appl. Genetics 56: 31-47.
- Kakes, P. 1989. An analysis of the costs and benefits of cyanogenic system in Trifolium repens L. Theor. Appl. Genetics 77: 111-118.
- Kalisz, S. 1986. Variable selection on the timing of germination in Collinsia verna (Scrophulariaceae). Evolution 40: 479-491.
- Kalisz, S. 1989. Fitness consequences of mating system, seed weight, and emergence date in a winter annual, Collinsia verna. Evolution 43: 1263-1272.
- Karron, J.D. 1987. A comparison of levels of genetic polymorphism and self-compatibility in geographically restricted and widespread plant congeners. Evolutionary Ecology 1: 47-58.
- Karron, J.D. 1989. Breeding systems and levels of inbreeding depression in geographically restricted and widespread species of Astragalus (Fabaceae). Amer. J. Botany 76: 331-340.
- Katanyukul, W. y Thurston, R. 1979. Mortality of eggs and larvae of the tobacco hornworm on jimsonweed and various tobacco cultivars in Kentucky. Environmental Entomology 8: 802-807.
- Kirkpatrick, B.L. y Bazzaz, F.A. 1979. Influence of certain fungi on seed germination and seedling survival of four colonizing annuals. Journal of Applied Ecology 16: 515-527.
- Knapp, S.J., Bridges, W.C., Jr. y Yang, M-H. 1989. Nonparametric confidence interval estimators for heritability and expected selection response. Genetics 121: 891-898.
- Kogan, M. y Goeden, R.D. 1970a. The systematic status of Lema trilineata daturaphila, new name, with notes on the morphology of chemoreceptors of adults (Coleoptera: Chysomelidae). Annals of the Entomological Society of America 63(2): 529-537.
- Kogan, M. y Goeden, R.D. 1970b. The biology of Lema trilineata daturaphila, (Coleoptera: chrysomelidae) with notes on efficiency of food utilization by larvae. Annals of the Entomological Society of America 63(2): 537-546.
- Kogan, M. y Goeden, R.D. 1970c. The host-plant range of Lema trilineata daturaphila (Coleoptera: Chysomelidae). Annals of the Entomological Society of America 63(4): 1175-1180.
- Kornegay, J.L. y Temple, S.R. 1986. Inheritance and combining ability of leafhopper defense mechanisms in common bean. Crop Science 26: 1153-1158.
- Lande, R. 1977. Statistical tests for natural selection on quantitative characters. Evolution 31: 442-444.
- Lande, R. 1988. Quantitative genetics and evolutionary theory. In: Weir, B.S., Eisen, E.J., Goodman, M.M. y Namkoong, G.

- (eds.). **Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics**. Sinauer, Sunderland, Mass. pp.71-84.
- Lande, R. y Arnold, S.J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. **Evolution** 37: 1210-1226.
- Lande, R. y Schmske, D.W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. genetic models. **Evolution** 39: 24-40.
- Lawrence, M.J. 1984. The genetical analysis of ecological traits. In: Shorrocks, B. (ed.). **Evolutionary Ecology**. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 27-63.
- Leete, E. 1959. Tropane alkaloids of Datura. In Avery, A.G., Satina, S. y Rietsema, J. (eds.). **The genus Datura**. Ronald Press Co., New York. pp. 48-56.
- Levin, D.A. 1975. Pest pressure and recombinations systems in plants. **American Naturalist** 109: 437-451.
- Levin, D.A. 1977. The organization of genetic variability in Phlox drummondii. **Evolution** 31: 477-494.
- Levin, D.A. 1978. Some genetic consequences of being a plant. In: Brussard, P.F. (ed.). **Ecological Genetics: The Interface**. Spinger-Verlag, New York, Heilderberg, Berlin. pp. 189-212.
- Levin, D.A. 1986. Breeding structure and genetic variation. In: Crawley, M.J. (ed.). **Plant Ecology**. Blackwell Sci. Publ., Oxford. pp. 217-251.
- Levin, D.A., Ritter, K. y Ellstrand, N.C. 1979. Protein polymorphism in the narrow endemic Oenothera organensis. **Evolution** 33: 534-542.
- Lewontin, R.C. 1970. The units of selection. **Annual Review of Ecology and Systematics** 1: 1- 18.
- Lewontin, R.C. 1974. **The Genetic Basis of Evolutionary Change**. Columbia University Press, New York. --ed. en español por Omega, Barcelona (1979).
- Lewontin, R.C. 1978. Adaptation. **Scientific American** 239: 156-169.
- Lewontin, R.C. 1984. Detecting population differences in quantitative characters as opposed to gene frequencies. **American Naturalist** 123: 115-124.
- Lewontin, R.C. 1986. A comment on comments of Rogers and Felsenstein. **American Naturalist** 127: 733-734.
- Lloyd, D.G. 1979. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. **American Naturalist** 113: 67-79.
- Louda, S.M. 1982. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. **Ecological Monographs** 52: 25-41.
- Louda, S.M. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, Haplopappus venetus (Asteraceae), along a climatic gradient. **Ecology** 64: 511-521.
- Lovett, J.V., Levitt, J., Duffield, A.M. y Smith, N.G. 1981. Allelopathic potential of Datura stramonium L. (Thorn-apple). **Weed Research** 21: 165-170.
- Márquez-Mayaudón, C. 1968. Contribución al estudio de los ortópteros de México.IV. Ortópteros del Pedregal de San Angel, Villa Obregón, D.F. An. Inst. Biol., UNAM, México, Ser. Zool. 1: 107-112.

