

00381

25



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE  
MEXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**VARIACIÓN Y DOMESTICACIÓN DE  
*Datura metel* L. (SOLANACEAE)**

2001

**T E S I S**  
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
**DOCTOR EN CIENCIAS**  
**( B I O L O G I A )**  
P R E S E N T A  
**MARIO LUNA CAVAZOS**

**DIRECTOR DE TESIS: DR. ROBERT ARTHUR BYE BOETTLER**

2001



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

00381



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

VARIACION Y DOMESTICACION DE  
Datura metel L. (SOLANACEAE)

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL GRADO  
ACADEMICO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS  
( B I O L O G I A )  
P R E S E N T A :  
MARIO LUNA CAVAZOS

## DEDICATORIA

A Angélica y nuestros hijos Dahly, Mario y Carlos

A mis padres Lauro y María de la Paz

A mis hermanos

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Robert Bye, por permitirme participar en su equipo de trabajo, dentro del proyecto Biodiversidad de *Datura* en México. El Dr. Bye, como Director de Tesis, me transmitió valiosos consejos y observaciones, y siempre estuvo al pendiente de que el apoyo material fuera oportuno, todo ello contribuyó para llevar a buen término el presente trabajo.

A la Dra. Patricia Dávila y a la Dra. Guadalupe Palomino, miembros de mi Comité Tutoral, quienes me dieron ideas relevantes en la planeación del trabajo y, en las sesiones de discusión y revisión del escrito, aportaron valiosas sugerencias que lo mejoraron ampliamente.

A los Dres. Fernando Chiang, Alfonso Delgado Rogelio Aguirre y Javier Caballero, quienes participaron como síndicales e hicieron valiosas sugerencias y observaciones a este trabajo.

A MeiJun Jiao, con quién compartí las experiencias de este trabajo, tanto en el campo como en el laboratorio, y junto con el Dr. Bye, por las numerosas sesiones de discusión para concluir satisfactoriamente nuestros respectivos estudios.

Al M.C. Francisco Basurto por todo el apoyo que nos dio en el trabajo de campo, así como al M.C. Gilberto Márquez por su ayuda durante las recolectas por el noroeste de México. Al Dr. Víctor Fuentes, quién nos acompañó en los

recorridos de recolecta por el sureste de México. Al Dr. David Martínez, por su apoyo y asesoría en la germinación de semillas de *Datura*.

A la Biól. Myrna Mendoza, por su apoyo en la elaboración de la base de datos de *Datura*. A la Biól. Lourdes Carmona por permitirme usar algunos caracteres de la anatomía de semillas de *Datura*, para el análisis filogenético. Al M.C. Carlos Díaz por su apoyo en la realización de este trabajo. Al Sr. Miguel Trejo por el procesamiento y conservación del material botánico

A la M.C. Nidia Pérez, por capacitarme en el análisis de isoenzimas. Al Dr. Fernando Cervantes, por permitirnos el uso del Laboratorio de Electroforesis del Departamento de Zoología, Instituto de Biología, U.N.A.M.

Al personal de los siguientes herbarios: A, ASU, ARIZ, CICY, CHAPA, CHP, ENCB, FCME, GH, K MEXU, MICH, MO, NMC, NY, POM, RSA, SD, SRSC, TEX, UC, UNM, US y XAL, por el préstamo de los especímenes de *Datura*.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico otorgado al autor de esta tesis.

A la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), por el apoyo económico para la realización de este trabajo (Proyecto 088).

	Página
ÍNDICE DE CONTENIDO	i
ÍNDICE DE CUADROS	v
ÍNDICE DE FIGURAS	vi
ÍNDICE DE APÉNDICES	viii
RESUMEN	1
SUMMARY	2
INTRODUCCIÓN GENERAL	3
CAPÍTULO 1	9
HISTORIA Y ORIGEN DE <i>Datura metel</i> L.	9
RESUMEN	9
INTRODUCCIÓN	9
Evidencias que explican la domesticación de las plantas cultivadas	10
Evolución de plantas bajo domesticación	12
Selección de plantas bajo cultivo	15
Selección como factor de domesticación	16
Domesticación de plantas en México	18
Historia del género <i>Datura</i>	20
Descripción botánica de <i>Datura</i>	21
Importancia económica de <i>Datura</i>	22
Historia y origen de <i>Datura metel</i>	24

	Página
Importancia económica de <i>Datura metel</i>	27
CONCLUSIONES	31
CAPÍTULO 2	32
ANÁLISIS FENÉTICO DE <i>Datura</i> SECCIÓN <i>Dutra</i> , EN MÉXICO	32
RESUMEN	32
INTRODUCCIÓN	33
Variación morfológica	33
Variación morfológica y clasificación	34
Clasificación fenética	35
Análisis de agrupamiento	37
Análisis de ordenación	38
Análisis de componentes principales	39
OBJETIVOS	42
HIPÓTESIS	42
MÉTODO	43
Estudio morfométrico del género <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i>	43
Análisis de datos	45
RESULTADOS	50
Agrupamiento	50



	Página
Componentes principales	52
Tratamiento taxonómico	63
DISCUSIÓN	75
CONCLUSIONES	83
<b>CAPÍTULO 3</b>	<b>91</b>
VARIACIÓN GENÉTICA EN <i>Datura</i> SECCIÓN <i>Dutra</i>	91
RESUMEN	91
INTRODUCCIÓN	92
Variación genética	94
Tipos de análisis genéticos	95
Citogenética	95
Hibridación	97
Marcadores genéticos moleculares	99
Análisis de ácidos nucleicos	100
Isoenzimas	102
Importancia de los estudios isoenzimáticos	102
Estudios de isoenzimas en <i>Datura</i>	106
OBJETIVOS	107
HIPÓTESIS	108
MÉTODO	108
Trabajo de laboratorio	110

	Página
Análisis de datos de isoenzimas	112
RESULTADOS	116
Variabilidad genética	116
Distancia genética	119
DISCUSIÓN	128
CONCLUSIONES	140
CAPÍTULO 4	143
ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE <i>Datura</i> SECCIÓN <i>Dutra</i>	143
RESUMEN	143
INTRODUCCIÓN	144
Filogenia y clasificación biológica	146
Importancia de los estudios filogenéticos	147
OBJETIVOS	150
MÉTODO	150
RESULTADOS	156
DISCUSIÓN	163
CONCLUSIONES	168
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES	169
LITERATURA CITADA	174

## ÍNDICE DE CUADROS

	Página
2.1. Variables usadas en el análisis fenético de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i>	47
2.2. Grupos de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i> , y los taxa que los forman, producidos por el análisis de agrupamiento	51
2.3. Subdivisión de los grupos de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i> , en conjuntos producidos por el análisis de agrupamiento	52
2.4. Contribución o valor de importancia de las variables para los tres primeros componentes principales	56
2.5 Cuadro comparativo de las características morfológicas de las especies de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i>	61
2.6 Caracteres de <i>Datura metel</i> relacionados con su proceso de domesticación	84
3.1 Procedencia de las poblaciones de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i> , incluidas en el análisis de isoenzimas	114
3.2. Variación aloenzimática en las especies de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i>	120
3.3. Frecuencias alélicas de los sistemas enzimáticos estudiados en especies de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i>	121
3.4. Amplitudes y promedios de distancia genética entre las especies de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i> estudiadas	124
4.1. Caracteres y sus estados usados en el análisis cladístico de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i> , con <i>Brugmansia</i> como grupo externo	153
4.2. Matriz de caracteres para el análisis cladístico de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i>	155

## ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
1.1. Plantas de <i>Datura metel</i> var. <i>muricata</i>	29
1.2. Plantas de <i>Datura metel</i> var. <i>fastuosa</i>	30
2.1. Fenograma que muestra la semejanza fenética entre los taxa de la sección <i>Dutra</i> género <i>Datura</i>	55
2.2. Semejanza fenética entre los taxa de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i> mostrada por los ejes 1 y 2 del análisis de componentes principales	58
2.3. Semejanza fenética entre los taxa de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i> mostrada por los ejes 1 y 3 del análisis de componentes principales	59
2.4. Semejanza fenética entre los taxa de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i> mostrada por los ejes 2 y 3 del análisis de componentes principales	60
3.1. Ejemplo de la variación aloenzimática de las enzimas: A) glutamato oxaloacetato transaminasa (Got) y b) malato deshidrogenasa (Mdh)	118
3.2. Dendrograma que muestra las relaciones genéticas entre las especies de la sección <i>Dutra</i> de México, con base en coeficientes de distancia genética de Nei (1972).	127
3.3. Mapa de distribución de <i>Datura inoxia</i> , <i>D. lanosa</i> y <i>D. metel</i> en el continente americano	142
4.1. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas de las especies de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i> y <i>Brugmansia</i>	159
4.2. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas de las especies de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i> y <i>Brugmansia</i>	160

4.3. Árbol de consenso estricto para los dos cladogramas igualmente parsimoniosos derivados del análisis de 21 caracteres morfológicos en las especies de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i> , y <i>Brugmansia</i> como grupo externo	161
4.4. Mapa de distribución de las especies de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i> en el continente americano	162

## ÍNDICE DE APÉNDICES

	Página
1.2. Localidades, colectores y números de recolecta de las poblaciones de <i>Datura</i> sección <i>Dutra</i> consideradas en el estudio	86

## SUMMARY

*Datura metel* is cultivated as an ornamental and medicinal plant in some regions of Mexico and the world. This research have as its objectives to gather evidences of the morphological and genetical similarity, the ancestry and the phytogeography of *D. metel* and their mexican wild relatives of the section *Dutra*, to explain the evolutionary trends of *D. metel* under domestication.

The analysis of morphological similarity among taxa based on cluster and principal components separated eight species: *D. discolor*, *D. inoxia*, *D. kymatocarpa*, *D. lanosa*, *D. metel*, *D. pruinosa*, *D. reburra* and *D. wrightii*. *Datura metel* is morphologically more similar to *D. inoxia*. Based on morphology it is proposed that *D. metel* has been subjected to artificial selection and evolved as ornamental showing the morphological modifications such as: the arrangement of the corolla in two or three verticiles, the variation of the colour of the corolla, the reduction in the size and number of the spines in the fruit, the glabrous character of the plant, and the semiwoodyness of the stem. The genetic analysis, based on an electrophoretic study of isozymes, yielded results such as *D. metel* is genetically more related to *D. inoxia* and *D. lanosa*, due to shared allelic frecuencies and by the low index of genetic distance between them. The cladistic analysis of 21 morphological traits between the taxa of section *Dutra* showed the formation of two main clades, one that includes the perennial herbs: *D. inoxia*, *D. metel*, *D. wrightii* and *D. lanosa*, and other the annuals: *D. discolor*, *D. kymatocarpa*, *D. pruinosa* and *D. reburra*. *Datura inoxia* is the sister species of *D. metel*. *Datura inoxia* and *D. lanosa* are the closest morphological and genetically taxa to *D. metel*; however, from the phytogeographical point of view *D. inoxia* has a sympatric distribution with *D. metel* in Mexico, Central America as well as in the Caribbean islands whereas *D. lanosa*, endemic to northwestern Mexico has an allopatric distribution with *D. metel*.

The join analysis of the morphological, genetic and cladistic along with the phytogeography of the species make us to advance to *D. inoxia* as the most likely ancestor of *D. metel*.

## RESUMEN

*Datura metel* es cultivada como ornamental y medicinal en algunas regiones de México y del mundo. Este trabajo tuvo como objetivos el recopilar evidencias de la semejanza morfológica y genética, del parentesco y de la fitogeografía de *D. metel* y sus parientes silvestres mexicanos de la sección *Dutra*, para explicar las tendencias evolutivas de esta especie bajo domesticación.

