



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“VARIACION GEOGRAFICA DEL SISTEMA DE
APAREAMIENTO EN *Datura stramonium*”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G A

P R E S E N T A :

PAULA SOSENSKI CORREA



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. JUAN SERVANO



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

2004



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Variación geográfica del sistema de apareamiento en Datura stramonium"

realizado por Paula Sosenski Correa

con número de cuenta 09951566-3 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Juan Servando Núñez Farfán

Propietario

Dr. César Augusto Domínguez Pérez Tejada

Propietario

Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns

Suplente

Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli

Suplente

Dr. Eduardo Morales Guillaumin

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

A mi Mamá,
por sus ganas de vivir
y por todo lo que me enseñó

A mi Papá,
por su amor y apoyo constantes

A Susi y a Sebas,
por su cariño y empuje para salir adelante

A mi Abuela,
por su ternura y cariño a través de la distancia

Agradecimientos

Agradezco al Dr. Juan Núñez por su confianza al abrirme las puertas del laboratorio de Genética Ecológica y Evolución y por todo el apoyo que me brindó para la elaboración de esta investigación. Además, por el entusiasmo que contagia para sorprenderse de las cosas que se estudian, de aprender y seguir avanzando y en especial, por acercarme a la ecología evolutiva. Al Dr. Juan Fornoni, por su ayuda constante y disposición para aclarar dudas, por la revisión y comentarios de este trabajo. A los Drs. César Domínguez, Eduardo Morales y Luis Eguiarte, por su lectura y correcciones de la tesis.

A mi Papá por su amor, sus enseñanzas y por apoyarme siempre en todo. A Susi y a Sebas por el cariño que me dan, por sus consejos y por estar siempre ahí, impulsándome a echarle ganas. A Manuel por aparecer en mi vida. A mis amigos Aixchel, Rodrigo, Hernán, Esther, Jocelyn y Julián por su cariño y por estar conmigo cuando hablamos, cuando nos divertimos, cuando estamos tristes o contentos, y también cuando es tiempo de compartir. A Orlando y Marlosti por permanecer cerca.

A mis compañeros del laboratorio por ser tan solidarios, por su amistad y por las cosas divertidas que hemos pasado juntos. En especial a Armando, por su ayuda con los cientos de daturas en el invernadero, por sus ideas, por nuestras pláticas y por ser tan buen amigo. A Etzel, Cutie, Sandra, Paloma, Elsa, Jesús, Graciela, Miguel, Alfredo, Mariana y Fabiola por su compañerismo. A Jesús Vargas por su ayuda técnica. A Edgar por su apoyo en el invernadero y por lo positivo de tantos meses. A Rafael Torres por su ayuda para contar semillas. A María Borbolla por facilitarme las semillas para el experimento.

Por último, agradezco al programa de becas PAPIIT-DGAPA (IN 222801) y Probetel por el apoyo económico brindado para la realización de este trabajo.

“La Naturaleza es una fuente inagotable de investigación,
y a medida que adelanta la Ciencia,
ofrece facetas siempre nuevas
para el observador que sabe interrogarla.”

Alexander von Humboldt

RESUMEN

En este estudio se determinó la existencia de variación geográfica en el sistema de apareamiento de *Datura stramonium* en diez poblaciones de la región centro-sur de México. Se evaluó el efecto del sistema de cruce sobre la adecuación de los individuos, para lo cual se realizaron cruces manuales controladas en invernadero, simulando la autogamia y exogamia. Se estimó la depresión endogámica en el número y masa de las semillas y se determinó la variación intra e interpoblacional en dos caracteres de la morfología floral: la longitud de corola y la hercogamia (separación espacial entre las anteras y el estigma). Se evaluó también la relación entre estos dos atributos y la depresión endogámica. Los resultados mostraron que hay depresión por endogamia en los caracteres de adecuación medidos, pues la exogamia presentó una ventaja del 5% sobre la autogamia en el número de semillas y del 7% en la masa de las semillas. Se encontró variación intrapoblacional en el número y masa de las semillas producidas, pero la variación interpoblacional en depresión endogámica fue marginalmente significativa en el número de semillas y no significativa en la masa de las semillas, lo que podría deberse a la gran varianza intrapoblacional en δ . El valor del coeficiente de depresión endogámica poblacional estuvo por debajo del 50% en todas las poblaciones. En cuanto a la morfología floral, se encontró una variación intra e interpoblacional significativa en la longitud de corola y en la hercogamia. No se encontró asociación entre la depresión endogámica y los caracteres florales medidos. Los resultados sugieren que el sistema de apareamiento en *Datura stramonium*, podría estar evolucionando hacia la autogamia.

Índice

1. Introducción.....	3
1.1. Sistema de apareamiento en las plantas.....	3
1.1.1. Autogamia y endogamia.....	3
1.1.2. Alogamia y exogamia.....	4
1.1.3. Consecuencias del sistema de apareamiento.....	5
1.1.3.1. Depresión endogámica.....	6
1.1.3.2. Causas de la depresión endogámica.....	8
1.1.3.3. Factores que influyen en la expresión de la depresión endogámica.....	9
1.1.4. Evolución del sistema de apareamiento.....	10
1.1.4.1. Morfología floral.....	12
1.1.4.1.2. Tamaño de la corola.....	12
1.1.4.1.3. Hercogamia.....	13
2. Objetivos.....	15
2.1. Objetivo general.....	15
2.1.1. Objetivos particulares.....	15
3. Material y métodos.....	16
3.1. Sistema de estudio.....	16
3.1.1. Poblaciones de estudio.....	18
3.2. Diseño experimental.....	19
3.2.1. Germinación.....	19
3.2.2. Transplante.....	19
3.2.3. Diseño de cruzas.....	19
3.2.3.1. Depresión endogámica.....	20
3.2.3.1.1. "Fruit-set", número de semillas y masa de las semillas.....	20
3.2.4. Morfología floral.....	21
3.2.4.1. Longitud de corola.....	21
3.2.4.2. Hercogamia.....	21
3.2.5. Asignación de recursos.....	22
3.2.5.1. Tamaño de la planta.....	22
3.2.5.1.1. Área foliar.....	22
3.2.5.2. Orden de producción de los frutos.....	22
3.3. Análisis estadístico.....	23
3.3.1. Depresión endogámica.....	23
3.3.1.1. "Fruit-set", número de semillas y masa de las semillas.....	23
3.3.1.2. Coeficiente de depresión endogámica.....	23
3.3.2. Morfología floral.....	24
3.3.2.1. Longitud de corola y hercogamia.....	24
4. Resultados.....	25
4.1. Depresión endogámica.....	25
4.1.1. "Fruit-set".....	25
4.1.2. Número de semillas.....	25
4.1.3. Masa de las semillas.....	28
4.2. Coeficiente de depresión endogámica.....	30
4.3. Morfología floral.....	31
4.3.1. Longitud de corola.....	31

4.3.1.1. Asociación entre δ y longitud de corola	33
4.3.2. Hercogamia.....	33
4.3.2.1. Correlación entre δ y hercogamia.....	35
4.3.3. Correlación fenotípica entre longitud de corola y hercogamia.....	35
4.4. Asignación de recursos.....	35
4.4.1. Tamaño de la planta.....	35
4.4.1.2. Área foliar.....	35
4.4.1.3. Orden de producción de los frutos.....	36
5. Discusión	37
6. Literatura citada.....	42

Variación geográfica del sistema de apareamiento en *Datura stramonium*

1. Introducción

1.1. Sistema de apareamiento en las plantas

Dentro de la amplia diversidad de sistemas reproductivos que existen en las angiospermas, alrededor del 80% son hermafroditas, de las cuales, algunas son capaces de autofertilizarse de manera exitosa, mientras que otras requieren de la fertilización cruzada entre individuos distintos (Proctor *et al.*, 1996). El *sistema de apareamiento en las plantas* (mating system) ha sido utilizado como un concepto que describe la cantidad de autofertilización que ocurre en una misma planta (fertilización del óvulo por el polen de la misma planta) (Sakai y Westneat, 2001).

1.1.1. Autogamia y endogamia

Cuando en las plantas con flores la fecundación ocurre por *autogamia* (fusión de un gameto masculino y otro femenino del mismo individuo (Lawrence, 2003)) o por el polen de individuos emparentados, ocurre la endogamia, y se expresa como un aumento en el número de homócigos dentro de cada familia.

Entre los factores que influyen para que en las poblaciones haya endogamia se encuentran: la escasez o ausencia de polinizadores en hábitats perturbados o nuevos; polinizadores no especializados que aunque polinizan, no necesariamente favorecen la fecundación cruzada; organismos con poderes de dispersión o colonización muy limitados, o poblaciones pequeñas donde el entrecruzamiento se lleva a cabo entre individuos emparentados (endogamia biparental).

La autogamia ofrece muchas ventajas ecológicas, entre las que destacan dos: la *seguridad reproductiva* y la *transmisión doble de genes* (Holsinger, 2001; Takebayashi y Morrell, 2001; Carr y Dudash, 2003). La primera, se refiere a que asegura la producción de semillas cuando los polinizadores o parejas son escasos (Eckert y

Schaefer, 1998; Holsinger, 2001; Takebayashi y Morell, 2001; Herlihy y Eckert, 2002), lo cual incrementa su potencial de colonización, ya que puede producir descendencia en hábitats extremos o marginales, donde la cruce entre distintos individuos podría ser difícil o fallar (Lloyd, 1979; Briggs y Walters, 1997). La segunda ventaja es la transmisión genética en la que un organismo endogámico transmite tres copias de genes a cada uno de sus descendientes, mientras que un individuo con alogamia transmite sólo dos. Un organismo endogámico contribuye con óvulos y polen a su propia progenie, y con polen a la progenie de entrecruzamiento de otros; mientras que un organismo alogámico contribuye a su progenie sólo con óvulos, y con polen a la progenie de entrecruzamiento de otros (Holsinger, 1991a). A este fenómeno se le ha denominado *ventaja automática de la selección* (Fisher, 1941; Lloyd, 1979). Esta ventaja también implica que los genotipos bien adaptados pueden ser replicados con pocas modificaciones (Briggs y Walters, 1997). Sin embargo, la ventaja automática de la selección puede verse desfavorecida por el *descuento de polen*, que ocurre cuando el polen utilizado en la autofertilización no puede ser usado en la fertilización cruzada, por lo que se reduce la transmisión genética por esta vía (Holsinger, 1991a).

En contraposición a la ventaja de la transmisión y a la seguridad reproductiva está la reducción en la calidad de la descendencia (*depresión endogámica*) asociada a la autogamia y a otras formas de endogamia (Charlesworth y Charlesworth, 1987; Holsinger, 2001).

1.1.2. Alogamia y exogamia

La *alogamia* o entrecruzamiento es la fertilización cruzada entre individuos diferentes de la misma población o de poblaciones distintas (Briggs y Walters, 1997), que genéticamente puede producir *exogamia* (producción en exceso de heterocigotos).

Esta forma de reproducción presenta dos ventajas importantes sobre la autogamia: cada nueva planta tiene una nueva combinación de genes de manera que las poblaciones podrían adaptarse a ambientes nuevos o cambiantes, lo que resulta significativo en la colonización de nuevos sitios donde las condiciones podrían ser distintas a las del sitio de origen. Por ejemplo, la presencia de esta variación genética

podría ser importante para desarrollar resistencia contra los herbívoros o patógenos (Briggs y Walters, 1997).

Entre las desventajas de la alogamia hay que mencionar que bajo ciertos escenarios la reproducción puede resultar incierta, pues depende de agentes externos para el transporte de polen de una planta a otra (Solbrig, 1976; Briggs y Walters, 1997). La transferencia de polen entre individuos implica un costo alto, tanto por la mortalidad de los granos de polen que no alcanzan a llegar a un estigma receptivo, como por el costo energético de producir estructuras de atracción para los polinizadores (Solbrig, 1976). Por otra parte, el entrecruzamiento tiene la desventaja de perder las variantes que se han adaptado exitosamente al ambiente, ya que en cada generación se produce nueva variabilidad (Briggs y Walters, 1997).

La alogamia tiene a su vez la desventaja de que puede derivar en *depresión exogámica*, que se refiere a la reducción en la adecuación de la descendencia cuando se cruzan individuos que tienen arreglos genéticos diferentes y están aislados geográficamente (Waser y Price, 1994; Luitjen *et al.*, 2002). En este caso, la progenie producida de la cruce entre individuos provenientes de distintas poblaciones sufre un colapso en sus coadaptaciones genéticas y adquiere una nueva combinación de genes que no están adaptados a ninguno de los ambientes parentales, convirtiéndose en un híbrido no favorecido. Debido a ello, tendrá una adecuación menor que la progenie resultado de una cruce de progenitores no exógamos de la misma población (Eguiarte y Piñero, 1999; Luitjen *et al.*, 2002).

1.1.3. Consecuencias del sistema de apareamiento

El sistema de apareamiento en las plantas juega un papel trascendente en la dinámica evolutiva de las poblaciones ya que ha sido considerado como una influencia predominante en la *estructura genética* de las especies, que comprende la identidad y la frecuencia de los genotipos encontrados en las poblaciones y su distribución entre las poblaciones (Holsinger, 2000; Barrett, 2003).

Cuando los organismos se cruzan endogámicamente por muchas generaciones, el número de homócigos dentro de cada familia aumenta y se produce una disminución

en la proporción de heterocigos (Eguiarte y Piñero, 1999) (Figura 1). Esto significa un aumento en el coeficiente de endogamia (F), definido como la probabilidad que las dos copias que presenta un individuo diploide para un gen dado, provengan de una misma copia de un antepasado común (Eguiarte y Piñero, 1999). El incremento en F provoca cambios fenotípicos en las poblaciones, denominados depresión endogámica (Carr y Dudash, 2003).

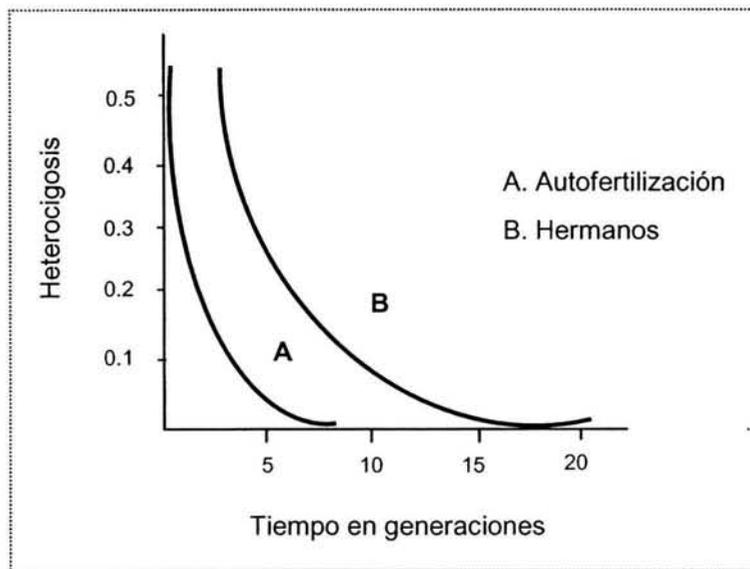


Figura 1. Disminución de la heterocigosis como función del tiempo para dos sistemas de cruza endogámicos (apareamientos entre hermanos y autofertilización). (Tomada de Eguiarte y Piñero, 1999).

1.1.3.1. Depresión endogámica

La *depresión endogámica* es la reducción en el vigor de un carácter, como consecuencia directa de la endogamia (Crnokrak y Roff, 1999), y tiene un papel importante en la evolución del sistema de apareamiento de las poblaciones y en su adaptación local (Keller y Waller, 2002).