- herbivores. In: Rosenthal, G.A. y Janzen, D.H. (eds.). **Herbivores: Their Interaction with Secondary plant Metabolites**. Academic Press, New York. pp. 3-54.
- Rhoades, D.F. y Cates, R.G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. **Recent Adv. Phytochem.** 10: 168-213.
- Roach, D.A. y Wulff, R.D. 1987. Maternal effects in plants. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 18: 209-235.
- Robertson, A. 1959. The sampling variance of genetic correlation coefficient. **Biometrics** 15: 469-485.
- Robinson, T. 1974. Metabolism and function of alkaloids. **Science** 184: 430-435.
- Rockwood, L.L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. **Ecology** 54: 1363-1369.
- Rogers, A.R. 1986. Populations differences in quantitative characters as opposed to gene frequencies. **American Naturalist** 127: 729-730.
- Rose, M.R. 1982. Antagonistic pleiotropy, dominance, and genetic variation. **Heredity** 48: 63-78.
- Roughgarden, J. 1979. **Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction**. MacMillan, New York.
- Rzedowsky, J. 1954. La vegetación del Pedregal de San Angel (Distrito Federal, México). **An. Esc. Cien. Biol., IPN, México** 8(1-2): 59-129.
- Schaal, B.A. 1984. Life-history variation, natural selection, and maternal effects in plant populations. In: Dirzo, R. y Sarukhán, J. (eds.). **Perspectives on Plant Population Ecology**. Sinauer, Sunderland, Mass. pp. 188-206.
- Schaal, B.A. y Smith, W.G. 1980. The apportionment of genetic variation within and among populations of Desmodium nudiflorum. **Evolution** 34: 214-221.
- Scheinberg, E. 1966. The sampling variance of the genetic correlation coefficient estimated in genetics experiments. **Biometrics** 22: 187-191.
- Scheiner, S.M. 1989. Variable selection along a successional gradient. **Evolution** 43: 548-562.
- Schemske, D.W. 1978. Evolution of reproductive characteristics in Impatiens (Balsaminaceae): the significance of cleistogamy and chasmogamy. **Evolution** 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. 1984. Population structure and local selection in Impatiens pallida (Balsaminaceae), a selfing annual. **Evolution** 38: 817-832.
- Schemske, D.W. y Horvitz, C.C. 1989. Temporal variation in selection on a floral character. **Evolution** 43: 461-465.
- Schemske, D.W. y Lande, R. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. empirical observations. **Evolution** 39: 41-52.
- Schemske, D.W. y Lande, R. 1986. Mode of pollination and selection on mating system: a comment on Aide's paper. **Evolution** 40: 436.
- Schemske, D.W. y Lande, R. 1987. On the evolution of plant mating systems: a reply to Waller. **American Naturalist** 130: 804-

- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667-693.
- Schlichting, C.D. y Levin, D.A. 1988. Phenotypic plasticity in Phlox. I. wild and cultivated populations of P. drummondii. *American Journal of Botany* 75: 161-169.
- Schlichting, C.D. y Levin, D.A. 1990. Phenotypic plasticity in Phlox. III. variation among natural populations of P. drummondii. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 411-428.
- Schmidt, K.P. y Levin, D.L. 1985. The comparative demography of reciprocally sown populations of Phlox drummondii Hook. I, survivorships, fecundities, and finite rates of increase. *Evolution* 39: 396-404.
- Schmitt, J. y Antonovics, J. 1986. Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction. III. maternal and paternal effects during seedling establishment. *Evolution* 40: 817-829.
- Schoen, D.J. 1983. Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in Gilia achilleifolia (Polemoniaceae). *Evolution* 37: 292-301.
- Schultes, R.E. y Hofmann, A. 1982. Plantas de los Dioses: Orígenes del uso de Alucinógenos. Fondo de Cultura Económica, México.
- Schwaegerle, K.E., Garbutt, K. y Bazzaz, F.A. 1986. Differentiation among populations of Phlox. I. Electrophoretic and quantitative variation. *Evolution* 40: 506-517.
- Schwaegerle, K.E. y Schaal, B.A. 1979. Genetic variability and founder effect in the pitcher plant Sarracenia purpurea L. *Evolution* 33: 1210-1218.
- Schwaegerle, K.E. y Bazzaz, F.A. 1987. Differentiation among nine populations of Phlox: response to environmental gradients. *Ecology* 68: 54-64.
- Schwaegerle, K.E. y Levin, D.A. 1990. Quantitative genetics of seed size variation in Phlox. *Evolutionary Ecology* 4: 143-148.
- Serrano Limón, G. y Ramos-Elorduy, J. 1989. Biología de Sphenerium purpurascens Charpentier y algunos aspectos de su comportamiento (Orthoptera: Acrididae). *An. Inst. Biol., UNAM, Ser. Zool.* 59: 139-152.
- Sharma, M. 1972. Studies in the flower of Datura stramonium Linn. in relation to bee-botany. *Journal of Palynology* 8: 17-21.
- Sharova, E.G., Arinova, C. Yu. y Abdilalimov, O.A. 1976. Alkaloids of Hyoscyamus niger and Datura stramonium. *Chem. Nat. Comp.* 13: 117-118.
- Shaw, R.G. 1987. Maximum-likelihood approaches applied to quantitative genetics of natural populations. *Evolution* 41: 812-826.
- Shorrocks, B. 1984. Preface. In: Shorrocks, B. (ed.). *Evolutionary Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. vii-viii.
- Silvertown, J.W. 1982. *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman, London.
- Simms, E.L. y Rausher, M.D. 1987. Costs and benefits of plant resistance to herbivory. *American Naturalist* 130(4): 570-

581.

- Simms, E.L. y Rausher, M.D. 1989. The evolution of resistance to herbivory in *Ipomoea purpurea*. II. natural selection by insects and costs of resistance. *Evolution* 43(3): 573-585.
- Singh, P.D.A. y Singh, N.C. 1985. The jamaican thornapple (*Datura stramonium* L.) as a local source of tropane alkaloids. *Caribbean Journal of Science* 21(3-4): 111-115.
- Slatkin, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236: 787-236.
- Smith, T.B. 1990. Natural selection on bill characters in the two bill morphs of the african finch *Pyrenestes ostrinus*. *Evolution* 44: 832-842.
- Snedecor, G.W. y Cochran, W.G. 1967. *Statistical Methods*. The Iowa State University Press.--ed. en español por CECSA, México (1971).
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1981. *Biometry*. 2da. ed., W.H. Freeman & Co., N.Y.
- Solbrig, O.T. 1976. On the relative advantages of cross- and self-fertilization. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 262-276.
- Solbrig, O.T. 1980. Demography and natural selection. In: Solbrig, O.T. (ed.). *Demography and Evolution in Plant Populations*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 1-20.
- Soltis, D.E., Haufler, C.H., Darrow, D.C. y Gastony, G.J. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. *Amer. Fern Jour.* 73: 9-27.
- Soper, J.F., McIntosh, M.S. y Elden, T.C. 1984. Diallel analysis of potato leafhopper resistance among selected alfalfa clones. *Crop Science* 24: 667-670.
- Southwood, T.R.E. 1973. The insect-plant relationship--an evolutionary perspective. In; Emden, H.F. van (ed.). *Insect-Plant Relationships*. Blacwell Scientific Publications, Oxford. pp. 3-33.
- Spurná, V., Sovová, M., Jirmanová, E. y Sustáckvá, A. 1981. Chromosomal characteristics in *Datura stramonium* and *Datura wrightii*. *Planta Medica* 41: 366-373.
- Stearns, S.C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 145-171.
- Stebbins, G.L. 1957. Self fertilization and population variability in the higher plants. *American Naturalist* 91: 337-354.
- Stebbins, G.L. y Ayala, F.J. 1981. Is a new evolutionary synthesis necessary? *Science* 213: 967-971.
- Steel, R.G.D. y Torrie, J.H. 1980. *Principles and Procedures of Statistics: A Biometrical Approach*. 2da. ed., McGraw-Hill, N.Y.
- Stephenson, A.G. y Winsor, J.A. 1986. *Lotus corniculatus* regulates offspring quality through selective fruit abortion. *Evolution* 40: 453-458.
- Sultan, S.E. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evol. Biol.* 21: 127-176.
- Stewart, S.C. y Schoen, D.J. 1987. Pattern of phenotypic