El análisis de la semejanza morfológica entre los taxa, basado en técnicas fenéticas de agrupamiento y componentes principales, permitió reconocer ocho especies: *D. discolor*, *D. inoxia*, *D. kymatocarpa*, *D. lanosa*, *D. metel*, *D. pruinosa*, *D. reburra* y *D. wrightii*. *Datura metel* es morfológicamente más semejante a *D. inoxia*. Con base en la morfología, puede ser considerado que *D. metel* ha evolucionado como ornamental, en cuyo proceso de domesticación ha sufrido modificaciones morfológicas, por selección artificial, como son la variación en el color y la disposición en dos o tres verticilos de la corola, la reducción del número y el tamaño de las espinas del fruto, la condición glabra a glabrescente de la planta y, el tallo semileñoso de verde a rojizo. El análisis genético, sustentado en un estudio electroforético de isoenzimas, dio como resultado que *D. metel* está genéticamente más relacionada con *D. inoxia* y *D. lanosa*, por las frecuencias alélicas compartidas y por el bajo índice de distancia genética encontrados entre ellas. El análisis cladístico de 21 caracteres morfológicos entre las especies de *Datura* sección *Dutra* mostró la formación de dos clados principales, uno que incluye a las herbáceas perennes: *D. inoxia*, *D. metel*, *D. wrightii* y *D. lanosa*, y otro a las anuales *D. discolor*, *D. kymatocarpa*, *D. pruinosa* y *D. reburra*. *Datura inoxia* es la especie hermana de *D. metel*. *Datura inoxia* y *D. lanosa* son las especies, morfológica y genéticamente, más cercanas a *D. metel*; pero desde el punto de vista fitogeográfico, *D. inoxia* presenta una distribución simpátrica con *D. metel* no solo en México sino en Centroamérica y las islas del Caribe, mientras que *D. lanosa*, endémica del noroeste de México, presenta una distribución alopátrica con *D. metel*.

El análisis conjunto de datos morfológicos, genéticos y del parentesco, en conjunto con la fitogeografía de las especies, permite proponer a *D. inoxia* como la más probable especie progenitora de *D. metel*.



## INTRODUCCIÓN GENERAL

El presente trabajo "*Variación y domesticación de *Datura metel* L. (Solanaceae)*" es parte de un proyecto más amplio sobre la Biodiversidad de *Datura* en México, coordinado y dirigido por el Dr. Robert Bye, Investigador del Jardín Botánico del Instituto de Biología, U.N.A.M.

Las especies de *Datura*, conocidas comúnmente como toloache tienen importancia cultural en México, por su uso en medicina tradicional y actividades rituales (Bye y Linares, 1987; Bye *et al.*, 1991). *Datura* es un género originario de América, y las especies cosmopolitas fueron introducidas por los europeos hacia otras partes del mundo (Symon & Haegi, 1991).

En *Datura* se han efectuado estudios genéticos (Avery, 1959b; Satina, 1959a), ecológicos (Núñez-Farfán, 1991), químicos (Evans, 1979; Bye *et al.*, 1991), isoenzimáticos (Conklin & Smith, 1971; Fuentes & Lima, 1983 a, b) y taxonómicos (Barclay, 1959; Safford, 1921; Hammer *et al.*, 1983).

En 1977, Robert Bye inició formalmente los estudios etnobotánicos, taxonómicos y ecológicos de *Datura* en México. La etnobotánica de *Datura* se documentó en los estudios de Bye (1979, 1987), Bye y Linares (1987) y Bye *et al.*, 1991). Investigaciones taxonómicas efectuadas por Bye (1986), resultaron en el reconocimiento de una nueva especie, *D. lanosa*. Estudios del cariotipo de diferentes especies de *Datura* han sido efectuados por Palomino *et al.* (1988). Con base en los antecedentes, R. Bye planteó el proyecto sobre la Biodiversidad

de *Datura*, con los siguientes objetivos: a) Caracterizar a los taxa de *Datura* en México, b) Documentar la distribución geográfica y ecológica de los taxa mexicanos de *Datura*, c) Efectuar estudios de la evolución de *Datura* y, d) Proporcionar información para la conservación y el aprovechamiento de los recursos genéticos de *Datura* en México.

Con base en lo precedente, a partir de 1992 se han venido realizando una serie de proyectos particulares, como tesis de Licenciatura, Maestría y Doctorado, dirigidos por R. Bye, los cuales tienen como propósito el generar datos conjuntamente, mientras cada alumno aplica e interpreta la información a su estudio en particular.

Así, Carlos Días inició el trabajo sobre "Variación y diversidad de *Datura stramonium* L. (Solanaceae) y sus parientes, el cual está en proceso. Un análisis genético, basado en el estudio isoenzimático de las especies de *Datura* conocidas en México y donde se incluyen a las tres secciones taxonómicas del genero, está a cargo de MeiJun Jiao con el proyecto "Variación genética de *Datura* en México", en el cual se abordan aspectos como: a) Variación genética de las especies de *Datura* en su área de distribución natural, b) Diferenciación genética de las especies de *Datura* y su relación con la taxonomía convencional de las especies. En 1999, Ileana Ramírez concluyó un estudio consistente en el análisis del cariotipo de cinco especies mexicanas de *Datura*, trabajo que refuerza los anteriores estudios de Palomino *et al.* (1988) y contribuye a la taxonomía de *Datura*. Está en marcha el estudio fitogeográfico de las especies de *Datura* en

México, en el que participan R. Bye, Carlos Días, MeiJun Jiao, Myrna Mendoza y Mario Luna; al presente, se tiene recopilada en una base de datos la información referente a la distribución geográfica de todas las especies mexicanas de *Datura*. Lourdes Carmona lleva a cabo un estudio sobre "Anatomía de la semilla de especies de *Datura*", cuyo propósito es aportar información para complementar los estudios taxonómicos sobre este género. De todo lo anterior, se espera que la información generada de las diferentes líneas de investigación proporcione los elementos para conocer la biodiversidad de *Datura* en México, y a la vez explique la evolución de este género de plantas mexicanas.

Con respecto al presente trabajo de tesis: "Variación y domesticación de *Datura metel* L. (Solanaceae), es pertinente mencionar que en este estudio se abordan aspectos de variación morfológica y genética y de la filogenia de *Datura metel* y sus parientes silvestres de la sección *Dutra*, como un medio para entender la evolución bajo domesticación de ésta especie.

*Datura metel* es una especie cultivada como ornamental y medicinal en distintas regiones de México, Centroamérica, Las Antillas y algunas zonas de Asia y Africa. Actualmente, se desconocen poblaciones típicamente silvestres de esta especie y no se conocen restos arqueológicos que permitan esquematizar su origen y proceso evolutivo, razón por la cual existe controversia sobre su origen como planta cultivada. Así, es necesario recabar datos a partir de evidencias sobre semejanza morfológica, relaciones genéticas, parentesco y patrones fitogeográficos entre *D. metel* y sus parientes silvestres y, con el análisis conjunto

de la información obtenida conocer a los ancestros de *D. metel* y explicar las tendencias evolutivas de esta especie bajo procesos de domesticación. Por ello, el problema a tratar se aborda con distintos procedimientos sustentados en los antecedentes sobre los estudios del origen de plantas cultivadas (Hawkes, 1983, Harlan, 1992, Ohnishi, 1998, Colunga-García M., 1998), y cada fuente de información y de datos obtenidos se presenta a manera de capítulos que, analizados en conjunto, permitirán proponer el posible modo de evolución de *D. metel* bajo domesticación.

En el capítulo uno se presenta una reseña de los antecedentes sobre el origen de las plantas cultivadas, así como los datos históricos y las controversias sobre el origen de *D. metel*. El objetivo es proponer el marco teórico para el entendimiento de las relaciones entre *D. metel* y sus parientes silvestres.

En el capítulo dos se presenta un estudio de la semejanza morfológica, basado en técnicas fenéticas de agrupamiento y componentes principales, entre especies de *Datura* sección *Dutra* de México. Los propósitos son: conocer los niveles de semejanza morfológica entre *D. metel* y las especies de la sección *Dutra* y recopilar evidencias que ayuden a explicar las posibles modificaciones morfológicas que han ocurrido en *D. metel* bajo cultivo. Producto de este trabajo, se ha publicado el artículo: Luna Cavazos, M., MeiJun Jiao & R. Bye. 2000. Phenetic analysis of *Datura* section *Dutra* (Solanaceae) in Mexico. Bot. J. Linn. Soc. 133: 493-507 (anexo, Capítulo 1 de esta tesis).

El capítulo tres muestra un estudio genético, sustentado en un análisis

electroforético de isoenzimas, entre las especies de *Datura* sección *Dutra* reconocidas en México. El propósito es recopilar información acerca de la relación genética, con base en coeficientes de distancia genética, entre las especies de la sección *Dutra* y aportar evidencias acerca del posible progenitor silvestre de *D. metel*. Se espera que el más probable progenitor silvestre de *D. metel* sea el taxon que tenga una mayor semejanza genética con esta especie. Cabe mencionar que el análisis genético de este estudio ha sido efectuado en colaboración con MeiJun Jiao, alumno de Doctorado, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.

El capítulo cuatro comprende un análisis cladístico de 21 caracteres morfológicos entre las especies de *Datura* sección *Dutra*, los propósitos son: proponer una hipótesis de las relaciones de parentesco entre dichos taxa y complementar la información del probable origen de *D. metel*, mediante el establecimiento de la relación ancestro-descendiente.

El conocimiento de los patrones fitogeográficos de las especies estudiadas servirán para dar indicios de las relaciones entre ellas, pues ha sido demostrado que especies estrechamente relacionadas, morfológica y genéticamente, tienden a presentar distribuciones más semejantes que aquellas especies más diferentes o con parentesco menos estrecho. Así, la explicación acerca del origen de *D. metel* debe incluir un análisis conjunto de los datos morfológicos y genéticos a la par con la fitogeografía de las especies en cuestión. Estas aseveraciones pueden encuadrarse en los conceptos de Zeven y De Wet (1982), en el sentido de que la domesticación de plantas es una evolución simpátrica, ya que los progenitores

silvestres generalmente se encuentran en las áreas de distribución de las especies cultivadas.

El conjunto de evidencias morfológicas, genéticas y de distribución geográfica de las especies de *Datura* sección *Dutra* de México permitirá hacer un planteamiento general acerca del posible origen y tendencias evolutivas de *D. metel*, en función de sus semejanzas con especies emparentadas. Con base en los planteamientos antes señalados, puede ser razonablemente considerado que el pariente silvestre de *D. metel* que presente una estrecha semejanza morfológica y genética, y que mantenga una mayor simpatría, puede ser postulado como el progenitor silvestre de esta especie.

## CAPÍTULO 1

### HISTORIA Y ORIGEN DE *Datura metel*

#### RESUMEN

Con base en información bibliográfica, se presenta una reseña de los antecedentes sobre el género *Datura* y en particular de *Datura metel*, así como los datos históricos y las controversias sobre el origen de esta especie. Se mencionan las hipótesis en relación con el origen y evolución de *D. metel*. La finalidad de esta reseña es establecer las bases para la comprensión de las relaciones entre *D. metel* y sus parientes silvestres, con el fin de plantear y explicar el probable proceso evolutivo de su domesticación

#### INTRODUCCIÓN

En los trabajos iniciales referentes al área de domesticación de plantas cultivadas se consideraba que era aquella donde se encontraba el más amplio número de variantes genéticas de la especie (Vavilov, 1951). Sin embargo, en estudios posteriores se ha considerado que un enfoque más preciso para definir el lugar de domesticación de una especie cultivada sería el encontrar, sobre la base

de las relaciones de parentesco, a los progenitores silvestres de dicha planta (Zohary, 1970; Hawkes, 1983; Harlan, 1992). Existen registros en el sentido de que las arvenses emparentadas con las plantas cultivadas han tenido gran importancia en la evolución de los cultivos y que la mayoría de las especies domesticadas se han originado a partir de arvenses emparentadas (De Wet y Harlan, 1975; Harlan, 1992).