Las estimaciones más comunes de depresión endogámica involucran principalmente caracteres vinculados con la adecuación de los individuos, como son los reproductivos, aunque también son utilizados ciertos caracteres que se asocian a la adecuación de manera indirecta (Crnokrak y Roff, 1999). La adecuación se refiere a la

contribución promedio que un genotipo hace a la siguiente generación relativa a la contribución de otros genotipos (Lawrence, 2003).

Aunque los efectos de la endogamia reducen la adecuación, su magnitud y efectos específicos son muy variables, pues dependen de la constitución genética de las especies o poblaciones y del modo en que interactúan con el ambiente (Hedrick y Kalinowski, 2000).

En plantas, el coeficiente de depresión endogámica (δ) (también llamado costo de la endogamia) (Hedrick y Kalinowski, 2000), se mide comparando la adecuación de la progenie derivada de cruzas endogámicas (entre parientes o autopolinización) con la adecuación de la progenie de entrecruzamiento (Lande y Schemske, 1985; Charlesworth y Charlesworth, 1987; Holsinger, 1988; Johnston y Schoen, 1994; Barrett y Harder, 1996; Hedrick y Kalinowski, 2000; Keller y Waller, 2002), y se expresa de la siguiente manera:

$$\delta = 1 - (\bar{w}_i / \bar{w}_o)$$

donde \bar{w}_i es la adecuación promedio de la progenie derivada de endogamia y \bar{w}_o la adecuación promedio de la progenie producto de entrecruzamiento. La estimación del parámetro δ va de 1 ($\bar{w}_i < \bar{w}_o$) a números negativos ($\bar{w}_i > \bar{w}_o$), pues es una medida estandarizada que se expresa como un cambio proporcional en la adecuación (Hedrick y Kalinowski, 2000). Es importante considerar, como plantea Holsinger (1991b), que esta definición de δ depende sólo de las adecuaciones relativas de las progenes de los dos tipos de cruce, y no de sus genotipos, lo que facilita su medición en poblaciones naturales y experimentales.

En ciertos casos, cuando las condiciones ambientales o ecológicas son estresantes para los organismos, se esperaría que el logaritmo de la adecuación tenga un decremento lineal con el incremento en el coeficiente de endogamia (F) (Keller y Waller, 2002) (Figura 2). Esta disminución en la adecuación con respecto al incremento en F se debe a que la selección actúa en contra de los alelos recesivos deletéreos y letales que se acumulan como consecuencia de las cruzas endogámicas.

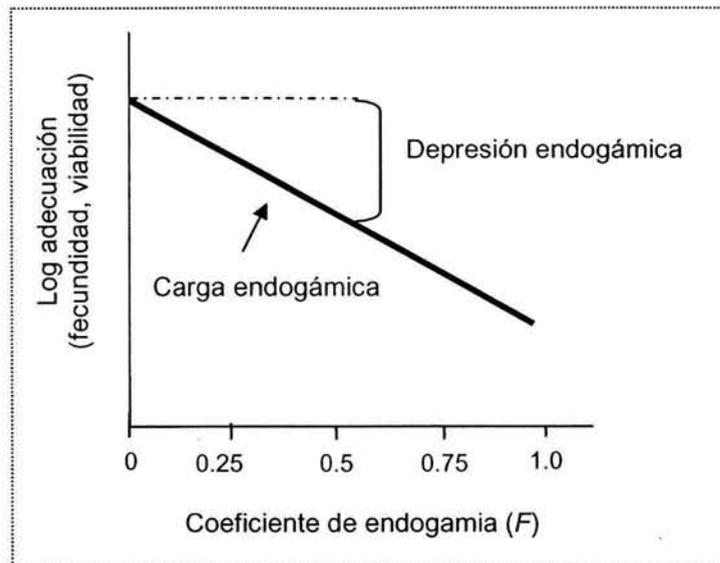


Figura 2. Relación entre la carga endogámica y la depresión endogámica, δ . (Tomada de Keller y Waller, 2002).

1.1.3.2. Causas de la depresión endogámica

La base genética de la depresión endogámica ha sido explicada mediante los siguientes mecanismos, siendo los dos primeros los más comúnmente mencionados:

- a) *Dominancia*: La depresión endogámica resulta del incremento de la homocigosidad de alelos recesivos deletéreos, cuyos efectos se encuentran enmascarados por alelos dominantes en la progenie heterociga del entrecruzamiento (Charlesworth y Charlesworth, 1987).
- b) *Sobredominancia (o heterosis)*: Los genotipos heterocigos tienen dos versiones de los genes que combinados expresan fenotipos superiores, por lo que son selectivamente favorecidos sobre los homocigos, que sólo tienen una versión y funcionan subóptimamente (Charlesworth y Charlesworth, 1987).
- c) *Epistasis (efectos interactivos entre los loci)*: Puede suceder que el efecto deletéreo individual de la homocigosidad en un locus dado se haga mayor (epistasis reforzada) con el incremento en la homocigosidad del genoma o que, de

manera alternativa, los efectos individuales sean más débiles (epistasis disminuida) cuando la homocigosidad del genoma aumenta (Carr y Dudash, 2003).

- d) *El número de loci y la distribución de sus efectos:* Las mutaciones recesivas de efectos mayores pueden convertirse fácilmente en blancos de la selección, con una probabilidad muy alta de ser eliminadas, mientras que las mutaciones de efectos menores probablemente serán fijadas por deriva en una población endogámica (Carr y Dudash, 2003).

1.1.3.3. Factores que influyen en la expresión de la depresión endogámica

El nivel de depresión endogámica no es constante. Su expresión puede variar tanto espacial como temporalmente por la influencia de diferentes elementos tanto de origen genético como ambiental (Cheptou *et al.*, 2000; Keller y Waller, 2002; Waldmann, 2003).

La depresión endogámica puede expresarse en diferentes estadios del ciclo vida de las plantas; en algunas especies se expresa preferencialmente en etapas tempranas, mientras que en otras se presenta en etapas tardías (Husband y Schemske, 1996). Generalmente se ha detectado que la depresión endogámica es mucho más severa en condiciones naturales que cuando las plantas experimentan condiciones menos estresantes como un invernadero o jardín experimental (Charlesworth y Charlesworth, 1987; Dudash, 1990; Barrett y Harder, 1996; Crnokrak y Roff, 1999; Cheptou *et al.*, 2000; Cheptou y Mathias, 2001; Hedrick y Kalinowski, 2000).

En los últimos años se publicaron algunas revisiones importantes sobre la depresión endogámica (Byers y Waller, 1999; Crnokrak y Roff, 1999; Keller y Waller, 2002; Hedrick y Kalinowski, 2000; Carr y Dudash, 2003), y se realizaron muchos estudios que han estimado la depresión endogámica en poblaciones naturales de plantas (Dudash, 1990; Holtsford y Ellstrand, 1990; Johnston, 1992; Agren y Schemske, 1993; Dole y Ritland, 1993; Wolfe, 1993; Eckert y Barrett, 1994; Latta y Ritland, 1994; Waser y Price, 1994; Heschel y Paige, 1995; Johnston y Schoen, 1995; Kärkkäinen *et*

al., 1996; Carr y Dudash, 1997; Dudash *et al.*, 1997; Fischer y Matthies, 1997; Dudash y Carr, 1998; Ramsey y Vaughton, 1998; Chang y Rausher, 1999; Hedrick *et al.*, 1999; Kärkkäinen *et al.*, 1999; Cheptou *et al.*, 2000; Culley, 2000; Takebayashi y Delph, 2000; Dudash y Fenster, 2001; Fishman, 2001; Glémin *et al.*, 2001; Andersson y Waldmann, 2002; Herlihy y Eckert, 2002; Luijten *et al.*, 2002; Rankin *et al.*, 2002; Severns, 2003). Sin embargo, hasta ahora se sabe poco sobre la variación en la magnitud de la depresión endogámica entre poblaciones de una misma especie a lo largo de una región geográfica (Holtsford y Ellstrand, 1990; van Treuren *et al.*, 1993; Eckert y Barrett, 1994; Kärkkäinen *et al.*, 1996; Hedrick *et al.*, 1999; Eckert, 2002) (Tabla 1).

Tabla 1. Estudios de variación interpoblacional en la magnitud de la depresión endogámica (δ) en plantas.

Familia	Especie	Poblaciones	Referencia
Dipsacaceae	<i>Scabiosa columbaria</i>	6	van Treuren <i>et al.</i> , 1993
Lythraceae	<i>Decodon verticillatus</i>	10	Eckert y Barrett, 1994
		15	Eckert, 2002
Onagraceae	<i>Clarkia tembloriensis</i>	3	Holtsford y Ellstrand, 1990
Pinaceae	<i>Pinus sylvestris</i>	4	Kärkkäinen <i>et al.</i> , 1996; Hedrick <i>et al.</i> , 1999
Turneraceae	<i>Turnera ulmifolia</i>	9	Belaousoff y Shore, 1995

1.1.4. Evolución del sistema de apareamiento

Hay varios factores genéticos, ambientales y ecológicos que influyen sobre la evolución del sistema de apareamiento en las plantas (Lloyd, 1979; Schemske y Lande, 1985; Agren y Schemske, 1993). Hay dos grupos de modelos que intentan explicar la evolución del sistema de apareamiento en plantas: los que predicen la evolución de dos estrategias alternativas y los que predicen la evolución de estrategias mixtas.

Desde el punto de vista genético, los modelos que abordan la evolución del sistema de apareamiento en las plantas hermafroditas proponen que los alelos que incrementan la autofertilización aumentarán rápidamente en frecuencia debido a la ventaja de la transmisión de la autogamia (Fisher, 1941; Lloyd, 1979). Estos modelos también predicen que la depresión endogámica puede contrarrestar la ventaja de la

transmisión si la adecuación de la progenie de entrecruzamiento es mayor que la de autogamia (Uyenoyama *et al.*, 1993). Por lo anterior, generalmente se considera que la depresión endogámica es la única fuerza evolutiva que se opone a la evolución de un sistema de apareamiento autógeno (Holtsford y Ellstrand, 1990). Asimismo, se considera que la seguridad reproductiva es la ventaja más importante en la evolución de la autogamia (Takebayashi y Morell, 2001; Herlihy y Eckert, 2002).

La correlación negativa que existe entre las tasas de autofertilización y la depresión endogámica en muchas especies (Husband y Schemske, 1996) sugiere que cuando los apareamientos endogámicos ocurren de manera continua, la homocigosidad dentro de las familias se incrementa provocando que los alelos recesivos deletéreos que causan la depresión endogámica sean purgados de las poblaciones (Lande y Schemske, 1985; Husband y Schemske, 1996; Byers y Waller, 1999). Como consecuencia de esta purga génica, el sistema evoluciona hacia la autogamia (Barrett y Charlesworth, 1991).

Lande y Schemske (1985) propusieron un modelo que predice la evolución de los sistemas de apareamiento de las plantas suponiendo que la depresión endogámica es el factor preponderante. En este modelo los valores de $\delta > 0.5$ dirigen a la población a un sistema de entrecruzamiento, mientras que los valores de $\delta < 0.5$ dirigen a la población a un sistema de cruce endogámico. Este modelo predice que el entrecruzamiento (asociado con una alta depresión endogámica) o la endogamia (asociada con poca depresión endogámica) son dos estrategias evolutivamente estables, mutuamente excluyentes.

Es importante tener en cuenta que esta predicción sobre la estabilidad evolutiva de la endogamia y el entrecruzamiento varía dependiendo de la base genética de la depresión endogámica y de factores ecológicos involucrados como elementos selectivos (Barrett y Harder, 1996). Cheptou y Mathias (2001) plantearon un modelo en el que la heterogeneidad ambiental influye en la magnitud de la depresión endogámica, y por esta razón selecciona tasas intermedias de autogamia evolutivamente estables.

Por otra parte, las estimaciones de la tasa de entrecruzamiento de poblaciones naturales sugieren que muchas especies presentan un sistema de apareamiento mixto (Schemske y Lande, 1985; Barrett *et al.*, 1996; Vogler y Kalisz, 2001) que podría

explicarse como una condición transitoria a los estados fijos donde sólo ocurre endogamia o entrecruzamiento, o bien, como un estado evolutivamente estable (Yahara, 1992). Estos sistemas podrían ser favorecidos en poblaciones donde la abundancia de polinizadores y la tasa de visita son muy variables (Totland y Schulte-Herbrüggen, 2003) o donde hay endogamia biparental.

1.1.4.1. Morfología floral

La morfología floral es un componente esencial del sistema reproductivo de las plantas que influye de manera determinante sobre el movimiento de polen dentro y entre plantas y en consecuencia, sobre su éxito reproductivo y sobre la evolución del sistema de apareamiento.

Gran parte de la amplia diversidad en la morfología floral encontrada en las plantas polinizadas por animales se debe a la variación del tamaño y forma de las flores, que son las principales estructuras para la atracción de polinizadores (Worley *et al.*, 2000; Blarer *et al.*, 2002; Barrett, 2003). Esta variación está asociada con los diversos vectores de polen y las adaptaciones funcionales de las flores para atraer y posicionar a los polinizadores para un contacto efectivo con sus órganos sexuales (Barrett, 2003).

1.1.4.1.2. Tamaño de la corola

Se piensa que la selección sobre el tamaño de la flor (área de la corola que es visible al polinizador) (Mazer y Meade, 2000) ha sido influenciada en gran medida por la percepción y comportamiento de los polinizadores (Blarer *et al.*, 2002) y resulta en un incremento en las oportunidades para el entrecruzamiento (Brunet y Eckert, 1998). Se ha sugerido de manera alternativa que los polinizadores no son los únicos involucrados, sino que también influyen enemigos de las flores como los robadores de néctar (Lara y Ornelas, 2001), y aspectos del ambiente abiótico de la planta como la disponibilidad de recursos (Galen, 1999; Galen *et al.*, 1999).

Se sabe que hay factores genéticos y ambientales influenciando la variación fenotípica en el tamaño floral (Galen, 1999; Mazer y Meade, 2000; Elle y Hare, 2002). Según Charlesworth y Charlesworth (1987) el tamaño de las estructuras de atracción debería disminuir de manera significativa con el incremento en autofertilización, pues las flores que tienen corolas más grandes generalmente producen más néctar y atraen a más polinizadores que las flores chicas, tanto dentro como entre especies (Blarer *et al.*, 2002). Por otra parte, Galen (1999) predice mediante la hipótesis de costo-recurso, que hay fuerzas ambientales, como la heterogeneidad de los recursos que actúan como un modelo de selección permitiendo a las plantas responder evolutivamente a la selección mediada por polinizadores para flores grandes y vistosas en áreas con abundancia de recursos pero seleccionando contra esas respuestas en áreas donde los recursos son escasos.

En los últimos años varios estudios han examinado si el tamaño de la corola afecta la tasa de visita de los polinizadores (Young y Stanton, 1990; Conner y Rush, 1996; Conner, 1997; Kobayashi *et al.*, 1997; Thompson, 2001; Totland y Schulte-Herbrüggen, 2003), sugiriendo que el incremento en el tamaño de la corola aumenta la tasa de visita. Sin embargo, pocos son los trabajos que han estimado la variación intra e interpoblacional en el tamaño de la corola a lo largo de una región geográfica (Galen, 1996; Gilbert *et al.*, 1996; Domínguez *et al.*, 1998; Mazer y Meade, 2000; Caruso, 2001; Williams y Conner, 2001; Eckert, 2002; Scobell y Scott, 2002; Silva-Montellano y Eguiarte, 2003).