- viability and fecundity selection in a natural population of Impatiens pallida. *Evolution* 41: 1290-1301.
- Tester, C.F. 1977. Constitutiuens of soybean cultivars differing in insect resistance. *Phytochemistry* 16: 1899-1901.
- Thompson, J.N. 1982. *Interaction and Coevolution*. John Wiley & Sons. Inc., N.Y.
- Tsuji, J.S., Huey, R.B., van Berkum, F.H., Garland, T. y Shaw, R.G. 1989. Locomotor performance of hatchling fence lizards (Sceloporus occidentalis): quantitative genetics and morphometrics correlates. *Evolutionary Ecology* 3: 240-252.
- Turner, H.N. y Young, S.Y. 1969. *Quantitative Genetics in Sheep Breeding*. MacMillan, Melbourne.
- Tyler, V.E., Brady, L.R. y Robbers, J.E. 1976. *Pharmacognosy*. 7a.ed., Lea y Febiger, Philadelphia.
- Tyson, H. 1989. Genetic control of seed weight in flax (Linum usitatissimum). *Theoretical and Applied Genetics* 77: 260-270.
- Valiente-Banuet, A. y Luna García, E. 1990. Una lista florística actualizada para la reserva del Pedregal de San Angel, México, D.F. *Acta Botánica Mexicana* 9: 13-30.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. (remitido). Shade as a case of association between the cactus Neobuxbaumia tetetzo and the nurse-plant Mimosa luisana in the tehucan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*.
- Vallejos, C. E. 1983. Enzyme activity staining. In Tanksley, S.D. y Orton, T.J. (eds.). *Isozyme in Plant Genetics and Breeding*. Part A, Elsevier, Sci. Publs., Amsterdam. pp. 469-516.
- Venable, D.L. 1984. Using intraspecific variation to study the ecological significance and evolution of plant life-histories. In: Dirzo, R. y Sarukhán, J. (eds.). *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer, Sunderland, Mass. pp. 166-187.
- Venable, D.L. y Búrquez M., A. 1989. Quantitative genetics of size, shape, life-history, and fruit characteristics of the seed-heteromorphic composite Heterosperma pinnatum. I. variation within and among populations. *Evolution* 43: 113-124.
- Venable, D.L. y Búrquez M., A. 1990. Quantitative genetics of size, shape, life history, and fruit characteristics of the heteromorphic composite Heterosperma pinnatum. II. correlation structure. *Evolution* 44: 1748-1763.
- Venable, D.L., Búrquez M., A., Corral, G., Morales, E. y Espinosa, F. 1987. The ecology of seed heteromorphism in Heterosperma pinnatum in central Mexico. *Ecology* 68: 65-76.
- Via, S. 1984. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivory. II. genetic correlation in larval performance within and among host plants. *Evolution* 38: 896-905.
- Via, S. y Lande, R. 1985. Genotype-environment interactions and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39: 505-522.
- Waller, D.M. 1982. Factors influencing seed weight in Impatiens capensis (Balsaminaceae). *American Journal of Botany* 69: 1470-1475.
- Waller, D.M. 1984. Differences in fitness between seedlings