#### Evidencias que explican la domesticación de las plantas cultivadas

La evidencia directa acerca de la domesticación de las plantas cultivadas proviene de la arqueología; sin embargo, los registros arqueológicos de tales especies aún son escasos para delinear un esquema adecuado al respecto (Harlan, 1992). En razón de lo anterior, los estudios relacionados con la domesticación de las plantas cultivadas dependen de evidencias indirectas obtenidas de estudios botánicos, ecológicos, genéticos y fitogeográficos (Hawkes, 1983; Doebley, 1989, Harlan, 1992). Así, al combinar evidencias de las semejanzas morfológicas y genéticas entre variantes silvestres y domesticadas, junto con el conocimiento de su distribución geográfica y ecológica y el análisis reciente de restos de plantas en excavaciones arqueológicas, se podrá ubicar el área de domesticación de las especies cultivadas (Hawkes, 1983; Harlan, 1992). Como ejemplo de lo anterior, Zohary (1969) considera que el trigo silvestre *Triticum boeoticum* es el ancestro del trigo cultivado *T. monococcum*, pues en sus estudios este autor encontró una estrecha semejanza morfológica entre ambas



especies, un número cromosómico diploide  $2n=14$  y una estrecha afinidad genética, ya que los híbridos de estas especies son completamente fértiles y el apareamiento cromosómico en meiosis es normal. Cribb y Hawkes (1986) efectuaron estudios genéticos, inmunoelectroforéticos y de cruzamientos interespecíficos para demostrar que la especie cultivada *Solanum tuberosum* subsp. *andina* se originó de un híbrido natural entre la especie silvestre diploide *S. stenotomum* y la arvense diploide *S. sparsipilum* en la región andina de Bolivia y sur de Perú.

Adicionalmente, se ha observado que un factor común entre variantes cultivadas y sus parientes silvestres es su adaptación a hábitats humanizados (Hawkes, 1983), de modo que si los requerimientos ecológicos de los cultivos y sus parientes silvestres son semejantes, puede hipotetizarse que los progenitores de ambos se encuentran en condiciones ecológicas similares (Hawkes, 1983).

Por otro lado, los patrones de variación geográfica han sido usados para trazar la domesticación y evolución de las plantas cultivadas (Harlan, 1992), ya que la variación acumulada en los centros de domesticación se debe a diferentes factores como son: una larga historia de cultivo continuo, una gran diversidad ecológica, una amplia diversidad humana y a la infiltración entre variantes cultivadas, silvestres y arvenses, o entre diferentes variantes o cultivares de un mismo cultivo (Harlan, 1992).

## Evolución de plantas bajo domesticación

La domesticación es un proceso evolutivo que opera bajo la influencia de actividades humanas (Harlan, 1992; Zárata, 1998), y consiste en los cambios necesarios en las plantas para adaptarse a los hábitats preparados especialmente por el hombre (Raamsdonk, 1993). Se considera que una planta domesticada es aquella que ha sido genéticamente modificada a partir de su condición silvestre, para adaptarla al agrohábitat (Hernández X, 1993). Los procesos de domesticación son continuos y pueden manifestarse sus efectos incipientes en la evolución de las plantas aun bajo formas simples de manejo. Estos efectos pueden resultar más notorios conforme se intensifican las interacciones hombre-planta y continúan operando incluso después de que las plantas han sido plenamente domesticadas (Casas, 1998; Colunga-García M., 1998). La domesticación implica cambios en la adaptación ecológica de las plantas, lo cual se asocia con diferencias morfológicas que ocasionan una amplia variabilidad (Harlan, 1992). En consecuencia, los seres humanos, conscientes o no de los resultados esperados, afectan la sobrevivencia y reproducción de las poblaciones de plantas y modifican su composición genética natural y comportamiento ecológico (Bye, 1993). La domesticación conduce a cambios en adaptación que aseguran una total aptitud de las plantas en los hábitats especialmente preparados por el hombre para cultivarlas y, en consecuencia, la domesticación hace que las plantas dependan del hombre para sobrevivir (De Wet, 1981), por ello, la domesticación implica una coevolución de las plantas cultivadas y el

hombre (Small, 1984)

El proceso de domesticación comprende tres fases principales relacionadas con las actividades humanas: a) la recolección de plantas que crecen de manera natural, donde se favorece o se disminuye a las poblaciones, y donde posiblemente se altera su composición genética; b) el manejo incipiente, donde se intensifican las actividades humanas debido a lo cual ciertas plantas son toleradas, auspiciadas y protegidas, de manera que se les proporcionan cuidados especiales; y c) el cultivo, donde las acciones especiales de los seres humanos modifican las condiciones ambientales para promover la producción y la reproducción óptimas de las plantas (Bye, 1993).

El proceso de domesticación de plantas implica una serie continua de etapas entre la variante silvestre y la domesticada, en dependencia del nivel de relación con el hombre (De Wet y Harlan, 1975); y se considera que las especies arvenses son los ancestros más directos de las cultivadas (Harlan, 1992). La asociación de los seres humanos con las especies arvenses ha producido un gran número de plantas preadaptadas a sobrevivir en el ambiente agroecológico (Rindos, 1984). Las arvenses no son meramente especies colonizadoras, sino miembros altamente especializados del ambiente agroecológico, de aquí que la evolución de especies arvenses y cultivadas ocurra en forma paralela, pues ambas unidades biológicas se han originado en ambientes semejantes y están genéticamente emparentadas (Harlan, 1992). El flujo de genes de las especies colonizadoras y arvenses hacia las cultivadas emparentadas ha sido un factor importante en la evolución de plantas cultivadas bajo domesticación (Hawkes, 1983). No obstante

la gran variación encontrada en las especies cultivadas, las diferencias genéticas entre ellas y las silvestres emparentadas no parecen ser amplias, por lo que puede esperarse una gran afinidad genética cuando hibridizan (Harlan, 1992).

Con el proceso de domesticación pueden ocurrir una serie de modificaciones morfológicas, genéticas, fisiológicas y de los sistemas de reproducción en las especies domesticadas con respecto a sus parientes silvestres; dichos cambios incluyen: gigantismo, amplitud de variación morfológica, cambio en la coloración de frutos y semillas, aumento de tamaño de frutos y semillas, falta de estructuras de protección (tricomas, espinas), selección para flor doble (lo cual puede involucrar transformación de estambres a pétalos), germinación rápida y uniforme de semillas, maduración simultánea de frutos, eliminación de sustancias tóxicas, falta de latencia de semillas, reducción de la fertilidad de la semilla en cultivos de propagación vegetativa, tendencia a la endogamia, desarrollo de mecanismos de autofecundación, desarrollo de frutos partenocárpicos, desarrollo de mecanismos de propagación vegetativa, pérdida de mecanismos naturales de dispersión, reducción de la capacidad de competencia con otras especies y la conversión de perennes en anuales (Schwanitz, 1966; Purseglove, 1968; Pickersgill, 1969, 1986; Hawkes, 1983; Zohary, 1984; Heiser, 1988; Harlan, 1992).

Como ejemplos de estudios experimentales que reflejan las modificaciones anteriormente mencionadas, se presentan los trabajos siguientes: Pickersgill (1969) registró una serie de modificaciones ocurridas en especies cultivadas de Chile (*Capsicum* spp.), en relación con los parientes silvestres. La autora encontró que las variantes cultivadas tienen reducida capacidad en los mecanismos

naturales de dispersión, una amplia variabilidad en el tamaño, la forma y el color de los frutos, así como un aumento en la proporción de autopolinización. En otro estudio, Small (1984) encontró que en zanahoria (*Daucus carota*), las variantes domesticadas, en contraste con las arvenses emparentadas, poseen raíces quebradizas, pigmentadas, más largas y no ramificadas; además la inflorescencia presenta pocas flores con pétalos más pequeños y las plantas son bienales. Por otra parte, Colunga-García M. (1986) encontró que los nopales cultivados (*Opuntia* spp.), en comparación con las variantes silvestres, presentaron frutos más grandes y pesados, cladodios más grandes, semillas más largas; mayor variación en el color, tamaño y peso de los frutos; menor proporción del peso de las semillas y menor densidad de areolas en la superficie y bordes de los frutos y de los cladodios.

### Selección de plantas bajo cultivo

La acción de la selección natural se entiende como la reproducción diferencial de genotipos exitosos para sobrevivir y producir descendencia más apta (Ayala y Valentine, 1983). La selección natural es un proceso que promueve la adaptación y orienta el cambio de las frecuencias génicas resultantes de la mutación, del flujo genético y de la deriva genética (Ayala y Valentine, 1983).

Cuando se consideran los efectos de la selección natural en el fenotipo de una población, pueden distinguirse tres tipos de selección: 1) Normalizadora, la cual favorece a los individuos con fenotipos intermedios, mientras que los

fenotipos extremos tienden a desaparecer; esto mantiene aproximadamente la misma distribución fenotípica de una generación a otra, por lo que también se le conoce como selección estabilizadora. 2) Direccional, la cual opera para cambiar la constitución genética de la población en respuesta a los cambios ambientales; esto favorece a los organismos para colonizar nuevas áreas donde las condiciones son diferentes a las existentes en el hábitat nativo. Así, la nueva constitución genética reemplaza gradualmente a la preexistente en la población. 3) Diversificadora o disruptiva, que favorece diferentes genotipos en diferentes ambientes; con este proceso de selección pueden originarse poblaciones genéticamente diferenciadas y es un evento que faculta a las especies para persistir en los diversos ambientes donde se encuentran en un tiempo y espacio determinados (Ayala y Valentine, 1983; Mettler *et al.*, 1988).

### Selección como factor de domesticación

La domesticación es un evento continuo en el que están involucrados procesos de selección por los seres humanos; en este proceso evolutivo las plantas cultivadas sufren presión selectiva no sólo de su relación con el hombre sino de todo el entorno ecológico (Rindos, 1984). El síndrome de domesticación es la combinación de características específicas del cultivo, las cuales han sido desarrolladas como respuesta a la selección natural y a la selección artificial debida a las actividades humanas en el cultivo (Hanelt, 1986). Algunos investigadores han mencionado la existencia de una estrecha relación entre las

diferentes fuerzas de selección y la domesticación de plantas (Donald y Hambling, 1983). Las fuerzas de selección se relacionan con los diferentes estados de la evolución de las plantas bajo cultivo, de manera que ellas operan durante los estados iniciales de la domesticación y son diferentes de otras que regulan la evolución del cultivo cuando éste ha sido establecido (Hanelt, 1986). En general, las plantas cultivadas responden al proceso de selección natural igual que las plantas silvestres, el cual actúa sobre las variantes derivadas de mutaciones y recombinaciones genéticas; pero también, las plantas cultivadas afrontan selección artificial que puede ser más importante para provocar cambios rápidos, ya sea genéticos, fisiológicos y estructurales, que hacen que la planta tenga menos probabilidad de sobrevivir fuera del ambiente del cultivo (Purseglove, 1968; Hawkes, 1983).

En cultivos por semilla, la selección natural opera en los estados iniciales del proceso de domesticación para adaptarlos a las condiciones agrícolas; posteriormente, operan fuerzas de selección artificial para dirigir el proceso de domesticación. Por otro lado, en cultivos hortícolas las fuerzas de selección artificial y la selección individual operan tanto en estados iniciales como avanzados del proceso de domesticación (Hanelt, 1986).

Con el proceso de selección artificial el hombre selecciona, inconsciente o conscientemente, aquellas características de la planta que le son útiles, ocasionando cambios genéticos, fisiológicos y estructurales en las plantas (Heiser, 1988) y, frecuentemente, el proceso de selección artificial ocasiona gran variación morfológica de las especies cultivadas respecto a los parientes silvestres. En los

estados iniciales del proceso de domesticación, los seres humanos seleccionan a las plantas inconscientemente (Raamsdonk, 1993), pero aun así, esto produce gran variación en las plantas bajo domesticación, pues son transferidas desde su ambiente natural hacia nuevos y contrastantes sistemas de cultivo, produciéndose muchas de las diferencias que distinguen a las plantas cultivadas de sus progenitores silvestres (Heiser, 1988). Una vez que el cultivo está plenamente establecido, se ejerce un proceso de selección consciente y metódico, donde sistemáticamente los agricultores modifican sus cultivos conforme a un patrón predeterminado (Heiser, 1988). Con la combinación de ambos procesos de selección artificial, el hombre selecciona aquellas características de la planta que le son útiles y provoca cambios genéticos, fisiológicos y estructurales en las plantas, adaptándolas a los ambientes de cultivo.