1.1.4.1.3. Hercogamia

Las flores hermafroditas tienen la ventaja de que el sexo femenino y masculino se encuentran dentro de la misma flor. Sin embargo, esto también tiene desventajas como la asignación sexual en polen y óvulos (Barrett *et al.*, 1996); la interferencia física de las funciones masculina y femenina (Harder y Barrett, 1995; Fetscher, 2001); y lo más importante, el riesgo de la autofertilización y, como consecuencia, de depresión endogámica (Harder y Barrett, 1995; Fetscher, 2001).

La *hercogamia*, que se refiere a la separación espacial entre las anteras y el estigma (Proctor *et al.*, 1996; Barrett, 2003), ha sido interpretada como un mecanismo adaptativo que evita o reduce la autofertilización intrafloral (Robertson y Lloyd, 1991; Fetscher, 2001), incrementando la tasa de entrecruzamiento en varias especies. La relación entre hercogamia y adecuación sugeriría que las tasas de visitas bajas en poblaciones pequeñas y aisladas podría seleccionar para una baja hercogamia y una alta endogamia.

Los estudios de los últimos años han encontrado que la hercogamia tiene una correlación positiva con la tasa de entrecruzamiento (Holtsford y Ellstrand, 1992; Motten y Antonovics, 1992; Belaussoff y Shore, 1995; Brunet y Eckert, 1998; Chang y Rausher, 1999; Motten y Stone, 2000; Takebayashi y Delph, 2000), sin embargo, hay muy pocos trabajos sobre la variación de la hercogamia dentro y entre poblaciones (Holtsford y Ellstrand, 1992; Belaussoff y Shore, 1995; Jonas y Geber, 1999; Lennartsson *et al.*, 2000).

En este estudio se analizó la variación intra e interpoblacional en dos caracteres de la morfología floral de *Datura stramonium*, longitud de corola y hercogamia. Además, a través de cruzas controladas en invernadero, se estimó el coeficiente de depresión endogámica para los componentes de adecuación: número y masa de las semillas. También se evaluó la correlación entre depresión endogámica y hercogamia, así como entre depresión endogámica y tamaño de la flor.

D. stramonium es una planta hermafrodita de amplia distribución en México, que por su sistema de apareamiento mixto ha sido utilizada como un modelo interesante para el estudio de la evolución del sistema de cruce en plantas. La predicción de este trabajo es que la progenie producto de cruzas alogámicas tendrá en promedio una mayor adecuación que la progenie de autogamia. También se espera que las poblaciones donde se favorece la autogamia presenten bajos niveles de hercogamia, corolas pequeñas y una depresión endogámica baja. Por el contrario, estos atributos deberán ser elevados en las poblaciones en las que se favorece la alogamia. Por otra parte, se esperaría encontrar una relación positiva entre los caracteres florales (longitud de corola y hercogamia) y la depresión endogámica.

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

- Análisis de la variación intra e interpoblacional del sistema de apareamiento en *Datura stramonium*.

2.1.1. Objetivos particulares

- Evaluar si el sistema de cruza: autopolinización y polinización cruzada, tiene efecto sobre la adecuación de los individuos en diez poblaciones de *Datura stramonium* de la región centro-sur de México.
- Determinar si existe variación intra e interpoblacional en la magnitud de la depresión endogámica.
- Determinar si existe variación intra e interpoblacional en dos caracteres de la morfología floral: longitud de corola y hercogamia (diferencia espacial entre la longitud del estilo y las anteras).
- Determinar si existe una correlación entre depresión endogámica y tamaño de la flor y hercogamia.

3. Material y métodos

3.1. Sistema de estudio

Datura stramonium L. (Solanaceae), comúnmente conocida como toloache, es una hierba anual que se propaga exclusivamente por semillas y presenta un sistema de apareamiento mixto (Núñez-Farfán *et al.*, 1996). Tiene una tasa de autopolinización mayor a 95% (Motten y Antonovics, 1992; Motten y Stone, 2000), y una tasa de entrecruzamiento que va de 0 a 18%, con promedio de 1.3% en EUA (Motten y Antonovics, 1992) y de 18% en Ticumán, México (Cuevas, 1996).

Su altura va de 20 cm a 2 m de alto, se ramifica dicotómicamente y sus hojas son grandes, de bordes irregularmente dentados con peciolo grandes (Núñez-Farfán, 1991; Motten y Antonovics, 1992). Tiene frutos espinosos dehiscentes con semillas ricas en alcaloides (Shonle y Bergelson, 2000). Sus flores hermafroditas y autocompatibles, de color blanco o lila, tienen una corola grande en forma de embudo y pueden presentar separación temporal y espacial de las funciones macho y hembra (Figura 3). Su duración es de un día, abren en la tarde, permanecen abiertas durante la noche y cierran en la madrugada del día siguiente (Motten y Antonovics, 1992; Stone, 2000). La morfología floral y antesis nocturna de esta especie confirman que está adaptada a la polinización por lepidópteros de la familia Sphingidae (Cuevas, 1996), aunque es visitada también por pequeñas abejas (halictidos) y abejas melíferas (*Apis mellifera*) (Motten y Antonovics, 1992).

Entre sus herbívoros se encuentran coléopteros de la familia Chrysomelidae como *Epitrix parvula* (Núñez-Farfán *et al.*, 1996) y *Lema trilineata*; *Trichobaris spp.* de la familia Curculionidae; *Sphenarium Purpurascens*, un ortóptero de la familia Acrididae y *Manduca sp.* de la familia Sphingidae (Núñez-Farfán y Dirzo, 1994).

D. stramonium es una planta ruderal ampliamente distribuida en México y otros continentes, que se puede encontrar en regiones de clima templado, frío, tropical y seco (Núñez-Farfán, 1995).

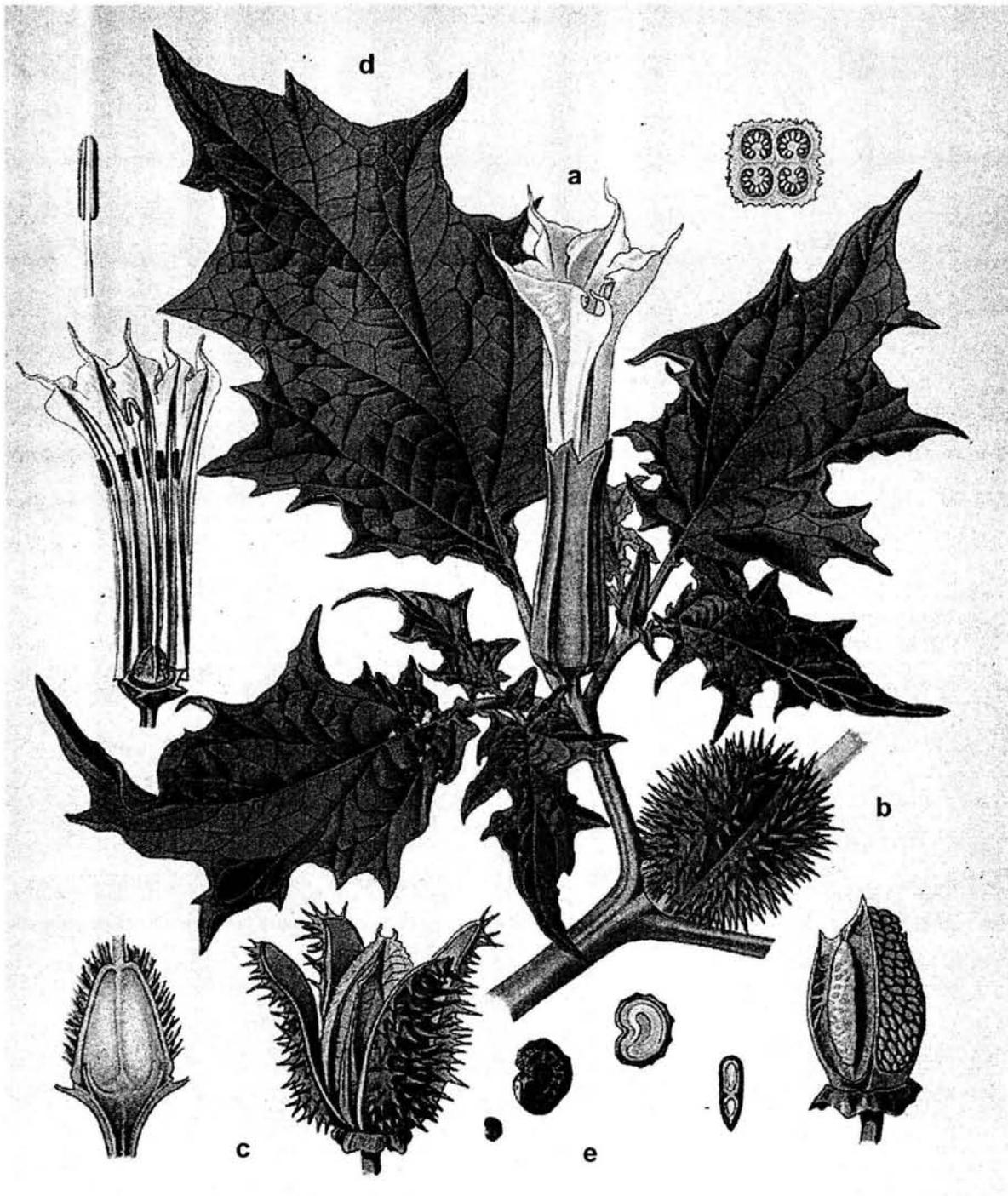


Figura 3. Características de *Datura stramonium* L. a. Flor, b. Fruto espinoso cerrado, c. Fruto abierto con marcas de dehiscencia, d. Hojas de bordes dentados, e. Semilla. (http://www.mpiz-koeln.mpg.de/~stueber/herbarium/Datura_stramonium_600.jpg)

3.1.1. Poblaciones de estudio

Las poblaciones de *Datura stramonium* utilizadas en este estudio fueron colectadas en 1999 (colecta de María Borbolla) en 10 localidades de la República Mexicana (Tabla 2 y Figura 4).

Tabla 2. Características ambientales de diez poblaciones de *Datura stramonium* de la región centro-sur de México.

Localidad de cada población	Iniciales	Altitud sobre el nivel del mar (m.s.n.m)	Precipitación media anual (mm ³)	Temperatura media anual (°C)
1. Esperanza (Puebla)	Esp	2230	485.5	14.5
2. Iguala (Guerrero)	Igu	635	1049.1	26.4
3. Morelia (Michoacán)	Mor	1941	775.8	17.5
4. Patria Nueva (Hidalgo)	PaN	1745	360.5	18.4
5. Pedregal de San Angel (D.F.)	Ped	2273	691.0	16.3
6. Santo Domingo (Morelos)	SDo	2050	1463.2	19.9
7. Teotihuacan (Edo. de Méx)	Teo	2294	563.3	14.9
8. Ticumán (Morelos)	Tic	961	802.1	23.1
9. Xochipala (Guerrero)	Xoc	1000	686.4	24.3
10. Zirahuén (Michoacán)	Zir	2174	1182.6	15.7

Tomada de García, E. (1988) y Valverde *et al.*, (2001).

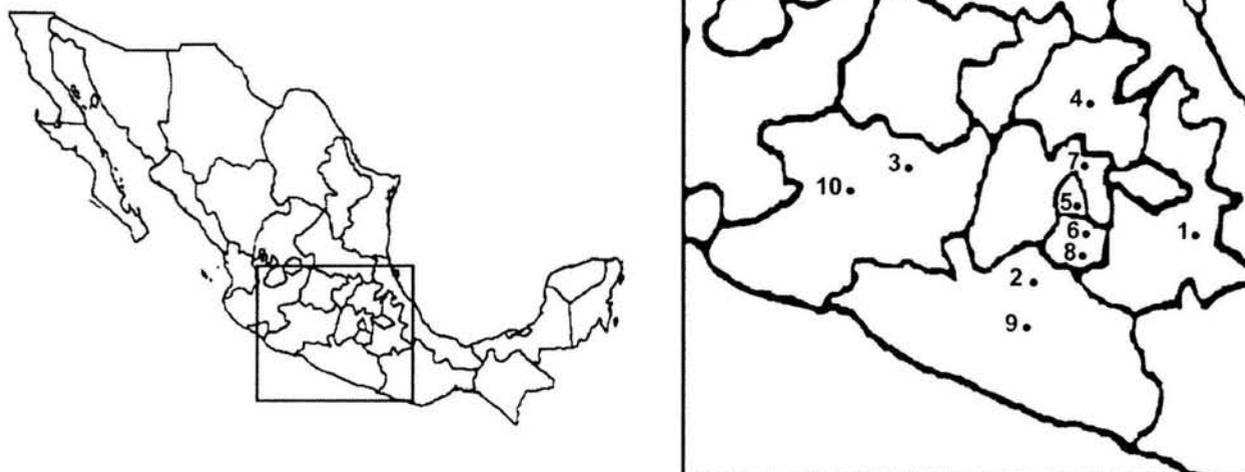


Figura 4. Localización geográfica de diez poblaciones de *Datura stramonium* de la región centro-sur de México (los datos de cada una se muestran en la Tabla 2).

3.2. Diseño experimental

3.2.1. Germinación

En cada población se seleccionaron de manera aleatoria 30 frutos, uno por cada individuo. Se tomaron 50 semillas por fruto y se almacenaron a una temperatura de 5°C por un periodo de un mes con el objeto de romper su latencia. Posteriormente se pusieron a remojar en agua dentro de cajas de Petri durante una semana. Se realizaron dos lavados diarios con el fin de hidratarlas para acelerar la emergencia de la radícula y promover también la liberación de alcaloides. Las semillas fueron sembradas en macetas (capacidad de 4 kilos) con suelo comercial (mezclado con hojarasca) y se colocaron en el invernadero de manera aleatoria para eliminar un posible efecto del microambiente.

3.2.2. Transplante

Cuando las plántulas tuvieron los dos cotiledones, se transplantaron dejando de 1 a 3 individuos por maceta, quedando alrededor de 50 individuos por población.

3.2.3. Diseño de cruzas

Una vez que las plantas empezaron a producir flores fueron sometidas a dos tratamientos de polinización: autopolinización y polinización cruzada. Para esto se eliminó el primer botón y a partir de la segunda ramificación se seleccionaron dos flores de cada planta a las que se autopolinizó y otras dos flores a las que se les removieron las anteras antes de la antesis para polinizarlas con polen proveniente de otro donador. En ambos tratamientos el manejo y colecta de polen se realizó con pinzas (Figura 5).

Los individuos utilizados como donadores de polen en las polinizaciones cruzadas eran de genotipo y fenotipo recesivo. Es decir, de flores blancas y tallos verdes. Estos individuos eran originarios de Ritland, Missouri, EEUU, un sitio geográficamente lejano al resto de las poblaciones bajo estudio, con lo cual se intentó

evitar la endogamia que se pudiera provocar por las cruzas entre poblaciones de sitios cercanos.