- derived from cleistogamous flowers in Impatiens capensis. **Evolution** 38: 427-440.
- Waller, D.M. 1986. Is there disruptive selection for self-fertilization? **American Naturalist** 128: 421-426.
- Ward, E.W.B., Unwin, C.H., Rock, G.L. y Stoessl. 1976. Postinfectious inhibitors from plants. XXIII. Sesquiterpenoid phytoalexins from fruit capsules of Datura stramonium. **Canadian Journal of Botany** 54: 25-29.
- Warwick, S.I. 1990. Allozyme and life history in five northwardly colonizing North American weeds species. **Plant Systematics and Evolution** 169: 41-54.
- Weaver, S.E. y Warwick, S.I. 1984. The biology of Canadian weeds. 64. Datura stramonium L. **Canadian Journal of Plant Science** 64: 979-991.
- Weaver, S.E., Dirks, V.A. y Warwick, S.I. 1985. Variation and climatic adaptation in northern populations of Datura stramonium. **Canadian Journal of Botany** 63: 1303-1308.
- Weis, A.E. y Abrahamson, W.G. 1986. Evolution of host-plant manipulation by gall makers: ecological and genetic factors in the Solidago-Eurosta system. **American Naturalist** 127: 681-695.
- Werth, C.R. 1985. Implementing an isozyme laboratory at a field station. **Virg. Jour. Sci.** 36: 53-77.
- Williams, G.C. 1966. **Adaptation and Natural Selection: A critique of Some Current Evolutionary Thought**. Princeton University Press, Princeton.
- Woodwell, G.M. 1970. The energy cycle of the biosphere. **Scientific American** 222: 26-36.
- Wright, S. 1968. **Evolution and the genetics of Populations**. vol 1. **Genetic and Biometric Foundation**. University of Chicago Press.
- Wright, S. 1977. **Evolution and the Genetics of Populations**. vol 3. **Experimental Results and Evolutionary Deductions**. University of Chicago Press.
- Wright, S. 1978. **Evolution and the Genetics of Populations**. vol 4. **Variability Within and Among Natural Populations**. University of Chicago Press.
- Wright, S. 1981. Genic and organismic selection. **Evolution** 34: 825-843.
- Wright, S. 1982. The shifting balance theory and macroevolution. **Annual Review of Genetics** 16: 1-19.
- Wright, S. 1988. Surface of selective value revisited. **American Naturalist** 131: 115-123.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In: Real, L. (ed.). **Pollination Biology**. Academic Press, N.Y. pp. 51-95.
- Zangerl, A.R. 1990. Furanocoumarin induction in wild parsnip: evidence for an induced defense against herbivores. **Ecology** 71: 1926-1932.
- Zangerl, A.R. y Berenbaum, M.R. 1990. Furanocoumarin induction in wild parsnip: genetics and populational variation. **Ecology** 71: 1933-1940.

APENDICE I. SISTEMAS DE BUFFERS

Sistema I. Histidina (Hakim-Elahi 1976).

Es un sistema continuo lo cual quiere decir que el pH del buffer del gel es igual al pH del buffer de charola (pH = 7.0). Para este buffer se usa una corriente constante de 60 miliamperios.

Gel: pH 7.0

Dl-Histidina 1.02 gr

Aforar a 1 lt con agua destilada. Ajustar el pH con NaOH.

Electrodo: pH 7.0

Acido cítrico 9.04 gr

Tris-hidroxiaminometano 16.35 gr

Aforar a 1lt con agua destilada.

Sistema II. Poulik (Hakim-Elahi 1976).

Es un sistema discontinuo y en éste el pH del buffer del gel es diferente del pH del buffer del electrodo. Se usa una corriente constante de 270 voltios.

Gel: pH 8.1

Acido cítrico 0.63 gr

Tris-hidroxiaminometano 2 gr

Aforar a 1lt con agua destilada

Electrodo: pH 8.6

Acido bórico 18.55 gr

NaOH 4.0 gr

Aforar a 1lt con agua destilada.

Sistema III. Litio (Soltis *et al.* 1983).

Sistema discontinuo. Corriente constante de 250 voltios.

Gel: pH 7.6

Acido cítrico 1.25 gr

Acido bórico 1.56 gr

Aforar a 1lt con agua destilada y ajustar el pH con HCl 1.0 M.

Electrodo: pH 8.0

Acido bórico 16.23 gr

Hidróxido de Litio (LiOH) 1.64 gr

Aforar a 1lt con agua destilada.

APENDICE I. ENZIMAS ENSAYADAS

NOMBRE	ESTRUCTURA CUATERNARIA	SISTEMA BUFFER
Aconitasa (ACO)***	Monómero	H
Enzima Málica (ME)***	Tetrámero	H
Fosfatasa ácida (ACPH)**	Dímero o Monómero	P
6-Fosfogluconato deshidrogenasa (6-PGD)**	Dímero	H
Fosfoglucosa isomerasa (PGI)*****	Dímero	H
Fosfoglucomutasa (PGM)****	Monómero	H
Glutamato deshidrogenasa (GDH)*	Dímero	H
Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa (G-6PD)***	Dímero	H
Leucil amino peptidasa (LAP)*****	Monómero	H
Malato deshidrogenasa (MDH)****	Dímero	
Peroxidasa catódica (CPX)**	Monómero	L
Ribulosa-5' difosfato carboxilasa (RUB)	Tetrámero	H
Shikimato deshidrogenasa (SDH)*	Monómero	H
Superóxido dismutasa (SOD)****	Dímero	H

- * Conkle *et al.* (1982)
 ** Hakim-Elahi (1976)
 *** Soltis *et al.* (1983)
 **** Vallejos (1983)
 ***** Werth (1985)