### Domesticación de plantas en México

En Mesoamérica, región que incluye la parte meridional de México y la porción norte de Centroamérica, se han encontrado restos muy antiguos de prácticas humanas en el cultivo y la domesticación de plantas (Casas *et al.*, 1997). Se cuenta con un importante cúmulo de información botánica y etnobotánica que permite reconocer a Mesoamérica como uno de los centros más importantes de domesticación de plantas en el mundo (Hawkes, 1983).

México es uno de los principales centros de domesticación de plantas, donde aproximadamente 65 cultivos importantes en nivel mundial han sido domesticados,



lo cual hace que México sea considerado uno de los principales centros de origen de la agricultura (Bye, 1993; Hernández X., 1993).

Las investigaciones arqueológicas más notables sobre el cultivo y domesticación de plantas en México han sido efectuadas en Tehuacán, Puebla y Mitla. Oaxaca (Hernández X., 1993). En Tehuacán, R.S. MacNeish identificó signos de domesticación, a partir de registros arqueológicos de 9600 a 7000 años antes de nuestra era (A. de N.E.), en especies como calabaza (*Cucurbita argyrosperma* Hort. ex L.H. Bailey), aguacate (*Persea americana* Mill.), chupandía (*Cyrtocarpa procera* H.B.K.) y amaranto (*Amaranthus cruentus* L. y *A. leucocarpus* Wats.), mientras que, en Oaxaca, K.V. Flannery ha encontrado los signos más antiguos de domesticación en *Cucurbita pepo* y *Lagenaria siceraria* Standley (Casas *et al.*, 1997). Entre los 7000 a los 4300 años A. de N.E. se incrementó el uso de plantas domesticadas y se consumían también el maguey, el mezquite y el nopal (Rojas, 1991). De acuerdo con la arqueología regional, entre 4300 a 3500 años A. de N.E., se establecieron las aldeas hortícolas donde se practicaba el cultivo de maíz, calabazas y frijoles en parcelas relativamente grandes, para el sustento de poblaciones humanas significativamente numerosas (Casas *et al.*, 1997). Así, el cultivo de especies vegetales en Mesoamérica alcanzó un alto nivel de especialización y se domesticaron no sólo especies comestibles o para el vestido, sino también ornamentales y medicinales (Rojas, 1991).

Actualmente, en México, los procesos de domesticación se advierten donde se lleven a cabo formas tradicionales de manejo, tales como recolección, tolerancia,

fomento, protección y cultivo de plantas útiles. La distinción de todas las variantes de una planta por los pobladores y la preferencia selectiva para su uso son dos factores importantes para iniciar procesos de domesticación (Casas *et al.*, 1997). Como ejemplos de esta actividad pueden citarse los estudios efectuados por Castro *et al.* (1991) en cañita (*Cyperus canus* Presl.), Zárate (1998) en guajes (*Leucaena* spp.) y Casas *et al.*, (1998) en pitaya (*Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono). Por lo anterior, los estudios etnobotánicos, cuyo propósito es el conocimiento de las bases biológicas, ecológicas y culturales de las interacciones hombre-planta, así como sus relaciones en tiempo evolutivo y espacio sociogeográfico (Bye, 1993), son importantes para caracterizar los procesos de domesticación, para aplicarlos a plantas útiles y planificar su eventual aprovechamiento.

#### Historia del género *Datura*

El género *Datura* fue descrito por Linneo (1753) y posteriormente fue dividido por Bernhardt (1833) en cuatro secciones: *Brugmansia* (Pers.) Bernh., *Stramonium* (Tourn.) Bernh. (*Datura* L.), *Dutra* Bernh. y *Ceratocaulis* (Spach.) Bernh. (Bernhardt, 1833). Esta clasificación persistió en los estudios de varios investigadores, con algunas modificaciones en el orden de clasificación de las secciones, pero manteniendo básicamente las cuatro secciones del género (De Candolle, 1852; Bentham y Hooker, 1876; Durand, 1888; Safford, 1921; Satina y Avery, 1959; Hammer *et al.*, 1983).

Sin las especies de la sección *Brugmansia*, las cuales ahora se consideran como un género separado de *Datura* (Lockwood, 1973), las especies incluidas en este último género son: a) *Datura stramonium*, *D. ferox*, *D. quercifolia* (Sección *Datura*); b) *D. discolor*, *D. inoxia*, *D. kymatocarpa*, *D. lanosa*, *D. leichhardtii*, *D. metel*, *D. pruinosa*, *D. reburra*, *D. velutinosa* y *D. wrightii* (Sección *Dutra*); y c) *D. ceratocaula* (Sección *Ceratocaulis*).

#### Descripción botánica de *Datura*

*Datura* L., Sp. Pl., 179 (1753);. *Genera Pl.*, ed. 5 p.83 (1754).- *Stramonium* Adans; Fam. pl., 218 (1763); *Brugmansia* Pers., Syn. 1, 216 (1805); *Apemon* Raf., Fl. Tellur. 2, 11 (1836); *Ceratocaulos* Reichenb., Handb. 201 (1837); *Pseudodatura* van Zijp in Natuurk. Tijdschr. Ned.-Ind. 80, 24 (1920).

Tipo: *Datura stramonium* L. N.L. Britton et A. Brown, Ill. Fl. N.U.S. ed. 2,3 (1913).

Plantas herbáceas anuales, algunas veces perennes. Tallos y hojas glabros o pubescentes. Flores perfectas, gamopétalas, solitarias y pediceladas, pequeñas en algunas especies y grandes en otras. Cáliz alargado, tubular, igual o desigualmente pentalobulado, a veces espatáceo, dividido longitudinalmente o dehiscente en la base y rompiéndose hacia afuera después de la floración, o en forma de disco alargado y subyacente al fruto o en forma de copa. Corola en forma de embudo o tubular, con el tubo largo y delgado; el limbo es pentaíobulado o forma un borde con

10 dientes y es plegado. Estambres alternos a los lóbulos de la corola y unidos a la superficie interna del tubo cerca de la base. Ovario súpero, bilocular o tetralocular, con presencia de un pseudosepto. Estilo filiforme. El estigma es bilobulado. El fruto en cápsula, globosa u ovoide, erecto o inclinado, dehiscente regular (en cuatro valvas) o abriéndose irregularmente, espinoso o tuberculado. Semillas negras, café claro o amarillas, de 3 a 6 mm de longitud y ancho (Satina y Avery, 1959; Hammer *et al.*, 1983).

#### Importancia económica de *Datura*

Las especies de *Datura* son de importancia económica, ya que estas plantas son una fuente para la obtención de alcaloides de tropano (Dethier *et al.*, 1993), entre los que se encuentran la atropina, la hiosciamina, la escopolamina, la meteloidina, la apohioscina, la apoatropina y la tropina (Leete, 1959; Schultes, 1979; Bye *et al.*, 1991; Dethier *et al.*, 1993). Varios de estos compuestos son usados en medicina (Leete, 1959).

En México, las especies de *Datura* son usadas en comunidades rurales, donde se conocen comúnmente como toloache, hierba del diablo o hierba hedionda. Antes de la conquista de México, los toloaches ya se empleaban como plantas medicinales (Bye, 1982), pues los aztecas los usaban para tratar inflamaciones, dolores y fiebres y consideraban sus semillas como objeto sagrado

(Bye y Linares, 1987). Las especies de *Datura* son usadas en medicina tradicional por algunas tribus indígenas de México (Schultes, 1979). Preparaciones hechas con hojas, raíces y semillas de *Datura discolor*, *D. wrightii* y *D. lanosa* son aplicadas para aliviar enfermedades de la piel y dolores del cuerpo (Barclay, 1959; Bye *et al.*, 1991). Actualmente, en el medio rural los usos más frecuentes de *Datura* son contra enfermedades de la piel, hemorroides, várices, úlceras e inflamaciones (Bye y Linares, 1987).

Otra característica de las especies de *Datura* son sus propiedades narcóticas y alucinógenas (Purseglove, 1968; Schultes, 1979; Heiser, 1984; Bye *et al.*, 1991; Symon y Haegi, 1991). Algunas bebidas preparadas con hojas, raíces, flores y semillas de las especies *D. inoxia*, *D. discolor* y *D. wrightii* han sido y son usadas por los médicos indígenas en ceremonias religiosas. Tal es el caso de los tarahumaras, quienes adicionan hojas de “tikuwari” (*D. inoxia*) a su bebida tradicional conocida como “tesgüino”, (bebida fermentada hecha de maíz) para hacerlo más “fuerte”. Por otro lado, las raíces, semillas y hojas de la especie *D. inoxia* son la materia prima para las bebidas empleadas en ceremonias religiosas, para ser tomadas por los curanderos y promover visiones que ayudan a diagnosticar las enfermedades (Schultes, 1979). En otras partes del mundo, también han sido utilizadas las especies *D. stramonium* y *D. inoxia* en la elaboración de bebidas narcóticas e hipnóticas (Purseglove, 1968).

## Historia y origen de *Datura metel*

*Datura metel* fue descrita por Linneo (1753), pero el origen de esta especie ha sido motivo de polémica a través del tiempo, porque no se conocen poblaciones silvestres de esta especie. También ha existido mucha confusión en la delimitación taxonómica de las especies de *Datura*, y en el caso de *D. metel* esto no ha sido la excepción.

En la primera edición de *Species Plantarum* se describe a *D. metel* como una especie con "*pericarpis spinosis nutantibus globosis*" ("con pericarpios espinosos inclinados esféricos")(Linneo, 1753). En la segunda edición de *Species Plantarum* al parecer se cometió un error, pues en la ilustración que supuestamente corresponde con *D. metel*, Linneo añadió la descripción tomada de la primera edición de tal obra: "*foliis cordatis subintegris pubescentibus*" ("con hojas acorazonadas sub-enteras pubescentes"), lo cual es incorrecto, pues *D. metel*, (que puede ser reconocida con precisión en las citas e ilustraciones) es casi glabra. Al parecer, Linneo no estableció diferencia entre *D. metel* y *D. inoxia*, ésta última muy pubescente (Danert, 1954).

A partir del trabajo de Dunal (1852), las anteriores confusiones fueron conocidas, pero mucho antes de la publicación de este trabajo, en otros estudios como el de Bernhardi (1833) se colocó a *D. inoxia* bajo la denominación de *D. metel*. En 1885, Clarke repitió el concepto de Dunal de 1852 y aplicó a *D. metel* una descripción que pertenece a *D. inoxia* (Pandeya y Bhatt, 1989). En 1927, Timmerman designó como lectotipo de *D. metel* a un ejemplar del herbario *Hortus*

*Cliffortianus* (Herb. Clifford: 55, *Datura* 2a (BM)), el cual corresponde con la descripción de tal especie, pues tiene dos flores con corola doble y hojas ovadas y glabras. Este espécimen fue elegido para superar la confusión resultante de las observaciones de Linneo para la descripción de la especie en su trabajo *Species Plantarum*, segunda edición en 1762 (Hadkins *et al.*, 1997).

La confusión existente en la nomenclatura de *D. metel* ha ocasionado diversas opiniones sobre el lugar de origen de esta especie (Danert, 1954). En 1852, Dunal publicó su trabajo sobre Solanáceas en el *Prodromus* de De Candolle (1852), y como región de origen para *Datura metel*, Dunal indica: "*In regionibus calidis Indiae or. Americae merid. et Europae australis; in Mexico, ad Victoria*".