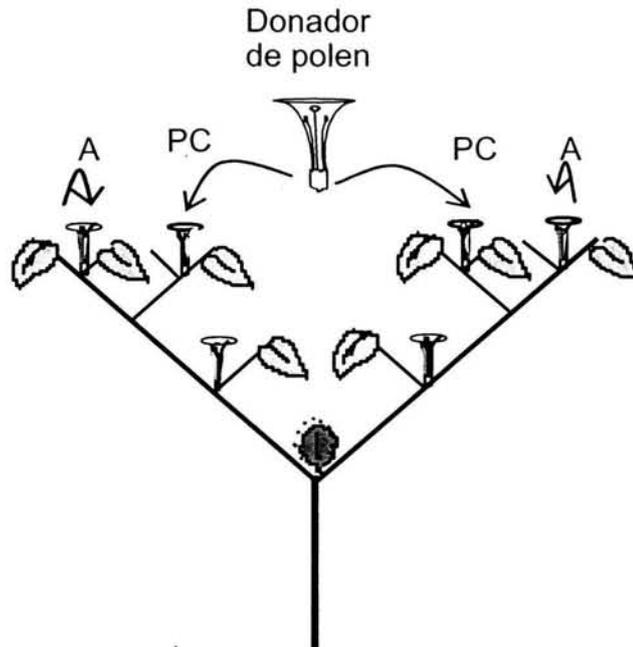


Figura 5. Diseño de cruza experimentales. (A) representa la autopolinización, y (PC) representa la polinización cruzada realizada con el polen de un individuo donador de Ritland, Missouri, EU.

3.2.3.1. Depresión endogámica

3.2.3.1.1. "Fruit-set", número de semillas y masa de las semillas

En todos los individuos estudiados se estimó la proporción de flores que produjeron frutos a partir de las cruza experimentales. Cuando los frutos estuvieron maduros se colectaron para contar el número de semillas producidas por fruto en cada tratamiento. Posteriormente se pesaron 30 semillas de cada tratamiento por familia en una balanza analítica (Ohaus).

3.2.4. Morfología floral

3.2.4.1. Longitud de corola

La longitud de la corola, considerada desde la base del cáliz hasta la abertura de la corola (Figura 6), se midió con un vernier digital (marca Mitutoyo). Las mediciones se realizaron unas horas antes de la antesis en el mayor número posible de flores por individuo.

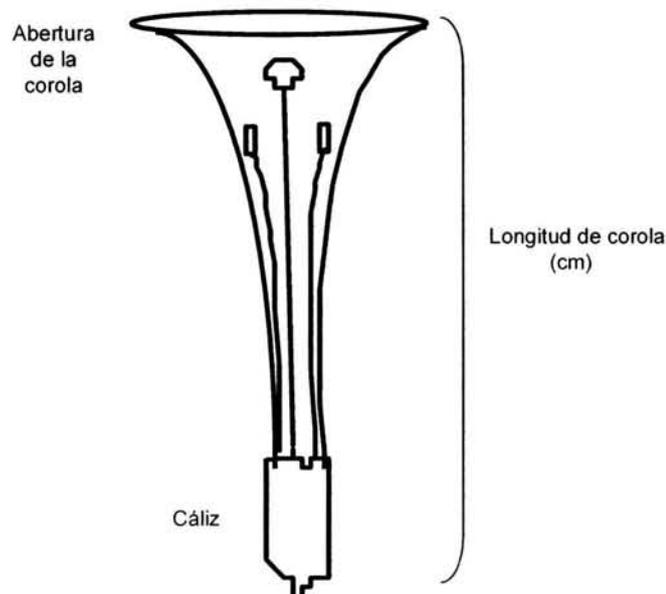


Figura 6. Longitud de corola

3.2.4.2. Hercogamia

En cada flor se midió la separación espacial entre las anteras y el estigma (hercogamia) con ayuda de un vernier digital (marca Mitutoyo). Se considera que la hercogamia es positiva cuando el estigma es más largo que las anteras, negativa cuando las anteras son más altas que el estigma y con valor de cero cuando el estigma y las anteras están a la misma altura (Figura 7).

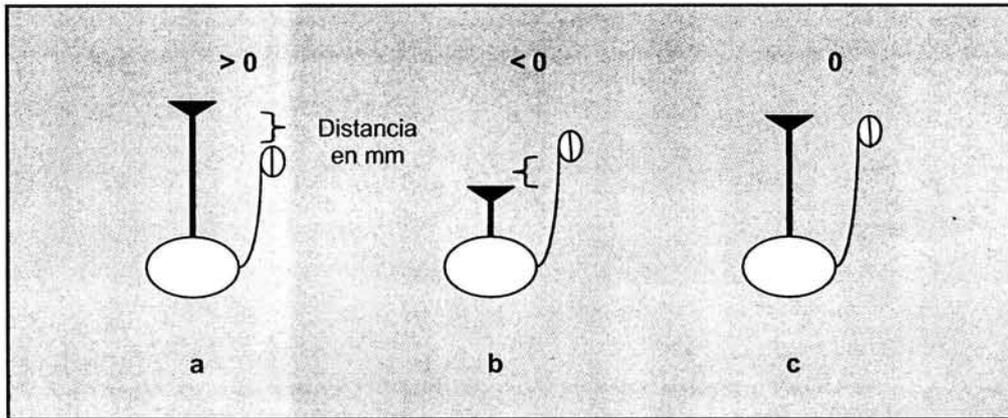


Figura 7. Arreglo de los órganos sexuales en la flor de *Datura stramonium* a) Hercogamia positiva; b) Hercogamia negativa; c) Hercogamia cero.

3.2.5. Asignación de recursos

3.2.5.1. Tamaño de la planta

3.2.5.1.1. Área foliar

Para estimar el tamaño de las plantas se midió la longitud de todas las hojas con un vernier digital, y a partir de estos valores se calculó el área foliar total mediante la siguiente fórmula: $AF = \sum_{i=1}^n [0.329 * (\text{longitud de la hoja})^2]$, que se desarrolla a partir de un análisis de regresión del área de la hoja como una función de la longitud de la hoja (Núñez-Farfán y Dirzo, 1994).

3.2.5.2. Orden de producción de los frutos

Se tomó en cuenta el orden en que se produjo cada fruto en las plantas para determinar si está relacionado con el número de semillas que produce.

3.3. Análisis estadístico

3.3.1. Depresión endogámica

3.3.1.1. "Fruit-set", número de semillas y masa de las semillas

Para evaluar el efecto del tratamiento y de la población sobre el fruit-set (número de flores que produjeron frutos a partir de los tratamientos experimentales), los datos se transformaron a la función arcoseno y se aplicó un ANOVA tipo III en el programa JMP (SAS, 1995), donde el efecto fijo fue el tratamiento y la población el efecto aleatorio.

Para determinar el efecto del tipo de cruce sobre el número de semillas producidas por fruto se aplicó un ANCOVA en JMP (SAS, 1995). El número de semillas se transformó a \log_{10} . Las fuentes de variación incluidas en este análisis fueron: el tratamiento (efecto fijo), la población (efecto aleatorio), la familia[población] (efecto aleatorio), el tratamiento x población (efecto aleatorio) y el tratamiento x familia [población] (efecto aleatorio). El área foliar (un estimador del tamaño de los individuos) y la ontogenia de los frutos (que se refiere al orden en que éstos se producen en la planta) se incluyeron como covariables para determinar si tienen alguna relación con la adecuación de los individuos.

Para estimar si la masa de las semillas varía entre los tratamientos de polinización, así como entre las familias y las poblaciones, se aplicó una ANOVA anidado en JMP (SAS, 1995), considerando las siguientes fuentes de variación: población (efecto aleatorio), familia [población] (efecto aleatorio), tratamiento (efecto fijo), tratamiento x población (efecto aleatorio).

3.3.1.2. Coeficiente de depresión endogámica

El coeficiente de depresión endogámica poblacional (δ) del número y la masa de las semillas se calculó a partir del promedio del coeficiente de depresión endogámica familiar (Latta y Ritland, 1994; Fishman, 2001). Este coeficiente se obtuvo mediante la

fórmula de Lande y Schemske (1985): $\delta = 1 - (\bar{w}_i / \bar{w}_o)$, donde \bar{w}_i es la adecuación promedio de la progenie producida por autogamia, y \bar{w}_o la adecuación promedio de la progenie producida por alogamia. Para analizar la variación interpoblacional en el valor promedio de depresión endogámica (δ) de estos caracteres, se aplicó en cada caso un ANOVA tipo I de una vía en el programa JMP (SAS, 1995).

Posteriormente, en las poblaciones con valores promedio de $\delta > 0$ para el número y la masa de las semillas se aplicó el procedimiento conocido como Jackknife (Sokal y Rohlf, 1995) para determinar si δ difería de cero. A partir de esta prueba se construyeron intervalos de confianza para la δ poblacional, con un $\alpha = 0.05$.

3.3.2. Morfología floral

3.3.2.1. Longitud de corola y hercogamia

Para estimar si había variación intra e interpoblacional en la longitud de la corola y en la hercogamia, se aplicó para cada variable un ANOVA en el programa JMP (SAS, 1995), tomando como fuentes de variación: a la familia[población] (efecto aleatorio) y a la población (efecto aleatorio). Posteriormente se aplicó un ANOVA en cada población para determinar si las diferencias interfamiliares en cada carácter eran significativas.

Para evaluar si las diferencias entre las medias poblacionales para longitud de corola y hercogamia eran significativas se aplicó en cada caso un análisis HSD de Tukey-Kramer (Honestly Significant Difference) en el programa Superanova.

Para determinar la asociación entre la depresión endogámica (δ) y la longitud de corola, se aplicó un análisis de correlación de Pearson en JMP (SAS, 1995), que también se utilizó para estimar la correlación entre la depresión endogámica (δ) y la hercogamia. El mismo análisis fue utilizado para estimar la asociación entre la hercogamia y el largo de la corola.

4. Resultados

4.1. Depresión endogámica

4.1.1. "Fruit-set"

La proporción de flores que produjeron frutos a partir de las cruzas experimentales fue cercana al 88% y no hubo diferencias significativas entre tratamientos ($F_{(1,9)}=0.07$; $P=0.7881$) (Figura 8A) ni entre poblaciones ($F_{(9,9)}=0.69$; $P=0.7038$) (Figura 8B).

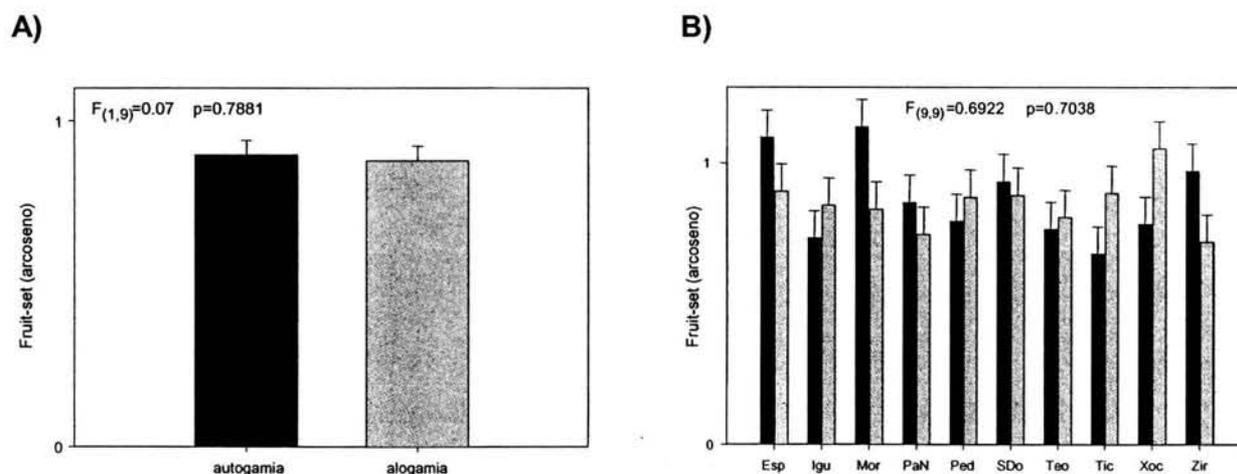


Figura 8. A) Proporción de flores que produjeron frutos a partir de autogamia y alogamia. B) Variación interpoblacional en el fruit-set de autogamia y alogamia en diez poblaciones de *Datura stramonium*. Las barras negras representan la autogamia y las grises alogamia.

4.1.2. Número de semillas

El número de semillas difirió significativamente entre tratamientos ($F_{(1,236)}=7.65$; $P=0.0071$) (Figura 9A), produciéndose más semillas en cruzas alogámicas ($X=115.98 \pm E.E.=1.039$) que en autogámicas ($X=109.48 \pm E.E.=1.035$). No se encontró diferencias significativas en la producción de semillas entre las poblaciones ($F_{(9,236)}=0.5862$; $P=0.8051$) (Figura 9B), pero sí en la producción de semillas entre familias dentro de las poblaciones ($F_{(75, 236)}=1.46$; $P=0.0492$) (Figura 10). La interacción del tratamiento y la población fue significativa ($F_{(9, 236)}=2.11$; $P=0.0369$), pero no la del tratamiento y familia anidados en población ($F_{(75, 236)}=0.98$; $P=0.6201$) (Tabla 3).

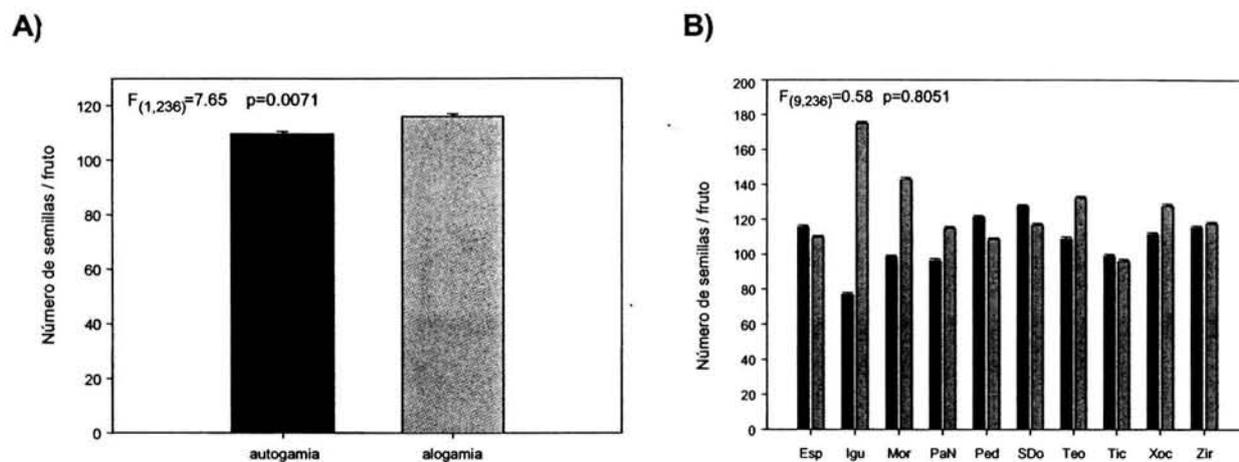


Figura 9. A) Producción de semillas promedio por fruto en autogamia y alogamia. B) Variación interpoblacional en el número de semillas producidas por autogamia y alogamia en diez poblaciones de *Datura stramonium*.

Tabla 3. ANCOVA del número de semillas (log) producido por autogamia y alogamia en 10 poblaciones de *Datura stramonium* de la región centro-sur de México. El área foliar y el orden de producción del fruto son las covariables.