Ha sido mencionado que el lugar de origen de *D. metel* se encuentra en Asia (Satina y Avery, 1959; Fuentes, 1980) y su distribución actual comprende Asia, África y las regiones tropicales y subtropicales de América. Sin embargo, esta especie es tan frecuentemente cultivada que es muy difícil determinar con certeza su lugar de origen (Satina y Avery, 1959). Aunado a lo anterior, hasta la fecha no se ha podido reconocer una población típicamente silvestre de *D. metel*. En estudios recientes se ha hipotetizado que *D. metel* es de origen americano y que fue introducida por los europeos en diversas regiones del mundo (Symon y Haegi, 1991). Estos autores se han basado en estudios históricos, taxonómicos y fitogeográficos para plantear su hipótesis, la cual ha estado sustentada en diversos hechos como son: a) Con base en el análisis de documentos históricos, estos autores concluyeron que, antes del descubrimiento de América, no existían datos

fidedignos que demuestren claramente el origen en el Viejo Mundo de cualquier especie de *Datura*, pues muchas de las descripciones de las especies (basadas en los trabajos de Dioscórides) eran muy confusas. En el trabajo de Fuchs (1542) (citado por Symon y Haegi, 1991), se hace la primera auténtica referencia a una especie de *Datura*, la cual corresponde con *D. metel*. b) Los autores consideran que las variantes de *D. metel* aparecieron en Europa y Asia después de los primeros registros auténticos de *D. metel* y no han encontrado evidencias de que tales variantes hayan surgido por algún tipo de manejo hortícola en esas regiones, por lo que suponen que la especie estaba bien establecida como cultivo en sus lugares de origen; c) Con base en el análisis histórico y biogeográfico, *D. metel* no es nativa de Asia. Esta suposición es apoyada por el hecho de que en la India, donde *D. metel* existe en poblaciones espontáneas, ésta es considerada como introducida (Deb, 1979); y aun en China y Japón, *D. metel* sólo es conocida como cultivada (Lu An-ming, 1986, Symon y Haegi, 1991). Sin embargo, *D. metel* está presente en México, Centro y Sudamérica y particularmente en muchas islas antillanas; así, desde un punto de vista biogeográfico, esta amplia región constituye el más probable lugar de origen de *D. metel* (Symon y Haegi, 1991). La descripción de un nuevo taxon emparentado con *D. metel*, descrito como *D. fastuosa* var. *flaviflora* a partir de una población silvestre en Haití (Schultz, 1933), puede ser una evidencia de que *D. metel* se presenta de manera natural en las Antillas (Symon y Haegi, 1991).

*Datura metel* se distribuye en Asia, África, México, Centroamérica, el norte de Sudamérica y las Antillas (Satina y Avery, 1959; Fuentes, 1980; Gentry y D'Arcy,



1986). Es común en regiones cálidas de China y la India (Deb, 1979; Lu An-ming, 1986; Jain y Borthakur, 1986). En México, *D. metel* se encuentra en Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán, Quintana Roo, Chiapas y Oaxaca

En épocas antiguas, *Datura metel* era conocida en Asia como “dhustra” o “unmata”, por los árabes como “jous-mathel”, “datora” o “tatorah” y como “dhatura”, “unmata” por los nativos de las Indias Orientales; los griegos la llamaron “nux-methal”, “neura” o “neurada” (Avery, 1959a). Es conocida en Cuba como “campana”, “túnica de Cristo”, “ñangüe”, “chamico de la Judea”, “chamico morado”, “chamico de la tierra” (Fuentes, 1980). En China, es conocida como “yang jin hua” (Lu An-ming, 1986). En la India, es llamada comúnmente “Arhi-aba-misang”, “dhatra” o “dhutro” (Jain y Borthakur, 1986). En México, se conoce como “toloache”, “floripondio”, “floripondio morado”, “campana” y “chamico”. En las figuras 1.1 y 1.2 se presentan fotografías de *Datura metel* var. *muricata* y *D. metel* var. *fastuosa*.

### Importancia económica de *Datura metel*

#### Usos

a) Ornamental: *Datura metel* es usualmente cultivada en regiones cálidas (Satina y Avery, 1959). En México y Centroamérica es cultivada como planta ornamental (Gentry y D'Arcy, 1986). En Cuba, se cultiva en patios y jardines como ornamental y por sus usos medicinales (Fuentes, 1980).

b) Medicinal: En la India, las raíces maceradas son mezcladas con jugo de

limón y el compuesto es usado para lavar el cabello para eliminar la caspa; las plantas se usan contra dolor de cabeza, escoriaciones, paperas, reumatismo, viruelas y enfermedades venéreas; las hojas amasadas y puestas en cataplasma se emplean contra dolores reumáticos; las semillas son maceradas y el extracto es mezclado con plantas de mostaza para curar heridas y enfermedades de la piel (Jain y Borthakur, 1986). En China, es ampliamente cultivada para usos medicinales, pues las flores hervidas se usan como analgésico y para aliviar el asma (Lu An-ming, 1986).

c) Ceremonial y ritual: En la India, las hojas y flores de ésta así como de otras especies, son usadas en ceremonias religiosas (Jain y Borthakur, 1986).

d) Industrial: En Indochina, las hojas han sido usadas para la producción de venenos, y en la India y en África, ha sido usada como planta narcótica (Mehra, 1979).



Figura 1.1. Plantas de *Datura metel* var. *muricata*. MÉXICO: Yucatán, Valladolid, Chichimila; M. Luna C. 1002, V. Fuentes & F. Basurto; 10 oct. 1993.



Figura 1.2. Plantas de *Datura metel* var. *fastuosa*. MÉXICO: Quintana Roo, Chetumal; M. Luna C. 1004, V. Fuentes & F. Basurto; 11 oct. 1993

## CONCLUSIONES

Los antecedentes aquí reseñados han servido de base para plantear los objetivos e hipótesis particulares que serán mencionadas en el capítulo correspondiente.

En el caso particular de *Datura metel*, no se conocen restos arqueológicos que permitan esquematizar su domesticación y proceso evolutivo. Así, es necesario recabar evidencias sobre la semejanza morfológica y genética, el parentesco filogenético y los patrones fitogeográficos que esta especie mantiene con sus parientes silvestres. El análisis conjunto de la información obtenida permitirá adentrarnos en el conocimiento de los ancestros de *D. metel* y ayudará a explicar las tendencias evolutivas de esta especie bajo domesticación.

## CAPÍTULO 2

### ANÁLISIS FENÉTICO DE *Datura* SECCIÓN *Dutra*, EN MÉXICO

#### RESUMEN

En el presente trabajo se ha efectuado un análisis de semejanza morfológica, basado en técnicas fenéticas de agrupamiento y ordenación mediante componentes principales, entre especies de *Datura* sección *Dutra* de México, con el propósito de recabar evidencias que ayuden a explicar las posibles transformaciones morfológicas que han ocurrido en *D. metel* bajo cultivo. El análisis fenético de caracteres morfológicos de los taxa de *Datura* sección *Dutra* permitió reconocer ocho especies: *D. discolor*, *D. inoxia*, *D. kymatocarpa*, *D. lanosa*, *D. metel*, *D. pruinosa*, *D. reburra* y *D. wrightii*. Las especies fueron segregadas en tres grupos, los cuales son semejantes en longitud de anteras, textura de la testa de la semilla, dehiscencia del fruto, longitud de la corola, longitud de los lóbulos del cáliz, longitud de estambres y longitud de las hojas. Con base en la semejanza morfológica, la especie cultivada *D. metel* probablemente se derivó de poblaciones México-Centroamericanas de *D. inoxia*.

## INTRODUCCIÓN

La importancia de la aplicación de técnicas numéricas en este estudio se sustenta en los resultados de diferentes investigaciones donde se ha postulado que el más probable progenitor silvestre de una especie cultivada será aquél que, dentro del grupo de especies emparentadas, presente la mayor semejanza morfológica con la cultivada (Zohary y Hopf, 1988). Así, dado que el estudio de los patrones de semejanza pueden ser encuadrados dentro del análisis fenético, y dado que bajo los principios y prácticas de esta disciplina de análisis, la taxonomía numérica constituye un procedimiento útil para establecer los patrones de variación entre poblaciones y la semejanza entre especies (Duncan y Baum, 1981; Stuessy, 1990), se esperaría que la especie o variante cultivada, en un análisis numérico, se agrupe con la especie que con mayor probabilidad sea su progenitora.

### Variación morfológica

La variación morfológica consiste en la modificación del tamaño, la forma o el número de los caracteres aparentes (el fenotipo) de los individuos respecto a los de sus progenitores, e implica ya sea la sustitución de una estructura por otra o la modificación del número de elementos estructurales (Font Quer, 1953).

La existencia de variación en los seres vivos está demostrada en la abundante diversidad reflejada por las diferencias entre los individuos de una

población, entre poblaciones de la misma especie, y entre diferentes especies (Dobzhansky, 1982).

La teoría evolutiva sostiene que la variación discontinua observada en los organismos actuales ha surgido de manera gradual, de aquí que la comprensión de los patrones de variación de las especies constituye la parte fundamental de los estudios evolutivos (Mettler *et al.*, 1988). Así, todo evento evolutivo actúa sobre la extensión y naturaleza de la variación entre los miembros de una población, o entre diferentes poblaciones de una especie, por lo que la descripción y la clasificación de la diversidad orgánica son premisas para entender el proceso evolutivo de las especies (Dobzhansky, 1982; Mettler *et al.*, 1988).

### Variación morfológica y clasificación

La clasificación es el agrupamiento de objetos en clases, sobre la base de atributos que poseen en común y/o sus relaciones (Bock, 1973). En un sentido biológico, los conceptos de clasificación, identificación y nomenclatura de los seres vivos se incluyen dentro de la disciplina taxonómica, por lo que en la ciencia de la botánica la clasificación consiste en el ordenamiento de las especies vegetales dentro de grupos, con base en semejanzas y/o diferencias entre ellas (Stuessy, 1990). En un sentido más amplio que el de la simple formación de categorías, el propósito fundamental de la clasificación biológica consiste en el incremento del conocimiento acerca de los organismos y en una comprensión más profunda de sus propiedades, semejanzas, diferencias y correlaciones (Crisci



y López, 1983).

Se ha considerado que cualquier enfoque para abordar la taxonomía requiere de considerable trabajo en los campos de estudio de la morfología, anatomía, citología, genética, paleobotánica y geomorfología, entre otros (Lawrence, 1969). Pero aun cuando toda clase de información derivada de estas disciplinas científicas tiene su importancia en la taxonomía, la morfología ha sido históricamente el principal apoyo de la clasificación biológica (Cronquist, 1988).

Los estudios de variación y de semejanza morfológica de las especies han aportado información muy importante para los sistemas de clasificación biológica (Ayala y Valentine, 1983). Es así, que la clasificación científica de organismos se fundamenta en la discontinuidad de la variación morfológica, y las clasificaciones taxonómicas continúan basándose principalmente en los estudios morfológicos de los individuos (Dobzhansky, 1982). Por lo anterior, la existencia de semejanzas morfológicas entre individuos y diferencias entre grupos ha permitido clasificar sistemáticamente a los organismos dentro de categorías ordenadas (Mettler *et al.*, 1988).

### Clasificación fenética

La fenética es una disciplina de estudio que intenta establecer patrones de semejanza entre especies con base en el análisis cuantitativo de semejanzas en el fenotipo (Sneath y Sokal, 1973; Duncan y Baum, 1981; Dunn y Everitt, 1982). Desde un punto de vista taxonómico, la fenética es un método de clasificación que

se basa en la semejanza total de los organismos, la cual es obtenida mediante el análisis cuantitativo de todos los caracteres disponibles, a los cuales no se les da alguna ponderación (peso) *a priori*, para luego formular la clasificación correspondiente (Duncan y Baum, 1981; Sokal, 1986; Radford, 1986). Adicionalmente, se ha considerado que la fenética tiene relevancia en la clasificación, pues se basa en el análisis de numerosos caracteres (sean morfológicos, ecológicos, moleculares, anatómicos, etc.) delimitados en forma precisa, con igual peso y comparados por un método explícito de agrupamiento (Stuessy, 1990).

Desde el punto de vista fenético, el nivel de semejanza entre organismos constituye la base de su relación taxonómica, de manera que los miembros de un taxon que sean mas semejantes, serán a la vez, taxonómicamente más cercanos (Sokal, 1986).

Los estudios de clasificación fenética pueden efectuarse por métodos de análisis multivariable, entre los que se incluyen las técnicas de taxonomía numérica (Crisci y López, 1983), las cuales constituyen un procedimiento útil para conocer los patrones de variación entre poblaciones y la semejanza entre especies (Duncan y Baum, 1981; McNeill, 1984).

La taxonomía numérica consiste en la evaluación cuantitativa de la semejanza entre unidades taxonómicas y su agrupamiento en taxa, con base en el análisis de sus estados de caracter. Esta disciplina de análisis ha sido de gran estímulo en la revisión de los principios taxonómicos y de los propósitos de la clasificación biológica, pues ha aportado precisión, observación detallada y una

clara descripción de los pasos seguidos al establecer la clasificación (Sneath y Sokal, 1973; Crisci y López, 1983), de aquí que el enfoque de la taxonomía numérica sea el desarrollo de los métodos usados para determinar las relaciones fenéticas entre los individuos y entre las especies (Stuessy, 1990). Los estudios fenéticos mediante taxonomía numérica comprenden el uso de métodos de análisis de agrupamiento y de ordenación.

### Análisis de agrupamiento

Este método tiene como objetivo principal la formación de grupos naturales de objetos a partir de un conjunto grande de datos (Sneath y Sokal, 1973; Crisci y López, 1983), donde dichos grupos son el resultado de la semejanza entre los valores de los caracteres considerados en el análisis. Bajo este principio, los dos objetos que tienen aproximadamente los mismos valores (atributo por atributo) serán más semejantes entre sí respecto a dos objetos que tengan valores más diferentes en sus respectivos atributos (Romesburg, 1984).

El procedimiento para un análisis de agrupamiento consiste de una serie de pasos, los cuales serán descritos brevemente a continuación, tomando como base los trabajos de Sneath y Sokal (1973), Sneath (1976), Crisci y López (1983), Radford (1986), Sokal (1986) y Stuessy (1990). Inicialmente, se hace una selección de las "unidades taxonómicas operacionales" (UTO) que serán clasificadas, y que pueden ser individuos, poblaciones, especies, etc. Luego, se hace una selección de caracteres de las UTO que pueden dar lugar a diferentes

tipos de datos (morfológicos, anatómicos, bioquímicos, citológicos, etc.), los cuales son descritos y medidos con los procedimientos adecuados al tipo de carácter, ya sea cuantitativo o cualitativo, y luego se elabora una matriz básica de datos de las UTO por caracteres. El siguiente paso en la clasificación fenética es la comparación de los caracteres para obtener estimaciones de la semejanza fenética entre las unidades taxonómicas mediante un coeficiente de semejanza UTO x UTO adecuado al tipo de datos analizados. Finalmente, con los valores de semejanza entre las UTO, se lleva a cabo el procedimiento matemático para construir la estructura taxonómica del grupo y evaluar las relaciones entre las UTO, así como su representación gráfica en un diagrama de árbol o dendrograma, de modo que puedan tomarse las decisiones sobre la clasificación.

#### Análisis de ordenación

Los métodos de ordenación son usados también para encontrar el patrón de relaciones entre las unidades taxonómicas pero, a diferencia de los análisis de agrupamiento, los métodos aquí descritos no trazan límites en el espacio para separar a los grupos, sino que las relaciones entre las UTO están determinadas por la posición en que se disponen en ese espacio, bajo el principio de que a mayor cercanía entre dos UTO, más estrechamente relacionados están (Crisci y López, 1983). Desde el punto de vista matemático, la ordenación consiste en reducir el número de ejes de variación esto es, en simplificar el espacio multidimensional representado por las variables, hasta obtener un sistema con el

menor número posible de ejes, pero que contenga la mayor parte de la variación. Con la ordenación, las unidades taxonómicas comparadas se disponen sobre los ejes de variación continua y su posición en ellos es determinada por la composición de sus atributos (Matteucci y Colma, 1982; Crisci y López, 1983).

Se han desarrollado varias técnicas para los análisis de ordenación, de entre las cuales pueden mencionarse: el análisis de componentes principales, el análisis factorial múltiple, el análisis de correspondencias, el análisis discriminante canónico y el análisis de escalamiento multidimensional (Sneath y Sokal, 1973; Kachigan, 1986, James y McCulloch, 1990). En seguida se describirá brevemente el método de componentes principales, por ser de los más usados y el que fue utilizado en el presente trabajo de tesis.

### Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales tiene como objetivo describir la dispersión de objetos (UTO) en un espacio multidimensional de caracteres o variables, para lo cual se requiere una transformación de las variables originales en un número igual de combinaciones lineales (componentes principales) de cada variable original. Así se genera un nuevo grupo de variables ortogonales (no correlacionadas) que puedan retener la mayor información posible contenida en las variables originales (SAS, 1982; Pla, 1986). En Sistemática, el análisis de componentes principales se aplica para conocer la semejanza entre los individuos de una población o entre diferentes especies (Pla, 1986).

Los métodos de agrupamiento y de ordenación han sido y son usados actualmente para diferentes propósitos de estudio de grupos numerosos de especies, como son: a) los estudios numérico taxonómicos (Barkworth *et al.*, 1979; Crisci *et al.*, 1979; Allred y Gould, 1983; Watson y Estes, 1990; Lira *et al.*, 1997); b) los estudios de variación morfológica (Allred, 1984; Ringius y Chmielewski, 1987; Smith y Phipps, 1988; Semple *et al.*, 1991; Whitton y Bain, 1992); y c) en estudios donde están implicadas las especies cultivadas y se trata de establecer las relaciones taxonómicas entre especies y/o las relaciones entre variantes cultivadas y silvestres como en los trabajos de Iltis y Doebley (1980), Hoffman *et al.* (1988), Sánchez y Goodman (1992), Gil y Cubero (1993), Maxted (1993) y Lira *et al.* (1997). Es conveniente mencionar que, en Solanáceas, los métodos de taxonomía numérica también han sido usados para los propósitos antes señalados. Tal es el caso de los estudios numérico-taxonómicos efectuados en el género *Solanum* por Soria y Heiser (1961), Heiser *et al.* (1965), Schilling y Heiser (1976), Heiser *et al.* (1979), Schilling (1981), Spooner y van den Berg (1992), van den Berg y Spooner (1992) y Giannattasio y Spooner (1994). También se han efectuado estudios de variación morfológica de *Solanum*, como los efectuados por Pehu *et al.* (1987), Juned *et al.* (1988), Clausen y Crisci (1989) y Luna C. (1997). Los métodos de taxonomía numérica en estudios evolutivos de Solanáceas se han aplicados en *Capsicum* (Eshbaugh, 1970; Pickersgill *et al.* 1979), y en *Solanum* (Lester y Niakan, 1986; Lester *et al.*, 1986 y Johns *et al.*, 1987).

En lo que se refiere al estudio del género *Datura* (s.l.) por métodos de taxonomía numérica y usando caracteres morfológicos, son pocos los antecedentes que existen al respecto, y a la fecha sólo conocemos los trabajos de Xiques *et al.* (1986) y Fuentes *et al.* (1986), en ambos estudios se incluyeron a especies de *Datura* de hábito arbustivo actualmente consideradas en el género *Brugmansia*. En el primer caso, los autores aplicaron métodos de clasificación y de componentes principales para analizar 18 caracteres cualitativos de 13 progenitores y 55 híbridos de *Datura*; con dicho análisis se demostró: a) la formación de dos grupos, el primero constituido por taxa herbáceos (*Datura*, s.s.) y otro por taxa arbustivos (*Brugmansia*); b) la mayor relación entre los híbridos con sus respectivos progenitores; y c) la diferenciación entre las secciones taxonómicas del género. En el segundo estudio, los autores recopilaron datos de 30 variables morfológicas, reproductivas y bioquímicas de 14 taxa de *Datura*; luego, mediante la aplicación de técnicas de agrupamientos y de componentes principales, encontraron una diferenciación entre las especies herbáceas y las arbustivas, destacando la mayor relación entre las especies de cada una de las respectivas secciones taxonómicas que ellos estudiaron.

Estos antecedentes demuestran la utilidad de los métodos de taxonomía numérica en los estudios taxonómicos, sistemáticos y evolutivos en los distintos grupos de especies vegetales pero, en el caso de *Datura*, parece necesario incrementarlos para conocer más ampliamente las relaciones entre las especies.

Con base en lo anterior se planteó el presente trabajo con los siguientes objetivos:

## OBJETIVOS

1. Conocer la variación morfológica de *Datura metel* y especies relacionadas, con base en el análisis de poblaciones naturales de México.
2. Conocer los niveles de semejanza morfológica de *D. metel* y las especies de la sección *Dutra* encontradas principalmente en México.
3. Evaluar una hipótesis sobre el proceso de domesticación de *Datura metel*.

## HIPÓTESIS

La especie cultivada *Datura metel* presenta la mayor semejanza morfológica con la silvestre *D. inoxia*, que con los otros taxa de la sección *Dutra* de *Datura*, por lo que esta puede ser considerada como la progenitora de *D. metel*.



## MÉTODO

### Estudio morfométrico del género *Datura* sección *Dutra*

Inicialmente se efectuó la recolecta de material botánico de especies de *Datura* en condiciones naturales. Esta actividad se apoyó en: a) referencias bibliográficas; b) mapas para ubicar las regiones en que se distribuyen las especies; c) información ecológica proporcionada por distintos investigadores; y d) revisión de especímenes herborizados solicitados a los herbarios siguientes: A, ASU, ARIZ, CICY, CHAPA, CHP, ENCB, FCME, GH, K, MEXU, MICH, MO, NMC, NY, POM, RSA, SD, SRSC, TEX, UC, UNM, US y XAL (Holmgren *et al.*, 1990).

El área de recolecta de las especies de *Datura* abarcó principalmente los estados de Baja California, Chiapas, Chihuahua, Durango, Guerrero, México, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, Sinaloa, Sonora, Yucatán y Zacatecas. Se recolectaron de ocho a doce ejemplares por población, ocasionalmente menos, en función del tamaño de la misma. Los ejemplares fueron prensados y etiquetados para su posterior secado en el laboratorio. Al momento de la recolecta, se recopilaron datos del aspecto morfológico de las plantas. El material botánico incluyó partes vegetativas, frutos y semillas; también se recolectaron flores maduras, que fueron conservadas en frascos con alcohol al 70 % y glicerina, las cuales fueron usadas en la descripción morfológica cuantitativa de estructuras reproductivas que se mencionarán posteriormente.

Del total de material botánico recolectado, se eligieron especímenes

completos con hojas, flores, frutos y semillas de 59 poblaciones los siguientes taxa: *Datura discolor* (19), *Datura inoxia* (12), *D. kymatocarpa* (2), *D. lanosa* (5), *D. metel* var. *muricata* (4), *D. metel* var. *fastuosa* (4), *D. pruinosa* (6), *D. reburra* (5) y *D. wrightii* (2) (en el Apéndice 1.2 se mencionan las localidades y los números de recolecta). Debe mencionarse que en este estudio solamente se incluyeron aquellas especies encontradas en México, por lo que se excluyó a *D. velutinosa* (endémica de Cuba).

Se eligieron 39 caracteres para describir a las poblaciones de *Datura* en estudio; de éstos, 23 son cuantitativos, 11 son cualitativos y cinco representan la proporción derivada de otras medidas, y correspondieron tanto a estructuras vegetativas (11) como reproductivas (28) (Cuadro 2.1). Algunos caracteres fueron seleccionados porque han sido usados en estudios taxonómicos para la diferenciación de especies, principalmente caracteres de flor y fruto; y otros caracteres se eligieron porque al analizar el material botánico recolectado se encontró la suficiente variabilidad morfológica que justificó su inclusión en el análisis. Las mediciones se efectuaron en cinco a diez plantas por población y se tomaron los promedios de cada variable para representarla en la población de la especie en cuestión.