Fuente de variación	SC	g.l.	F	P
Población	0.02500	9	0.5862	0.8051
Familia [Población]	3.65026	75	1.4640	0.0492
Tratamiento	0.25449	1	7.6508	0.0071
Tratamiento x Población	0.63497	9	2.1178	0.0369
Tratamiento x Familia [Población].	2.49151	75	0.9831	0.6201
Orden de producción del fruto	2.43796	1	68.8486	<0.0001
Área foliar	0.3105	1	8.9536	0.0031
Error	8.35685	236	2.0613	0.0001

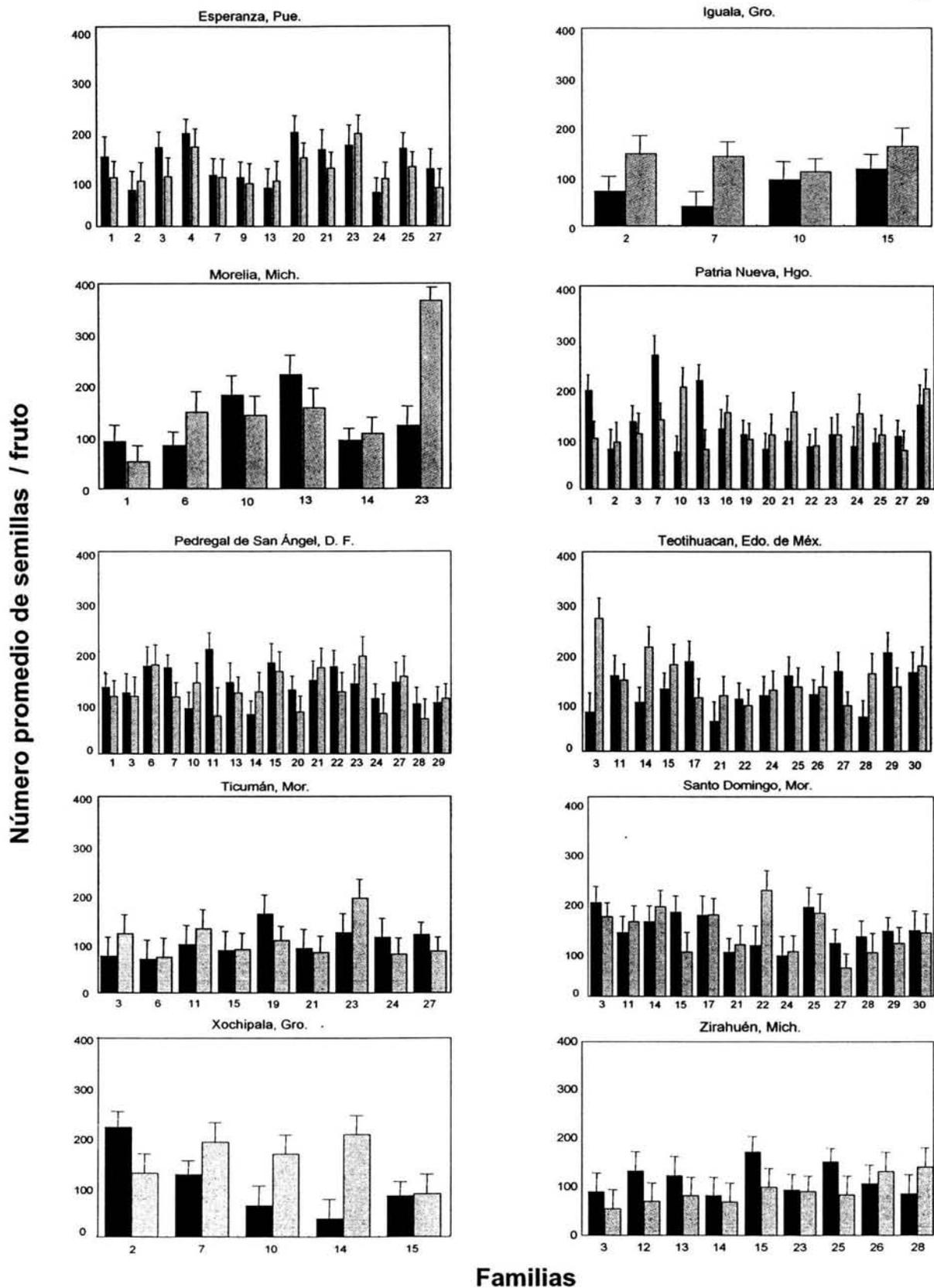


Figura 10. Variación intrapoblacional en el número promedio de semillas producidas por autogamia (barra negra) y alogamia (barra gris) en diez poblaciones de *Datura stramonium* ($F_{(75, 236)}=1.46$; $p=0.0492$).

4.1.3. Masa de las semillas

La masa promedio de las semillas difirió significativamente entre tratamientos ($F_{(1,180)}=15.88$; $P=0.0025$) (Figura 11A), siendo más pesadas las semillas producidas por alogamia ($X=0.1820 \pm E.E.=0.0024$) que las de autogamia ($X=0.1703 \pm E.E.=0.0024$). Se detectaron diferencias significativas en la masa promedio de las semillas producidas entre las poblaciones ($F_{(9,180)}=7.29$; $P=0.0011$) (Figura 11B) y entre familias dentro de las poblaciones ($F_{(180,180)}=1.36$; $P=0.0197$) (Figura 12) y También hubo diferencias significativas en la masa promedio de las semillas producidas en la interacción tratamiento por población ($F_{(9,180)}=1.98$; $P=0.0436$) (Tabla 4).

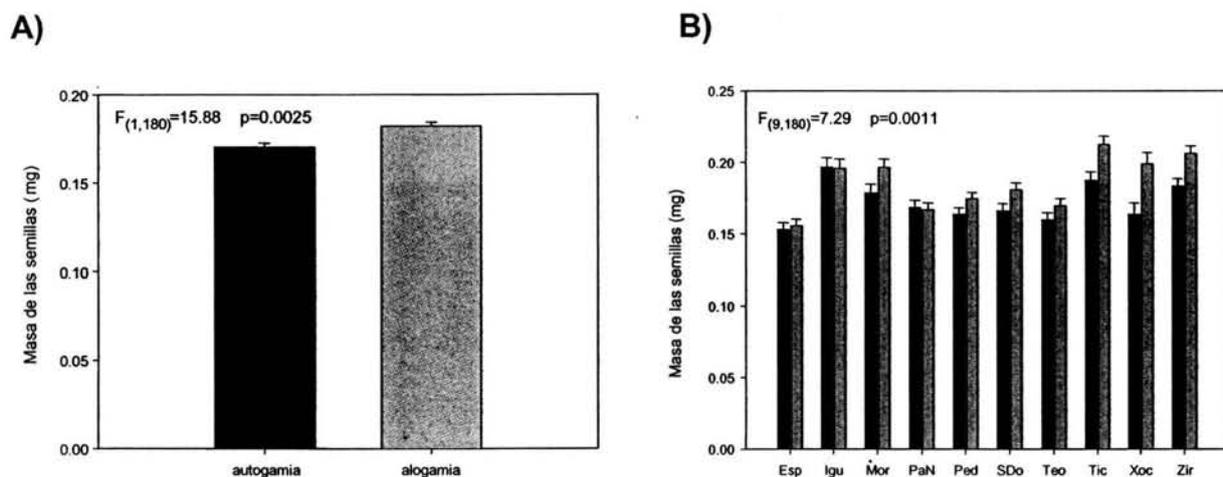


Figura 11. A) Masa promedio de las semillas producidas por autogamia y alogamia. B) Variación interpoblacional en la masa de las semillas producidas por autogamia y alogamia en diez poblaciones de *Datura stramonium*.

Tabla 4. Análisis de varianza anidado de la masa de las semillas producidas por autogamia y alogamia en 10 poblaciones de *Datura stramonium* de la región centro-sur de México.

Fuente de variación	SC	g.l.	F	P
Población	0.08068	9	7.2946	0.0011
Familia [Población]	0.12843	180	1.3607	0.0197
Tratamiento	0.01565	1	15.8843	0.0025
Tratamiento*Población	0.00936	9	1.9829	0.0436
Error	0.09438	180	2.2192	0.0001

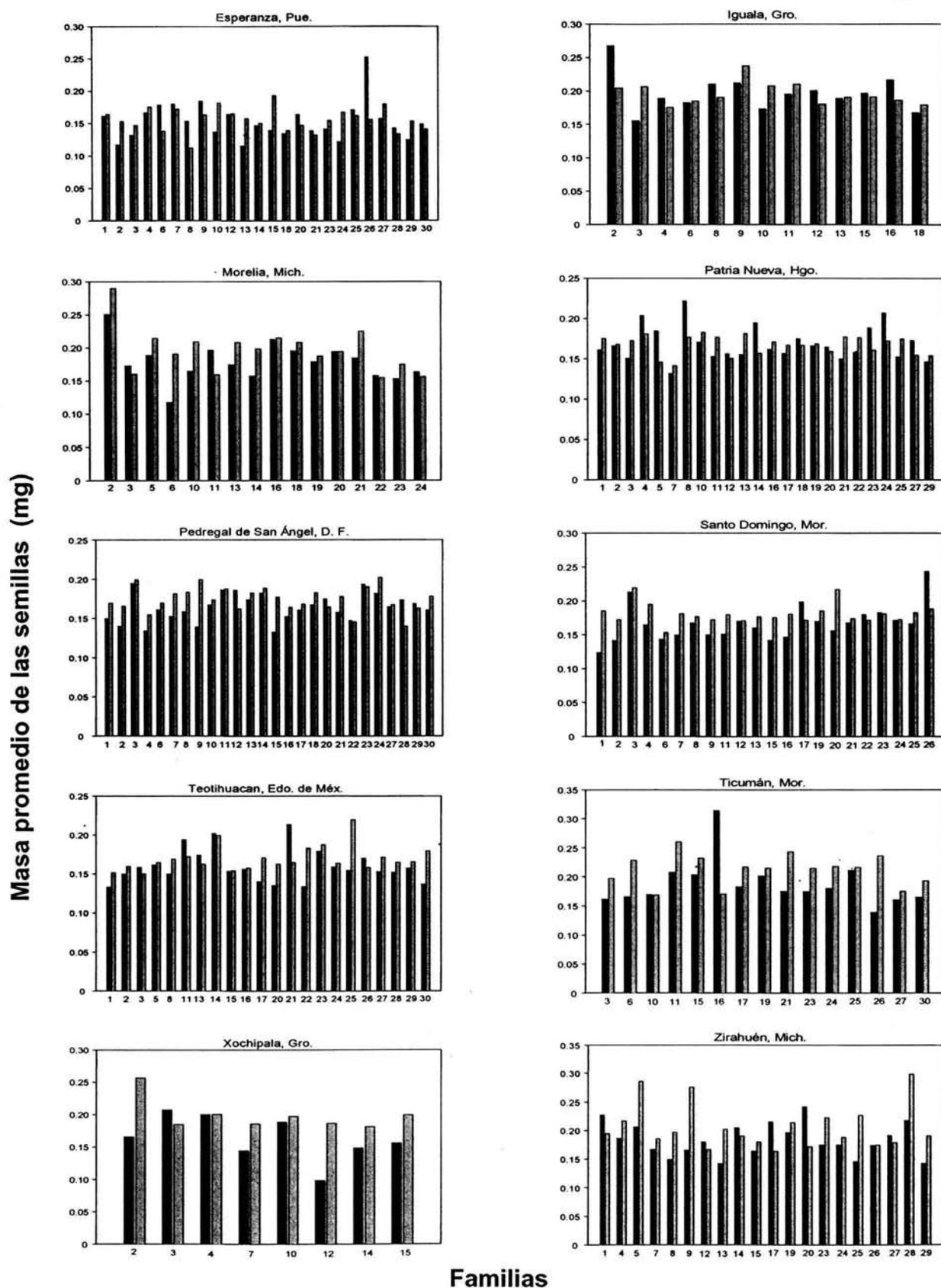


Figura 12. Variación intrapoblacional en la masa promedio de las semillas producidas por autogamia (barra negra) y alogamia (barra gris) en diez poblaciones de *Datura stramonium* ($F_{(180,180)}=1.36$; $p=0.0197$).

4.2. Coeficiente de depresión endogámica

La variación interpoblacional en el coeficiente de depresión endogámica (δ) fue significativa tanto para el número de semillas ($F_{(9,95)}=2.21$; $P=0.0274$) (Figura 13A), como para la masa de las semillas ($F_{(9,172)}=2.08$; $P=0.0329$) (Figura 13B). Los valores de δ obtenidos para ambos caracteres estuvieron por debajo del 50% y fueron negativos en algunas poblaciones (Tabla 7).

A partir de los límites de confianza obtenidos para cada δ poblacional, se concluye que el estimado de δ para el número y masa de las semillas es significativamente distinto de cero en las siguientes poblaciones: Iguala, Teotihuacan y Xochipala, con valores de δ entre 0.040 y 0.1453 para el número de semillas (Figura 13A, Tabla 5). Y en Morelia, Pedregal, Sto. Domingo, Teotihuacan, Ticumán, Xochipala y Zirahuén, con una δ estimada entre 0.052 y 0.164, lo cual indica que para la masa de las semillas los valores son estadísticamente distintos de cero (Figura 13B, Tabla 6).

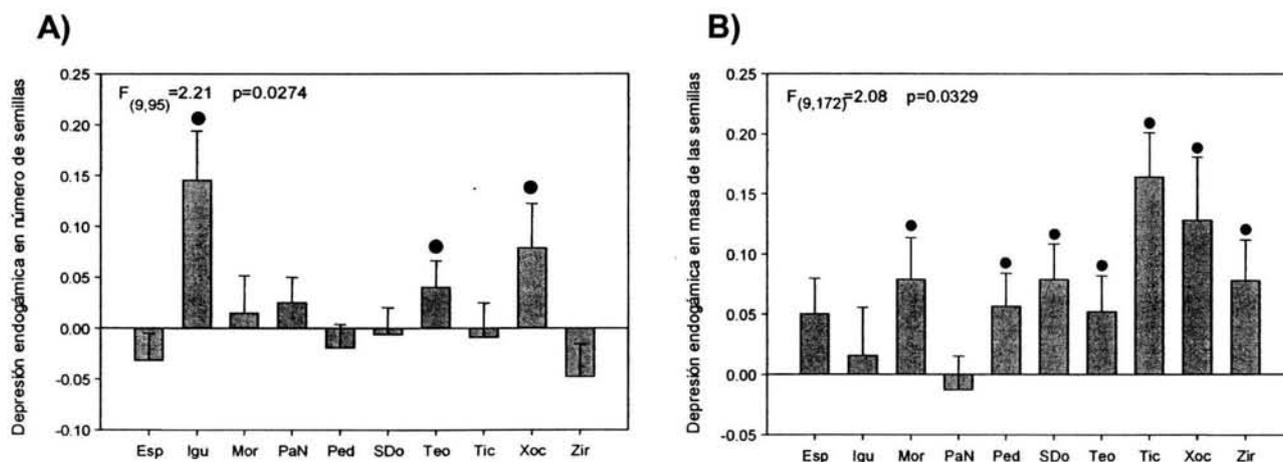


Figura 13. Valor promedio de depresión endogámica (+1EE) para el número de semillas (A) y para la masa de las semillas (B) en diez poblaciones de *Datura stramonium*. Los círculos negros representan los valores de δ significativamente mayores a cero.

Tabla 5. Jackknife para el coeficiente de depresión endogámica poblacional promedio (δ) en el número de semillas de tres poblaciones de *Datura stramonium* de la región centro-sur de México, donde δ fue estadísticamente distinta de cero.

Población	L_1	L_2	δ	E.E.
Iguala	0.0838	0.2067	0.1453	0.0261
Teotihuacan	0.0359	0.0440	0.0400	0.0023
Xochipala	0.0395	0.1248	0.0822	0.0208

Tabla 6. Jackknife para el coeficiente de depresión endogámica poblacional promedio (δ) en la masa de las semillas en siete poblaciones de *Datura stramonium* de la región centro-sur de México, donde δ fue estadísticamente diferente de cero.