El análisis morfológico se hizo solamente para las especies de *Datura* sección *Dutra*, pues el propósito fue establecer tanto la semejanza morfológica entre dichas especies, como buscar evidencias sobre los posibles progenitores silvestres de la especie cultivada *D. metel*. Este análisis selectivo se basó en los conceptos ya

mencionados en el capítulo de antecedentes, en el sentido de que los más probables progenitores silvestres de las especies cultivadas serán aquellas especies que presenten la mayor semejanza morfológica (y genética) con las cultivadas. Así, es menos probable que las especies de las secciones *Datura* y *Ceratocaulis* de *Datura* sean morfológicamente más semejantes a *D. metel* que alguna de las especies de la sección *Dutra*.

### Análisis de datos

La semejanza entre las especies se estimó mediante dos tipos de análisis: a) agrupamiento y b) ordenamiento. Para ello, se elaboró una matriz básica de datos donde las unidades taxonómicas operacionales (UTO) representadas por las poblaciones se ubicaron en las hileras, y las variables en las columnas; se construyó una matriz de 59 hileras por 39 columnas. Para reducir los efectos de las diferentes escalas de medida las variables fueron estandarizadas. El análisis de agrupamiento inició con el cálculo de los índices de disimilitud entre cada par de UTO mediante el Coeficiente de Distancia Taxonómica Promedio. Una vez obtenida la matriz de coeficientes de semejanza se procedió al agrupamiento de las UTO mediante el método de promedio de grupo no ponderado usando la media aritmética (Romesburg, 1984), y su representación en un fenograma. También se generó la matriz de valores cofenéticos obtenidos del fenograma, la cual se correlacionó con la matriz de coeficientes de semejanza para obtener el coeficiente de correlación cofenética y así estimar la distorsión entre la matriz de semejanza y

el fenograma.

Para la ordenación se efectuó un análisis de componentes principales (Kachigan, 1986); inicialmente se generó una matriz de correlación entre caracteres con él. Posteriormente se calcularon los valores y vectores característicos para los primeros tres componentes principales, y luego las UTO fueron proyectadas en esos tres componentes principales. Finalmente, se produjeron las gráficas de dispersión de las unidades taxonómicas operacionales en los ejes que representan a los componentes principales. Ambos análisis se efectuaron en microcomputadora con el programa NTSYS-pc, versión 1.8 (Rohlf, 1993).

Cuadro 2.1. Variables usadas en el análisis fenético de *Datura* sección *Dutra*

Carácter	Estado de caracter
1. Longitud de la hoja	cm
2. Ancho de la hoja	cm
3. Relación longitud/ancho de la hoja	
4. Margen de la hoja	1= liso 2= dentado
5. Pubescencia de la lámina de la hoja	1= glabra 2= glabrada 3= pilosa 4= lanosa
6. Pubescencia de las nervaduras de la hoja	1= glabra 2= glabrada 3= puberulenta 4= pilosa 5= lanosa
7. Medida de la silueta de la hoja	cm
8. Perímetro real de la hoja	cm
9. Relación entre perímetro real/ silueta de la hoja	
10. Forma de la hoja	1= ovada 2= triangular-ovada
11. Longitud del peciolo de la hoja	cm
12. Longitud del pedúnculo	cm
13. Longitud del cáliz	cm
14 Ancho del cáliz	cm
15) Longitud de los lóbulos del cáliz	cm
16) Ancho de los lóbulos del cáliz	cm

Cuadro 2.1. Continuación

Carácter	Estado de caracter
17) Relación entre longitud/ ancho de los lóbulos del cáliz	
18) Relación entre longitud de los lóbulos/ longitud del cáliz	
19) Pubescencia del cáliz	1= glabro 2= puberulento 3= piloso 4= lanoso
20) Longitud de la corola	cm
21) Longitud del acumen de la corola	cm
22) Ancho del acumen de la corola	cm
23) Color de la corola	1= blanco 2= blanco morado 3= blanco azul
24) Longitud del estambre	cm
25) Longitud de la antera	cm
26) Longitud del filamento	cm
27) Relación entre longitud del filamento/ longitud de la corola	
28) Longitud del estilo	cm
29) Longitud del estigma	cm
30) Longitud del fruto	cm
31) Ancho del fruto	cm
32) Longitud de las espinas del fruto	cm
33) Dehiscencia del fruto	1= regular 2= irregular

Cuadro 2.1. Continuación

Carácter	Estado de caracter
34) Pubescencia del fruto	1= glabrescente 2= puberulento 3= piloso
35) Longitud de la semilla	cm
36) Ancho de la semilla	cm
37) Color de la semilla	1= castaño claro 2= negra 3= amarilla
38) Forma de la semilla	1= ovada 2= oviforme 3= reniforme
39) Superficie de la semilla	1= lisa 2= rugosa 3= muricada

## RESULTADOS

### Agrupamiento

El fenograma de la Figura 2.1 representa gráficamente la similitud fenética entre las poblaciones de *Datura* estudiadas. Los valores de distancia cercanos significan mayor semejanza, y un valor numérico de distancia mayor significa menor semejanza. En el gráfico se observa la formación de tres grupos principales. El grupo uno (G1) está formado por las poblaciones de las especies *Datura metel* var. *muricata*, *D. metel* var. *fastuosa*, *D. inoxia*, *D. wrightii* y *D. lanosa*. El G1 puede subdividirse en cuatro conjuntos (C), el C1 está representado por las poblaciones de *D. metel* (ambas variedades) más dos poblaciones de *D. inoxia*. El C2 es formado por poblaciones de *D. inoxia*, y se observa que a un nivel de distancia de 1, en la escala de 0 a 2, se unen los conjuntos formados, respectivamente, por las poblaciones de *D. metel* y *D. inoxia*; es preciso resaltar la unión más estrecha de dos poblaciones de *D. inoxia* con el conjunto de *D. metel*. El C3 es formado por las poblaciones de *D. wrightii*, la cual se une a las dos anteriores a un nivel de distancia mayor. Finalmente, las poblaciones de *D. lanosa* constituyen el C4, a un nivel de distancia mayor.

El grupo dos (G2) está formado por las poblaciones de las especies *D. discolor* y *D. pruinosa*. La separación del G2 en dos conjuntos, uno representado por las poblaciones de *D. discolor* y el otro por *D. pruinosa*, es muy clara.



El grupo tres (G3) está constituido por dos conjuntos, el primero formado por las poblaciones de *D. reburra* y el otro por las de *D. kymatocarpa*. En los Cuadros 2.2 y 2.3 se presenta la formación de los grupos, y sus respectivos conjuntos, de los taxa de *Datura* sección *Dutra*.

El coeficiente de correlación cofenética entre la matriz de coeficientes de semejanza y el fenograma es de  $r=0.848$ , el cual indica que existe una buena representación de la matriz de semejanza en el fenograma (Crisci y López, 1983).

Cuadro 2.2. Grupos de *Datura* sección *Dutra*, y los taxa que los conforman, producidos por el análisis de agrupamiento. El número entre paréntesis indica la distancia a la cual se unen todas las poblaciones del respectivo grupo.

GRUPOS		
1	2	3
<i>D. metel</i> var. <i>muricata</i>	<i>D. discolor</i>	<i>D. reburra</i>
<i>D. metel</i> var. <i>fastuosa</i>	<i>D. pruinosa</i>	<i>D. kymatocarpa</i>
<i>D. inoxia</i>		
<i>D. wrightii</i>		
<i>D. lanosa</i>		
(1.305)	(1.247)	(1.312)

Cuadro 2.3. Subdivisión de los grupos de *Datura* sección *Dutra*, en conjuntos producidos por el análisis de agrupamiento. El número entre paréntesis indica la distancia a la cual se unen todas las poblaciones del respectivo conjunto

		Conjuntos			
		1	2	3	4
Grupo 1	<i>D. metel</i> var. <i>muricata</i> <i>D. metel</i> var. <i>fastuosa</i> Dos poblaciones de <i>D. inoxia</i>		<i>D. inoxia</i>	<i>D. wrightii</i>	<i>D. lanosa</i>
		(0.971)	(1.031)	(0.775)	(0.830)
Grupo 2	<i>D. discolor</i>		<i>D. pruinosa</i>		
		(0.899)	(0.543)		
Grupo 3	<i>D. reburra</i>		<i>D. kymatocarpa</i>		
		(0.870)	(0.303)		

#### Componentes principales

Los primeros tres componentes principales (CP) explican el 69.8 por ciento de la variación total, con el 39.4, 20.5 y 9.9 %, respectivamente.

El valor de importancia de cada variable para cada uno de los componentes se presenta en el Cuadro 2.4 . En el CP1 las variables con mayor peso son: longitud de la antera, textura de la superficie de la semilla, tipo de dehiscencia del fruto, longitud de la corola, longitud del cáliz, longitud de los lóbulos del cáliz, ancho del cáliz y longitud del estambre, principalmente. En el CP2 las variables

que más contribuyen son: pubescencia del fruto, relación longitud/ancho de la hoja, longitud de la semilla, ancho de la semilla, relación longitud del filamento/longitud de la corola, la forma de la hoja, ancho de la hoja y la forma de la semilla. Para el CP3 las variables mas importantes son: pubescencia de la lámina de la hoja, pubescencia de las nervaduras de la hoja, pubescencia del cáliz, y relación entre la longitud de los lóbulos del cáliz/longitud del cáliz.

En la Figura 2.2 se presenta el ordenamiento de las poblaciones de *Datura* sobre los componentes principales 1 y 2. Se observan claramente tres conjuntos principales. El primero está formado por los taxa *D. metel* var. *muricata*, *D. metel* var. *fastuosa*, *D. inoxia*, *D. wrightii* y *D. lanosa*; el segundo está constituido por *D. discolor*, *D. pruinosa* y *D. kymatocarpa*; y el tercero está formado sólo por *D. reburra*.

En la Figura 2.2 cabe resaltar que el conjunto uno está separado del dos y del tres a lo largo del componente principal uno, mientras que los conjuntos dos y tres se separan debido a las variables involucradas en el componente dos. Es importante señalar en el conjunto uno la estrecha cercanía entre *D. metel* var. *muricata* y *D. metel* var. *fastuosa* con *D. inoxia* y su proximidad con *D. wrightii* y *D. lanosa*. En el conjunto dos se nota una mayor semejanza entre las poblaciones de *Datura discolor* y *D. pruinosa*, aunque no están totalmente mezcladas, y cercanamente relacionadas a *D. kymatocarpa*. Por su parte la disposición de *D. reburra*, del conjunto tres, aparece claramente apartada del resto de los taxa.

En la Figura 2.3 se muestra la ordenación de los taxa de *Datura* sobre los

componentes principales 1 y 3, que conjuntamente explicaron el 49.3 % de la variación. Aquí también se aprecia la estrecha similitud las dos variantes cultivadas de *D. metel* con *D. inoxia*, y su separación con respecto a *D. wrightii* y *D. lanosa*, debido al efecto del componente 3. En el otro grupo se ratifica la semejanza de *D. discolor* con *D. kymatocarpa*, a las cuales ahora se les une *D. reburra*. En cuanto a *D. pruinosa* se presenta su claro aislamiento debido al componente tres.

La Figura 2.4 relaciona los componentes 2 y 3 que explican el 30.4 % de la variación. En ésta gráfica se ratifica la semejanza entre las variedades cultivadas de *D. metel* con *D. inoxia*, aunque se les une *D. kymatocarpa*. Se advierte la separación de *D. wrightii* y *D. lanosa* respecto de las dos primeras especies mencionadas. También, es preciso señalar la separación entre *D. discolor*, *D. pruinosa*, *D. reburra* y *D. kymatocarpa* aun cuando éstas dos ultimas se ubican relativamente más cercanas entre sí. En el Cuadro 2.5 se presenta un resumen de las características morfológicas de las especies de la sección *Dutra* estudiadas.