Población	L ₁	L ₂	δ	E.E.
Morelia	0.0713	0.0804	0.0759	0.0026
Pedregal	0.0554	0.0583	0.0569	0.0008
Santo Domingo	0.0754	0.0803	0.0779	0.0014
Teotihuacan	0.0507	0.0541	0.0524	0.0013
Ticumán	0.1592	0.1671	0.1632	0.0022
Xochipala	0.1082	0.1471	0.1277	0.0101
Zirahuén	0.0697	0.0794	0.0028	0.0746

4.3. Morfología floral

4.3.1. Longitud de corola

Se encontró que hay diferencias significativas en la longitud de corola entre las poblaciones ($F_{(9,408)}=6.94$; $P<0.0001$) (Figura 14) y dentro de las poblaciones ($F_{(209,408)}=2.44$; $P<0.0001$) (Figura 15). La población Xochipala fue la que tuvo corolas más grandes ($X=8.44\text{cm}$) mientras que Teotihuacan tuvo en promedio las corolas más pequeñas ($X=7.73\text{cm}$) (Tabla 7).

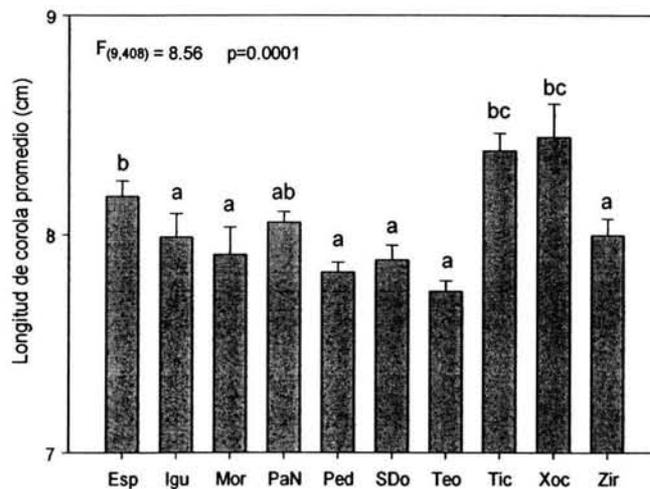


Figura 14. Variación interpoblacional en la longitud de corola promedio (+1EE) en diez poblaciones de *Datura stramonium*. Las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($p < 0.05$).

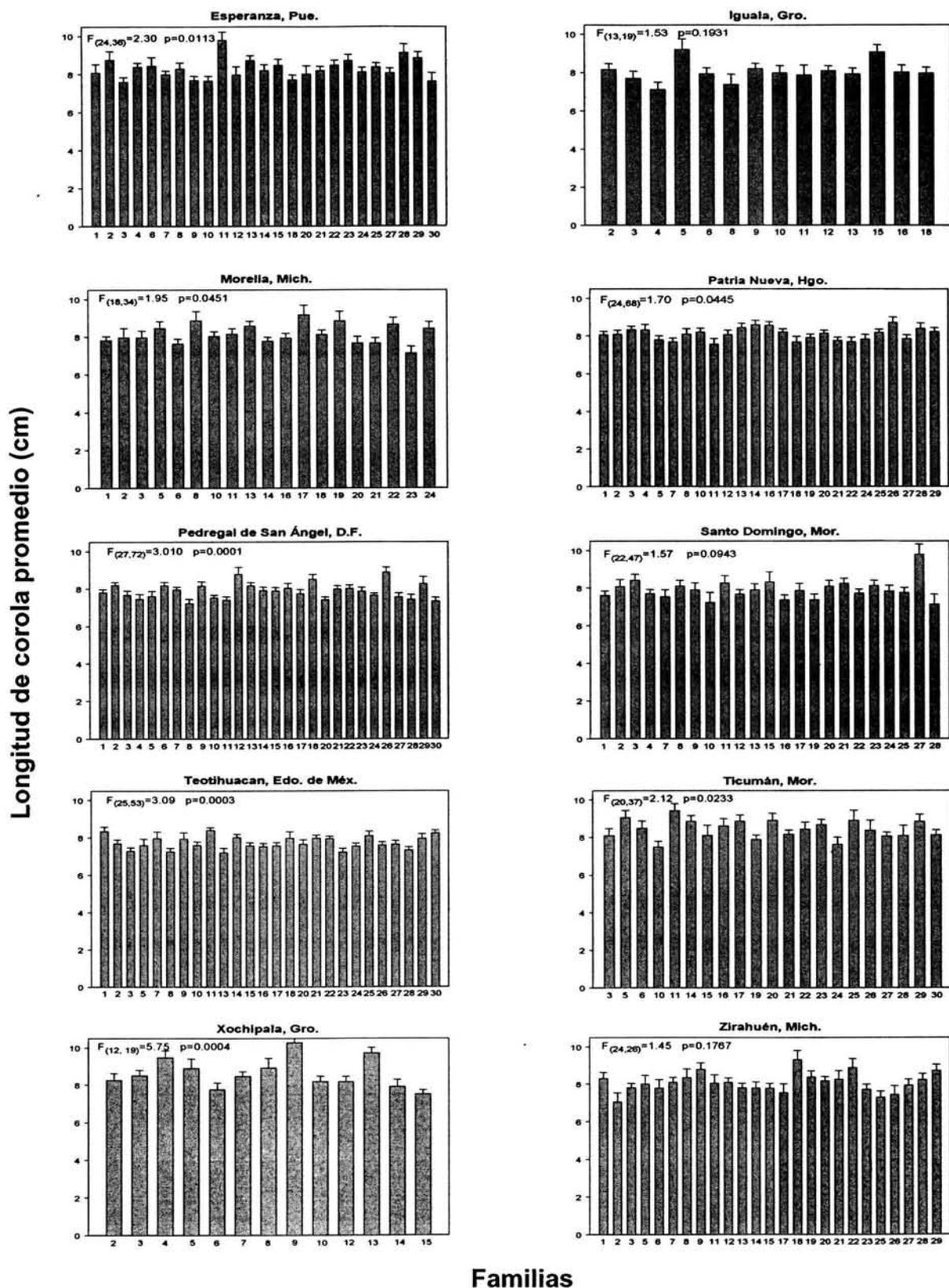


Figura 15. Variación intrapoblacional en la longitud de corola promedio (+1EE) en diez poblaciones de *Datura stramonium* de la región centro sur de México ($F_{(209,408)}=2.44$; $p<0.0001$).

4.3.1.1. Asociación entre δ y longitud de corola

No se encontró correlación significativa entre la depresión endogámica familiar en el número de semillas (δ) y la longitud de corola ($r=-0.03$; $P=0.7197$).

4.3.2. Hercogamia

Hubo diferencias significativas en la hercogamia entre las poblaciones ($F_{(9,238)}=13.94$; $P<0.0001$) (Figura 16) y dentro de las poblaciones ($F_{(193,238)}=2.86$; $P<0.0001$) (Figura 17). Teotihuacan fue la población que tuvo una hercogamia promedio mayor ($X=0.67\text{mm}$) mientras que Morelia tuvo la hercogamia promedio menor ($X=-2.46\text{mm}$) (Tabla 7).

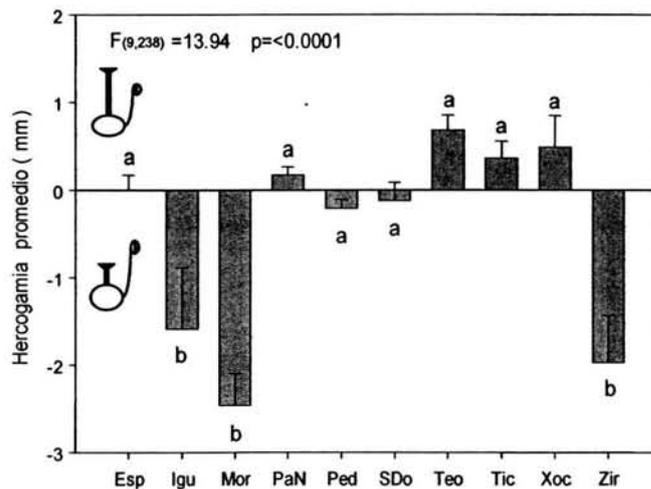
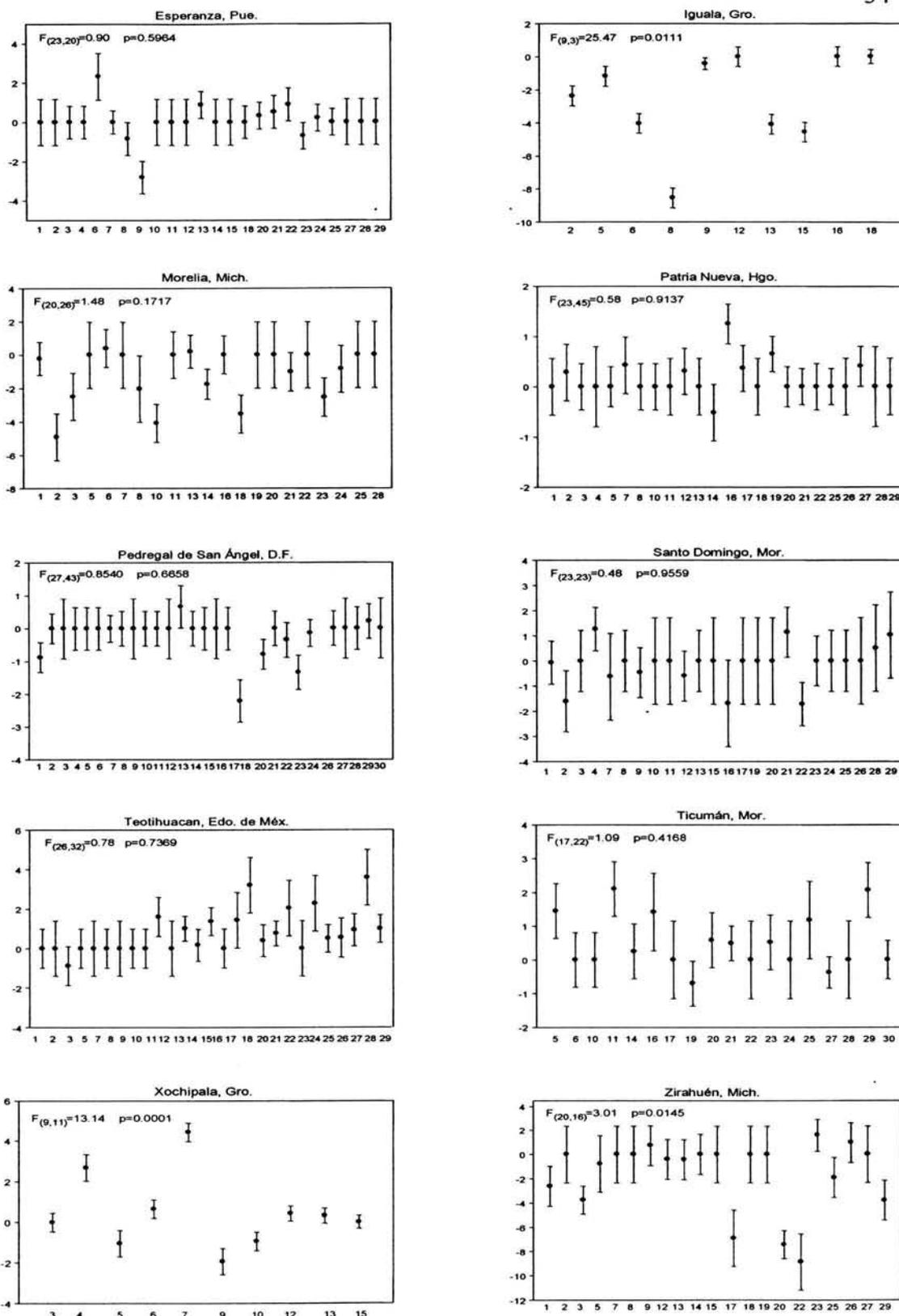


Figura 16. Variación interpoblacional en el nivel de hercogamia promedio (+1EE) en diez poblaciones de *Datura stramonium*. Las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($p<0.05$).

Hercogamia promedio (mm)



Familias

Figura 17. Variación intrapoblacional en la hercogamia promedio (+1EE) en diez poblaciones de *Datura stramonium* de la región centro-sur de México ($F_{(193,238)}=2.04$; $p<0.0001$).

4.3.2.1. Correlación entre δ y hercogamia

No hubo una correlación significativa entre la depresión endogámica familiar y la hercogamia ($r=0.038$; $P=0.7202$).

4.3.3. Correlación fenotípica entre longitud de corola y hercogamia

Se detectó una asociación positiva y significativa entre la longitud de la corola y la hercogamia ($r=0.13$; $P=0.0063$). No obstante dicha relación explica un porcentaje bajo de la varianza total (1%) (Figura 18).

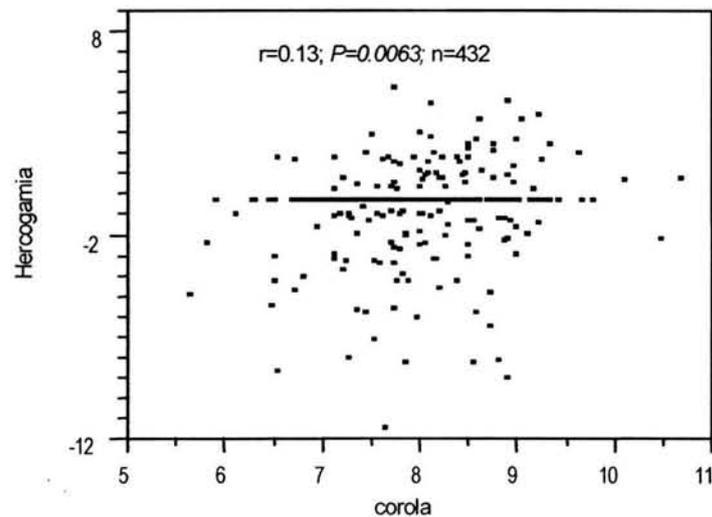


Figura 18. Correlación fenotípica entre la hercogamia y la longitud de corola en *Datura stramonium*.

4.4. Asignación de recursos

4.4.1. Tamaño de la planta

4.4.1.2. Área foliar

Se encontró que hay una relación significativa entre el tamaño de los individuos, (considerado como área foliar) y su adecuación, medida como el número de semillas producido por fruto ($F_{(1, 236)}=8.95$; $P=0.0031$) (Tabla 3).

4.4.1.3. Orden de producción de los frutos

Hubo una relación significativa entre la ontogenia de los frutos y el número de semillas producidas por fruto ($F_{(1, 236)}=68.84$; $P=<0.0001$) (Tabla 3). Esto significa que en las plantas los primeros frutos producen en promedio más semillas que los últimos.

Tabla 7. Valores promedio de la morfología floral (longitud de corola y hercogamia) y de la depresión endogámica en número y masa de las semillas en 10 poblaciones de *Datura stramonium*.

Población	Morfología floral		Depresión endogámica (δ)					
	\bar{X} Longitud de corola	\bar{X} Hercogamia	Número de semillas			Masa de las semillas (mg)		
			\bar{X} Autogamia	\bar{X} Alogamia	δ	\bar{X} Autogamia	\bar{X} Alogamia	δ
Esperanza	8.17±0.06	0.00±0.24	115.55±1.08	109.67±1.08	-0.0322	0.1531	0.1558	0.0504
Iguala	7.98±0.10	-1.58±0.26	76.78±1.19	174.82±1.21	0.1453	0.1967	0.1958	0.0160
Morelia	7.91±0.12	-2.46±0.42	98.37±1.13	142.88±1.16	0.0146	0.1788	0.1965	0.0792
Patria Nueva	8.05±0.04	0.17±0.19	96.38±1.07	114.84±1.08	0.0055	0.1686	0.1670	-0.0129
Pedregal	7.82±0.04	-0.21±0.19	121.19±1.08	108.26±1.10	-0.0199	0.1637	0.1745	0.0569
Sto. Domingo	7.88±0.06	-0.12±0.23	127.43±1.10	116.68±1.10	-0.0067	0.1662	0.1809	0.0790
Teotihuacan	7.73±0.04	0.67±0.21	108.86±1.08	132.28±1.08	0.0400	0.1599	0.1698	0.0524
Ticumán	8.38±0.08	0.36±0.26	98.99±1.12	96.09±1.11	-0.0098	0.1875	0.2125	0.1643
Xochipala	8.44±0.15	0.48±0.35	111.45±1.14	127.79±1.18	0.0787	0.1636	0.1989	0.1283
Zirahuén	7.99±0.07	-1.93±0.27	115.42±1.13	117.70±1.14	-0.0484	0.1833	0.2062	0.0782

5. Discusión

Los resultados obtenidos mostraron una ventaja de la alogamia sobre la autogamia en el número y en la masa de las semillas. Se encontró variación intrapoblacional significativa en ambos caracteres, sin embargo, el componente poblacional en el número de semillas no fue significativo mientras que en la masa de las semillas sí. La variación interpoblacional en la magnitud de la depresión endogámica fue significativa para ambos caracteres. En lo que respecta a la morfología floral, se encontró variación intra e interpoblacional en el tamaño de la corola y en la hercogamia, y aunque la relación entre estos dos caracteres fue positiva, explica sólo una pequeña parte de la varianza total. Por otra parte, no se detectó una relación significativa entre la depresión endogámica y los caracteres florales medidos.

La autogamia tuvo una ventaja del 5% sobre la alogamia en el número de semillas y del 7% en la masa de las semillas, que es comparable con el porcentaje reportado por Wolfe (1993) en *Hydrophyllum appendiculatum* bajo condiciones de invernadero. Podría considerarse que esta diferencia en adecuación entre autogamia y alogamia es baja, sin embargo, desde el punto de vista evolutivo no es un valor despreciable si se toma en cuenta un probable incremento en esta diferencia en estadios de historia de vida más avanzados, o bien, en las siguientes generaciones.

El valor promedio en el coeficiente de depresión endogámica obtenido en cada una de las poblaciones de *Datura stramonium* estuvo por debajo del 50%. Este valor coincide con lo encontrado por Núñez-Farfán (1991) en una población de la misma especie en el Pedregal de San Ángel, D.F. ($\delta=0.39$); por Zamudio (1999) en una población de Ticumán, Morelos ($\delta=0.16$), y por Stone y Motten (2002) en dos poblaciones de Estados Unidos ($\delta=0.15$ y $\delta=0.25$). Esto sugiere, de acuerdo al modelo de Lande y Schemske (1985) que el sistema de apareamiento de esta especie podría estar evolucionando hacia la autogamia, que es consistente con lo propuesto por Núñez-Farfán (1991) y López (2003).

Un gran número de estudios ha estimado la depresión endogámica en caracteres de adecuación de expresión temprana en el ciclo de vida de las plantas, como son el número de semillas producidas por fruto y la masa de las semillas. En este

trabajo se detectó depresión endogámica en ambos caracteres, lo cual contrasta con lo reportado en otras poblaciones de la misma especie (Núñez-Farfán, 1991), donde esta diferencia en adecuación sólo resultó significativa en el número de semillas. Por el contrario en *Shiidea lidgatei* (Norman *et al.*, 1995) se detectó depresión endogámica en la masa pero no en el número de semillas. Los resultados también difieren con lo reportado en los mismos caracteres en *Clarkia tembloriensis* (Holtsford y Ellstrand, 1990), *Lobelia cardinalis* y *Lobelia siphilitica* (Johnston, 1992), *Turnera ulmifolia* (Belaousoff y Shore, 1995), *Raphanus sativus* (Norman y Ellstrand, 1995), *Ipomoea purpurea* (Chang y Rausher, 1999) y *Silene virginica* (Dudash y Fenster, 2001).

La alta variación interpoblacional en la tasa de entrecruzamiento en muchas de las especies polinizadas por animales podría estar influenciada por las fluctuaciones en la disponibilidad de polinizadores y afectar la cantidad relativa de semillas de autogamia y alogamia (Aide, 1986). Por ello, se esperaría encontrar diferencias interpoblacionales significativas en la magnitud de la depresión endogámica en *D. stramonium*, y en el presente estudio esta diferencia resultó significativa tanto para el número como para la masa de las semillas. Los resultados en este sentido, son contrastantes con lo que encontró Eckert (2002) al comparar 15 poblaciones de *Decodon verticillatus*, donde no hubo variación interpoblacional significativa en los parámetros que se midieron del sistema de apareamiento, entre los que se incluyó a la depresión endogámica. Por otra parte, los datos obtenidos en este estudio coinciden con lo reportado por Kärkkäinen *et al.* (1996), quienes sí encontraron diferencias geográficas significativas en la magnitud de la depresión endogámica en un estadio temprano de vida en poblaciones finlandesas de *Pinus sylvestris* crecidas en un jardín experimental. Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas en el fruit-set entre tratamientos ni entre poblaciones, que coincide con lo que reportaron Eckert y Barrett (1994) en *Decodon verticillatus*, pero contrasta con la variación geográfica encontrada en el fruit set en poblaciones naturales de *Lonicera japonica* (Larson *et al.*, 2002).

El estudio de la variación geográfica en la depresión endogámica es importante, pues el efecto de la selección contra las mutaciones deletéreas o letales que provocan la depresión endogámica puede depender de la calidad ambiental (Kärkkäinen *et al.*,

1996) que a su vez está relacionada con el grado de estrés fisiológico que un individuo experimenta en distintas condiciones (Ramsey y Vaughton, 1998). La mayoría de los estudios experimentales sobre depresión endogámica se han llevado a cabo en invernaderos (Husband y Schemske, 1996) sin tomar en cuenta la magnitud de las influencias ecológicas y ambientales (Cheptou y Mathias, 2000; Hedrick y Kalinowski, 2000). Las fluctuaciones en las condiciones ecológicas no pueden excluirse de los estudios experimentales, ya que pueden dar una importante fuente de variación en la expresión de la depresión endogámica (Cheptou *et al.*, 2000). En investigaciones futuras sería importante tener en cuenta los efectos de la variación ambiental sobre la depresión endogámica. Esto se podría lograr mediante la observación de las diferencias de las progenies de auto y alogamia bajo condiciones naturales o variando las condiciones experimentales.

Además de los factores ecológicos y ambientales, la variación interpoblacional en la magnitud de la depresión endogámica podría deberse a un conjunto de factores genéticos que varían entre las poblaciones, como el nivel de endogamia, la intensidad de selección contra los homocigos o heterocigos, el nivel de mutación, cuellos de botella o tamaños finitos de población (Hedrick *et al.*, 1999). A pesar de la importancia evolutiva de la depresión endogámica y de que se ha estimado su magnitud en muchas especies, se sabe poco aún sobre su base genética, que es un campo interesante para investigaciones posteriores.

En cuanto a la morfología floral, se encontró variación intra e interpoblacional en la longitud de corola de *Datura stramonium*, que coincide con lo reportado para poblaciones de *Alkanna orientalis* (Gilbert *et al.*, 1996), *Raphanus sativus* (Mazer y Meade, 2000), *Ipomopsis aggregata* (Caruso, 2001), *Raphanus raphanistrum* (Williams y Conner, 2001) y *Agave lechuguilla* (Silva-Montellano y Eguiarte, 2003). Al mismo tiempo, la hercogamia tuvo una variación importante tanto dentro como entre poblaciones, resultado comparable con lo que reportaron Belaoussoff y Shore (1995) en 11 poblaciones de *Turnera ulmifolia*; Jonas y Geber (1999) en 16 poblaciones de *Clarkia unguiculata*; y Lennartsson *et al.*, (2000) en 43 poblaciones de *Gentianella campestris*.

No se detectó asociación entre la hercogamia y la depresión endogámica en *Datura stramonium*, a diferencia de los resultados obtenidos en la misma especie por Stone y Motten (2002), en *Ipomoea purpurea* (Chang y Rausher, 1999) y en *Gilia achilleifolia* (Takebayashi y Delph, 2000). Esto es interesante, pues el efecto de la hercogamia sobre la depresión endogámica podría no ser tan claro en experimentos de invernadero, si consideramos que, independientemente del nivel de hercogamia, todas las flores recibieron una proporción igual de polen a partir de las cruces manuales controladas. Sin embargo, como la hercogamia es un carácter heredable, esperaríamos que esta relación se diera y nos revelara ciertos patrones sobre la historia de endogamia en las poblaciones.

Un aspecto notable de los resultados obtenidos sobre la morfología floral, es que la variación fenotípica en longitud de corola y hercogamia dentro y entre poblaciones se expresó aún cuando los individuos se desarrollaron bajo condiciones homogéneas de invernadero. Esto nos lleva a suponer que en *Datura stramonium* hay un componente genético heredable en estos dos caracteres (Lennartsson *et al.*, 2000; Motten y Stone, 2000; López, 2003) y también una influencia ambiental (Elle y Hare, 2002) que no sólo actúa sobre la variación a través de la selección natural, sino que también contribuye a determinar la expresión de ciertas variantes genéticas y fenotípicas (Hoffman y Hercus, 2000). Al mismo tiempo, es importante considerar que el ambiente es capaz de imponer barreras para el flujo génico, lo que podría explicar parte de las diferencias en la morfología floral entre poblaciones de localidades distintas (Gilbert *et al.*, 1996).

La variación en la longitud de corola, podría estar reflejando, además de una diferenciación genética intra e interpoblacional, una respuesta adaptativa de las poblaciones a la abundancia de los polinizadores o a la preferencia de estos por un hábitat determinado. La variación en la hercogamia, por su parte, sugiere que las poblaciones de plantas polinizadas por animales pueden experimentar condiciones bajo las cuales la eficacia de la transferencia del polen está comprometida, favoreciendo el entrecruzamiento o la autogamia (Barrett, 2003). Estudios en curso analizarán la varianza genética en los atributos florales, la tasa de entrecruzamiento y la abundancia de polinizadores en poblaciones de *Datura stramonium*.

La variación geográfica del sistema de apareamiento en *Datura stramonium* encontrada dentro y entre poblaciones podría deberse a las diferencias genéticas entre los individuos dentro de las poblaciones, así como también a la heterogeneidad en los factores ambientales y ecológicos a lo largo de la región geográfica estudiada (Domínguez *et al.*, 1998; Juenger y Bergelson, 2002). Esta heterogeneidad promueve la diferenciación al afectar la cantidad y distribución de la diversidad genética dentro y entre poblaciones, e influye de manera importante sobre la evolución del sistema de apareamiento en las poblaciones naturales y su adaptación a escala local. Sería importante detectar los patrones geográficos de la variación en los caracteres de la morfología floral en el campo.

La evidencia sugiere que el sistema de apareamiento de *Datura stramonium* podría estar evolucionando hacia la autogamia. Sin embargo, resta determinar con claridad cuáles son las fuerzas selectivas implicadas en esta variación, es decir, si es adaptativa o si los alelos se fijan en las poblaciones de manera aleatoria.

6. Literatura citada

- Agren, J. y Schemske, D. W. 1993. Outcrossing rate and inbreeding depression in two annual monoecious herbs, *Begonia hirsute* and *B. semiovata*. *Evolution* 47(1): 125-135.
- Aide, T. M. 1986. The influence of wind and animal pollination on variation in outcrossing rates. *Evolution* 40(2): 434-435.
- Andersson, S. y Waldmann, P. 2002. Inbreeding depression in a rare plant, *Scabiosa canescens* (Dipsacaceae). *Hereditas* 136: 207-211.
- Barrett, S. C. H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London Series B* 358: 991-1004.
- Barrett, S. C.H. y Charlesworth, D. 1991. Effects of a change in the level of inbreeding on the genetic load. *Nature* 352: 522-524.
- Barrett, S. C.H. y Harder, L. D. 1996. Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution* 11(2): 73-79.
- Barrett, S. C. H., Harder, L. D. y Worley, A. C. 1996. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351: 1271-1280.
- Belaoussoff, S. y Shore, J. S. 1995. Floral correlates and fitness consequences of mating-system variation in *Turnera ulmifolia*. *Evolution* 49(3): 545-556.
- Blarer, A., Keasar, T. y Schmida, A. 2002. Possible mechanisms for the formation of flower size preferences by foraging bumblebees. *Ethology* 108: 341-351.
- Briggs, D. y Walters, S.M. 1997. Plant variation and evolution. Cambridge University Press. UK. pp. 120-165.
- Brunet, J. y Eckert, C. G. 1998. Effects of floral morphology and display on outcrossing in Blue Columbine, *Aquilegia caerulea* (Ranunculaceae). *Functional Ecology* 12: 596-606.

- Byers, D. L. y Waller, D. M. 1999. Do plant populations purge their genetic load? Effects of population size and mating history on inbreeding depression. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 479-513.
- Carr, D. E. y Dudash, M. R. 1996. Inbreeding depression in two species of *Mimulus* (Scrophulariaceae) with contrasting mating systems. *American Journal of Botany* 83(5): 586-593.
- Carr, D. E. y Dudash, M. R. 1997. The effects of five generations of enforced selfing on potential male and female function in *Mimulus guttatus*. *Evolution* 51(6): 1797-1807.
- Carr, D. E. y Dudash, M. R. 2003. Recent approaches into the genetic basis of inbreeding depression in plants. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London Series B* 358: 1071-1084.
- Caruso, C. M. 2001. Differential selection on floral traits of *Ipomopsis aggregate* growing in contrasting environments. *Oikos* 94: 295-302.
- Chang, S. y Rausher, M. 1999. The role of inbreeding depression in maintaining the mixed mating system of the common morning glory, *Ipomoea purpurea*. *Evolution* 53(5): 1366-1376.
- Charlesworth, D. y Charlesworth, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 237-268.
- Cheptou, P. O., Imbert, J. E., Lepart, J. y Escarre, J. 2000. Effects of competition on lifetime estimates of inbreeding depression in the outcrossing plant *Crepis sancta* (Asteraceae). *Journal of Evolutionary Biology* 13: 522-531.
- Cheptou, P. O. y Mathias, A. 2001. Can varying inbreeding depression select for intermediary selfing rates? *The American Naturalist* 157(4): 361-373.
- Conner, J. K. 1997. Floral evolution in wild radish: The roles of pollinators, natural selection, and genetic correlations among traits. *International Journal of Plant Sciences* 158(6 Suppl.): S108-S120.
- Conner, J. K. y Rush, S. 1996. Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 105: 509-516.
- Crnokrak, P. y Roff, D. A. 1999. Inbreeding depression in the wild. *Heredity* 83: 260-270.

- Cruz, E. A.L. 1999. Evolución del sistema de apareamiento en *Datura*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Cuevas, G. E. 1996. Tasa de entrecruzamiento, vecindario genético y tamaño efectivo de la población en *Datura stramonium* L. (Solanaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Culley, T. M. 2000. Inbreeding depression and floral type fitness differences in *Viola canadensis* (Violaceae), a species with chasmogamous and cleistogamous flowers. *Canadian Journal of Botany* 78: 1420-1429.
- Dole, J. y Ritland, K. 1993. Inbreeding depression in two *Mimulus* taxa measured by multigenerational changes in the inbreeding coefficient. *Evolution* 47(2): 361-373.
- Domínguez, C. A., Eguiarte, L. E., Núñez-Farfán, J. y Dirzo, R. 1998. Flower morphometry of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): Geographical variation in Mexican populations. *American Journal of Botany* 85(5): 637-643.
- 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.
- Dudash, M. R. y Fenster, C. B. 2001. The role of breeding system and inbreeding depression in the maintenance of an outcrossing mating strategy in *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 88(11): 1953-1959.
- Dudash, M. R., Carr, D. E. y Fenster, C. B. 1997. Five generations of enforced selfing and outcrossing in *Mimulus guttatus*: Inbreeding depression variation at the population and family level. *Evolution* 51(1): 54-65.
- Eckert, C. G. 2002. Effect of geographical variation in pollinator fauna on the mating system of *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *International Journal of Plant Sciences* 163(1): 123-132.
- Eckert, C. G. y Barrett, S. C.H. 1994. Inbreeding depression in partially self-fertilizing *Decodon verticillatus* (Lythraceae): population-genetic and experimental analyses. *Evolution* 48(4): 952-964.
- Eckert, C. G. y Schaefer, F. 1998. Does self-pollination provide reproductive assurance in *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae)? *American Journal of Botany* 85(7): 919-924.

- Eguiarte, L.E. y Piñero, D. 1999. Genética de la conservación: leones vemos, genes no sabemos. En: J. Núñez-Farfán y L.E. Eguiarte (comps). *La Evolución Biológica*. UNAM. México.
- Elle, E. y Hare, J. D. 2002. Environmentally induced variation in floral traits affects the mating system in *Datura wrightii*. *Functional Ecology* 16: 79-88.
- Fetscher, A. E. 2001. Resolution of male-female conflict in an hermaphrodite flower. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 268: 525-529.
- Fischer, M. y Matthies, D. 1997. Mating structure and inbreeding and outbreeding depression in the rare plant *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *American Journal of Botany* 84(12): 1685-1692.
- Fisher, R. A. 1941. Average excess and average effect of a gene substitution. *Annals of Eugenics* 11: 53-63.
- Fishman, L. 2001. Inbreeding depression in two populations of *Arenaria uniflora* (Caryophyllaceae) with contrasting mating systems. *Heredity* 86: 184-194.
- Fornoni, J. y Núñez-Farfán, J. 2000. Evolutionary ecology of *Datura stramonium*: Genetic variation and costs for tolerance to defoliation. *Evolution* 54(3): 789-797.
- Galen, C. 1996. Rates of floral evolution: Adaptation to bumblebee pollination in an alpine wildflower, *Polemonium viscosum*. *Evolution* 50(1): 120-125.
- Galen, C. 1999. Why do flowers vary? *Bioscience* 49(8): 631-641.
- Galen, C., Sherry, R. A. y Carroll, A. B. 1999. Are flowers physiological sinks or faucets? Costs and correlates of water use by flowers of *Polemonium viscosum*. *Oecologia* 118: 461-470.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Gilbert, F., Willmer, P., Semida, F., Ghazoul, J. y Zalut, S. 1996. Spatial variation in selection in a plant-pollinator system in the wadis of Sinai, Egypt. *Oecologia* 108: 479-487.
- Harder, L. D. y Barrett, S. C. H. 1995. Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature* 373: 512-515.
- Hedrick, P.W. y Kalinowski, S.T. 2000. Inbreeding depression in conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 139-162.

- Hedrick, P. W., Savolainen, O. y Kärkkäinen, K. 1999. Factors influencing the extent of inbreeding depression: an example from Scots pine. *Heredity* 82: 441-450.
- Herlihy, C. R. y Eckert, C. G. 2002. Genetic costs of reproductive assurance in a self-fertilizing plant. *Nature* 416: 320-323.
- Hoffman, A. A. y Hercus, M. J. 2000. Environmental stress as an evolutionary force. *BioScience* 50(3): 217-226.
- Holsinger, K. E. 1988. Inbreeding depression doesn't matter: the genetic basis of mating-system evolution. *Evolution* 42(6): 1235-1244.
- Holsinger, K. E. 1991a. Mass-action models of plant mating systems: The evolutionary stability of mixed mating systems. *The American Naturalist* 138(3): 606-622.
- Holsinger, K. E. 1991b. Inbreeding depression and the evolution of plant mating systems. *Trends in Evolutionary Ecology* 6(10): 307-308.
- Holsinger, K. E. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Proceedings of Natural Academy of Sciences* 97(13): 7037-7042.
- Holsinger, K. E. 2001. Sistemas de apareamiento, biología de la polinización y diversidad en angiospermas. En: H. M. Hernández, A.N. García Aldrete, F. Álvarez y M. Ulloa (comps.). *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. Instituto de Biología, UNAM-FCE, México. pp. 129-148.
- Holtsford, T. P. y Ellstrand, N. C. 1990. Inbreeding depression effects in *Clarkia tembloriensis* (Onagraceae) populations with different natural outcrossing rates. *Evolution* 44(8): 2031-2046.
- Holtsford, T. P. y Ellstrand, N. C. 1992. Genetic and environmental variation in floral traits affecting outcrossing rate in *Clarkia tembloriensis* (Onagraceae). *Evolution* 46(1): 216-225.
- Husband, B. C. y Schemske, D. W. 1996. Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution* 50(1): 54-70.
- Johnston, M. O. 1992. Effects of cross and self-fertilization on progeny fitness in *Lobelia cardinalis* and *L. siphilitica*. *Evolution* 46(3): 688-702.
- Johnston, M. O. y Schoen, D. J. 1994. On the measurement of inbreeding depression. *Evolution* 48(5): 1735-1741.

- Jonas, C. S. y Geber, M. A. 1999. Variation among populations of *Clarkia unguiculata* (Onagraceae) along altitudinal and latitudinal gradients. *American Journal of Botany* 86(3): 333-343.
- Juenger, T. y Bergelson, J. 2002. The spatial scale of genotype by environment interaction (GEI) for fitness in the loose-flowered *Gilia*, *Ipomopsis laxiflora* (Polemoniaceae). *International Journal of Plant Sciences* 163(4): 613-618.
- Kärkkäinen, K., Koski, V. y Savolainen, O. 1996. Geographical variation in the inbreeding depression of *Scots pine*. *Evolution* 50(1): 111-119.
- Kärkkäinen, K., Kuittinen, H., Van Treuren, R., Vogl, C., Oikarinen, S. y Savolainen, O. 1999. Genetic basis of inbreeding depression in *Arabis petraea*. *Evolution* 53(5): 1354-1365.
- Keller, L. F. & Waller, D. M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution* 17(5): 230-241.
- Kobayashi, S., Inoue, K. y Kato, M. 1997. Evidence of pollen transfer efficiency as the natural selection factor favoring a large corolla of *Campanula punctata* pollinated by *Bombus diversus*. *Oecologia* 111: 535-542.
- Lara, C. y Ornelas, J. F. 2001. Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. *Oecologia* 128: 263-273.
- Lande, R. y Schamske, D. W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution* 39(1): 24-40.
- Larson, K. C., Fowler, S. P. y Walter, J.C. 2002. Lack of pollinators limits fruit set in the exotic *Lonicera japonica*. *American Midland Naturalist* 148(1): 54-60.
- Latta, R. y Ritland, K. 1994. The relationship between inbreeding depression and prior inbreeding among populations of four *Mimulus* taxa. *Evolution* 48(3): 806-817.
- Lawrence, E. ed. 2003. *Diccionario Akal de Términos biológicos*. Akal. España.
- Lennartsson, T., Oostermeijer, J.G.B., Van Dijk y Den Nijs, H.C.M. 2000. Ecological significance and heritability of floral reproductive traits in *Gentianella campestris* (Gentianaceae). *Basic and Applied Ecology* 1: 69-81.
- Lloyd, D. G. 1979. Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *The American Naturalist* 113(1): 67-79.

- López, V. A. 2003. Garantía reproductiva de la autopolinización en *Datura stramonium*: variación genética y selección natural del tamaño floral y la hercogamia. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Luijten, S. H., Marckéry., Oostermeijer, J. G. B. y Den Nijs, H. C. M. 2002. Demographic consequences of inbreeding and outbreeding in *Arnica montana*: a field experiment. *Journal of Ecology* 90: 593-603.
- McCall, C., Waller, D. M. y Mitchell-Olds, T. 1994. Effects of serial inbreeding on fitness components in *Impatiens capensis*. *Evolution* 48(3): 818-827.
- Mazer, S. J. y Meade, D. E. 2000. Geographic variation in flower size in wild radish: The potential role of pollinators in population differentiation. En *Adaptive genetic variation in the wild*, eds. Mousseau, T. A., Sinervo, B. y Endler, J. Oxford University Press. NY. pp. 157-186.
- Motten, A. F. y Antonovics, J. 1992. Determinants of outcrossing rate in a predominantly self-fertilizing weed, *Datura stramonium* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 79(4): 419-427.
- Motten, A. F. y Stone, J. L. 2000. Heritability of stigma position and the effect of stigma-anther separation on outcrossing in a predominantly self-fertilizing weed *Datura Stramonium* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 87(3): 339-347.
- Norman, J. K., Sakai, A. K., Weller, S. G. y Dawson, T. E. 1995. Inbreeding depression in morphological and physiological traits of *Schiedea lydgatei* (Caryophyllaceae) in two environments. *Evolution* 49(2): 297-306.
- Núñez-Farfán, J. 1991. Biología evolutiva de *Datura Stramonium* L. en el centro de México: Selección natural de resistencia a los herbívoros, sistema de cruzamiento y variación genética intra e interpoblacional. Tesis de doctorado. Centro de Ecología-UACP y CCH. UNAM. México.
- Núñez-Farfán, J. 1995. Ecología evolutiva de *Datura Stramonium* (toloache) en México. *Ciencia* 46: 197-214.
- Núñez-Farfán, J. y Dirzo, R. 1994. Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in Central Mexico: Natural selection for resistance to herbivorous insects. *Evolution* 48(2): 423-436.

- Núñez-Farfán, J., Cabrales, R. A. y Dirzo, R. 1996. Mating system consequences on resistance to herbivory and life history traits in *Datura stramonium*. *American Journal of Botany* 83(8): 1041-1049.
- Proctor, M., Yeo, P. y Lack, A. 1996. The natural history of pollination. Timber Press. UK.
- Ramsey, M. y Vaughton, G. 1998. Effect of environment on the magnitude of inbreeding depression in seed germination in a partially self-fertile perennial herb (*Blandfordia grandiflora*, Liliaceae). *International Journal of Plant Sciences* 159: 98-104.
- Rankin, A. E., Weller, S. G. y Sakai, A. N. 2002. Mating system instability in *Schiedea menziesii* (Caryophyllaceae). *Evolution* 56(8): 1574-1585.
- Robertson, A. W. y Lloyd, D. G. 1991. Herkogamy, dichogamy and self-pollination in six species of *Myosotis* (Boraginaceae). *Evolutionary Trends in Plants* 5(1): 53-63.
- Sakai, A. K. y Westneat, D. F. 2001. Mating systems. En: C.W., Fox; D.A., Roff; D.J., Fairbairn (eds). *Evolutionary Ecology. Concepts and case studies*. Oxford University Press.
- SAS Institute Inc. 1995. JMP Version 3.2.1. SAS Institute, Inc. Cary. NC.
- Schemske, D. W. y Lande, R. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants II. Empirical observations. *Evolution* 39(1):41-52.
- Scobell, S. A. y Scott, P. E. 2002. Visitors and floral traits of a Hummingbird-adapted cactus (*Echinocereus coccineus*) show only minor variation along an elevational gradient. *American Midland Naturalist* 147(1): 1-15.
- Severns, P. 2003. Inbreeding and small population size reduce seed set in a threatened and fragmented plant species, *Lupinus sulphureus* ssp. *Kincaidii* (Fabaceae). *Biological Conservation* 110: 221-229.
- Shonle, I. y Bergelson, J. 2000. Evolutionary ecology of the tropane alkaloids of *Datura stramonium* L. (Solanaceae). *Evolution* 54(3): 778-788.
- Silva-Montellano, A. y Eguiarte, L. E. 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. I. Floral characteristics, visitors, and fecundity. *American Journal of Botany* 90(3): 377-387.

- Solbrig, O. T. 1976. On the relative advantages of cross- and self-fertilization. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63(2): 262-276.
- Sokal, R. S. y Rohlf, F. J. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. *W. H. Freeman and Co.*
- Stone, J. L. 2000. Does anthocyanin affect outcrossing rates in *Datura stramonium* (Solanaceae)? *American Journal of Botany* 87(3): 348-354.
- Stone, J. L. y Motten, A. F. 2002. Anther-stigma separation is associated with inbreeding depression in *Datura stramonium*, a predominantly self-fertilizing annual. *Evolution* 56(11): 2187-2195.
- Takebayashi, N. y Delph, L. F. 2000. An association between a floral trait and inbreeding depression. *Evolution* 54(3): 840-846.
- Takebayashi, N. y Morrell, P. L. 2001. Is self-fertilization an evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macroevolutionary approach. *American Journal of Botany* 88(7): 1143-1150.
- Thompson, J. D. 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia* 126: 386-394.
- Totland, O. y Schulte-Herbrüggen, B. 2003. Breeding system, insect flower visitation, and floral traits of two alpine *Cerastium* species in Norway. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 5(2): 242-247.
- Uyenoyama, M. K., Holsinger, K. E. y Waller, D. M. 1993. Ecological and genetic factors directing the evolution of self-fertilization. *Oxford Surveys of Evolutionary Biology* 9: 327-381.
- Valverde, P.L.; Fornoni, J. y Núñez-Farfán. 2001. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura Stramonium*. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 424-432.
- van Treuren, R., Bijlsma, R., Ouborg, N. J. y Van Delden, W. 1993. The significance of genetic erosion in the process of extinction. IV. Inbreeding depression and heterosis effects caused by selfing and outcrossing in *Scabiosa columbaria*. *Evolution* 47(6): 1669-1680.

- Vogler, D. W. y Kalisz, S. 2001. Sex among the flowers: the distribution of plant mating systems. *Evolution* 55: 202-204.
- Young, H. J. y Stanton, M. L. 1990. Influences of floral variation on pollen removal and seed production in wild radish. *Ecology* 71(2): 536-547.
- Waldmann, P. 2003. Bayesian inference of inbreeding depression in controlled crosses. *Evolution* 57(8): 1947-1951.
- Waller, D. M. 1993. The statics and dynamics of mating system evolution. En *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding: theoretical and empirical perspectives*, ed. Thornhill, N. W. The University of Chicago Press. USA.
- Waser, N. M. y Price, M. V. 1994. Crossing-distance effects in *Delphinium nelsonii*: Outbreeding and inbreeding depression in progeny fitness. *Evolution* 48(3): 842-852.
- Williams, J. L. y Conner, J. K. 2001. Sources of phenotypic variation in floral traits in wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 88(9): 1577-1581.
- Wolfe, L. M. 1993. Inbreeding depression in *Hydrophyllum appendiculatum*: Role of maternal effects, crowding, and paternal mating history. *Evolution* 47(2): 374-386.
- Worley, A. C., Baker, A. M., Thompson, J. D. y Barrett, S. C. H. 2000. Floral display in *Narcissus*: Variation in flower size and number at the species, population, and individual levels. *International Journal of Plant Sciences* 161(1): 69-79.
- Yahara, T. 1992. Graphical analysis of mating system evolution in plants. *Evolution* 46(2): 557-561.
- Zamudio, P. J. 1999. Morfología floral y sistema de apareamiento de cuatro especies del género *Datura* (Solanaceae). Tesis de Licenciatura. ENEP-Iztacala. UNAM. México.

Página web:

http://www.mpiz-koeln.mpg.de/~stueber/herbarium/Datura_stramonium_600.jpg