Distancia Taxonómica Promedio

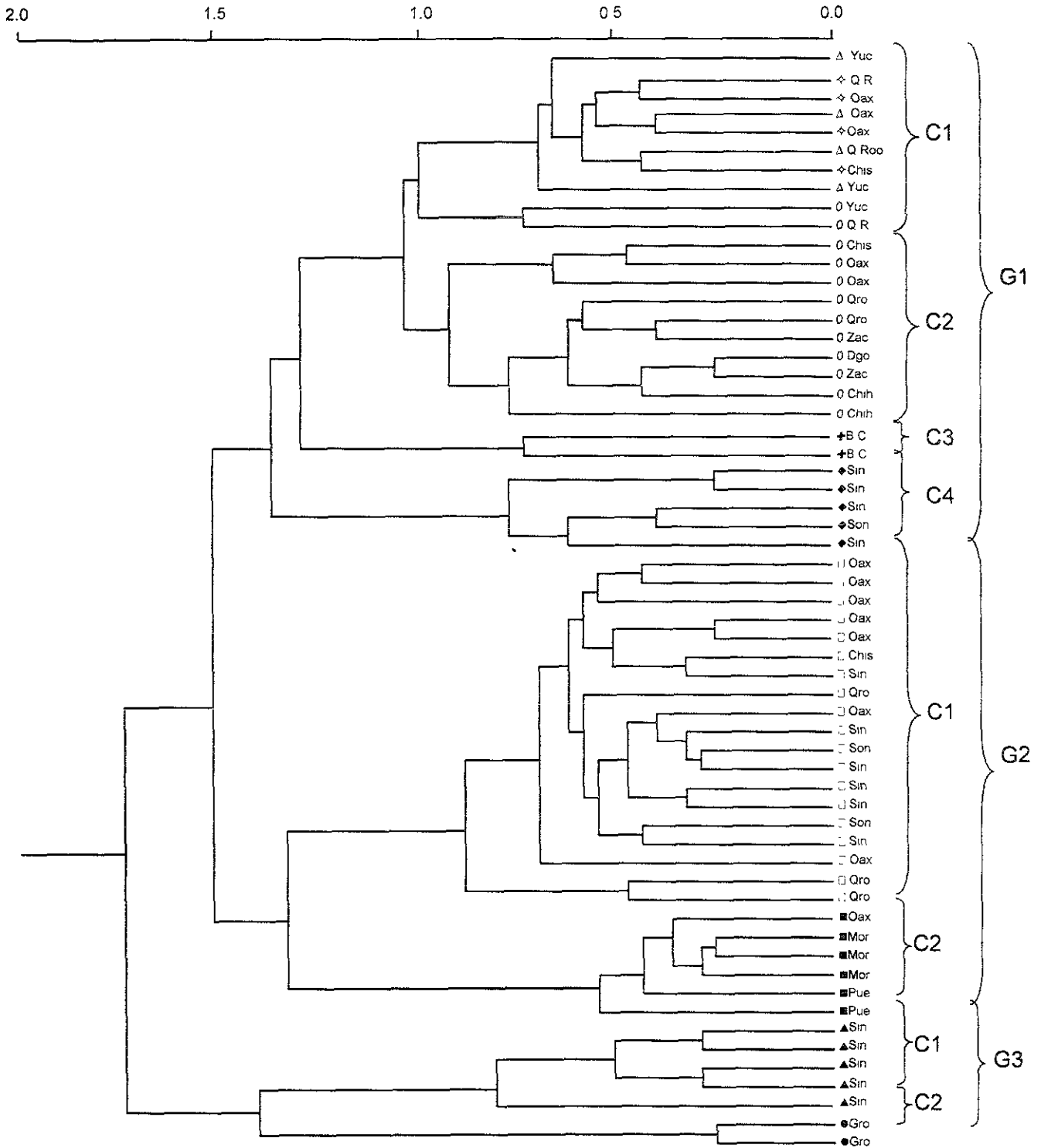


Figura 2.1. Fenograma que muestra la semejanza fenética entre los taxa de la sección *Dutra* género *Datura*. *D. discolor* (□), *D. inoxia* (○), *D. kymatocarpa* (●), *D. lanosa* (◆), *D. metel* var. *muricata* (Δ), *D. metel* var. *fastuosa* (✦), *D. pruinosa* (■), *D. reburra* (▲) y *D. wrightii* (✦)

Cuadro 2.4. Contribución o valor de importancia de las variables para los tres primeros componentes principales.

Variable	Componente 1	Componente 2	Componente 3
1) Longitud de la hoja	0.77	0.38	0.10
2) Ancho de la hoja	0.58	<b>0.65</b>	0.19
3) Relación longitud/ ancho de la hoja	0.05	<b>-0.78</b>	-0.21
4) Margen de la hoja	-0.66	0.48	-0.24
5) Pubescencia de la lámina de la hoja	0.23	0.40	<b>-0.83</b>
6) Pubescencia de las nervaduras de la hoja	0.11	0.45	<b>-0.77</b>
7) Medida de la silueta de la hoja	0.69	0.52	0.16
8) Perímetro real de la hoja	0.62	0.55	0.17
9) Relación perímetro real/ silueta de la hoja	-0.54	0.09	0.04
10) Forma de la hoja	-0.22	<b>0.67</b>	0.34
11) Longitud del peciolo de la hoja	0.60	<b>0.61</b>	-0.10
12) Longitud del pedúnculo	0.59	0.25	-0.35
13) Longitud del cáliz	<b>0.84</b>	0.29	0.06
14) Ancho del cáliz	<b>0.83</b>	0.04	-0.12
15) Longitud de los lóbulos del cáliz	<b>0.84</b>	0.15	-0.28
16) Ancho de los lóbulos del cáliz	0.75	-0.22	-0.09
17) Relación longitud/ancho de los lóbulos del cáliz	0.40	0.49	-0.30
18) Relación longitud de los lóbulos/longitud del cáliz	0.42	-0.16	<b>-0.57</b>
19) Pubescencia del cáliz	0.20	0.38	<b>-0.73</b>
20) Longitud de la corola	<b>0.85</b>	0.26	0.35
21) Longitud del acumen de la corola	0.71	-0.42	-0.02
22) Ancho del acumen de la corola	0.79	-0.24	0.03

Cuadro 2.4. Continuación

Variable	Componente 1	Componente 2	Componente 3
23) Color de la corola	-0.57	<b>0.61</b>	-0.04
24) Longitud del estambre	0.79	0.36	0.38
25) Longitud de la antera	<b>0.92</b>	-0.19	0.16
26) Longitud del filamento	0.75	0.40	0.39
27) Relación longitud del filamento/longitud de la corola	0.05	<b>0.70</b>	0.15
28) Longitud del estilo	0.76	0.34	0.37
29) Longitud del estigma	0.55	-0.17	0.24
30) Longitud del fruto	0.69	0.07	0.02
31) Ancho del fruto	0.72	0.04	0.03
32) Longitud de las espinas del fruto	-0.36	0.34	0.24
33) Dehiscencia del fruto	<b>0.89</b>	-0.38	-0.08
34) Pubescencia del fruto	-0.11	<b>0.82</b>	-0.38
35) Longitud de la semilla	0.38	<b>-0.76</b>	0.01
36) Ancho de la semilla	0.39	<b>-0.70</b>	0.04
37) Color de la semilla	-0.66	0.26	0.39
38) Forma de la semilla	-0.68	<b>0.63</b>	0.26
39) Superficie de la semilla	<b>-0.90</b>	0.31	0.07

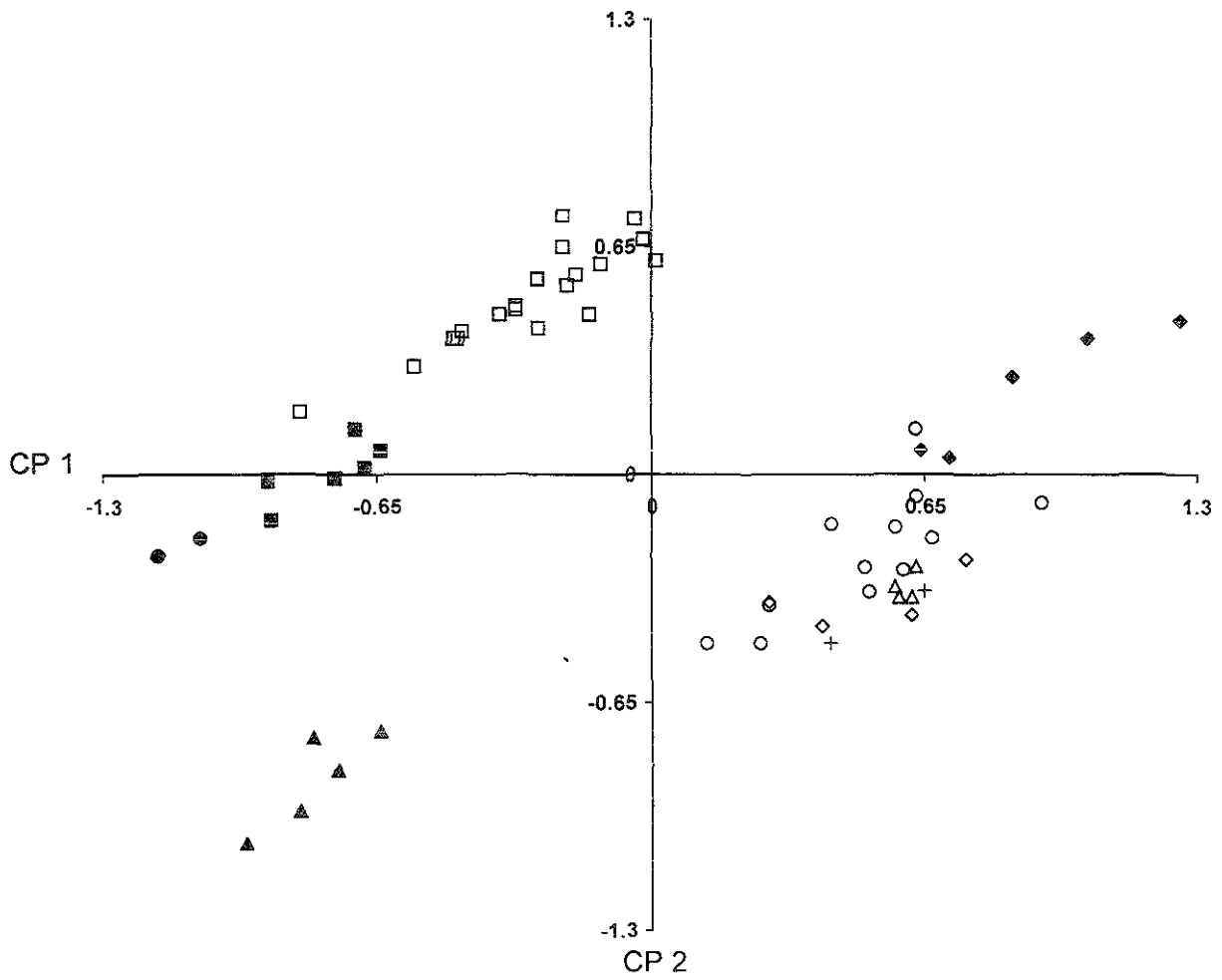


Figura. 2.2 Semejanza fenética entre los taxa de *Datura* sección *Dutra* mostrada por los ejes 1 y 2 del análisis de componentes principales. *D. discolor* (□), *D. inoxia* (O), *D. kymatocarpa* (●), *D. lanosa* (◆), *D. metel* var. *muricata* (Δ), *D. metel* var. *fastuosa* (◇), *D. pruinosa* (■), *D. reburra* (▲) y *D. wrightii* (+)



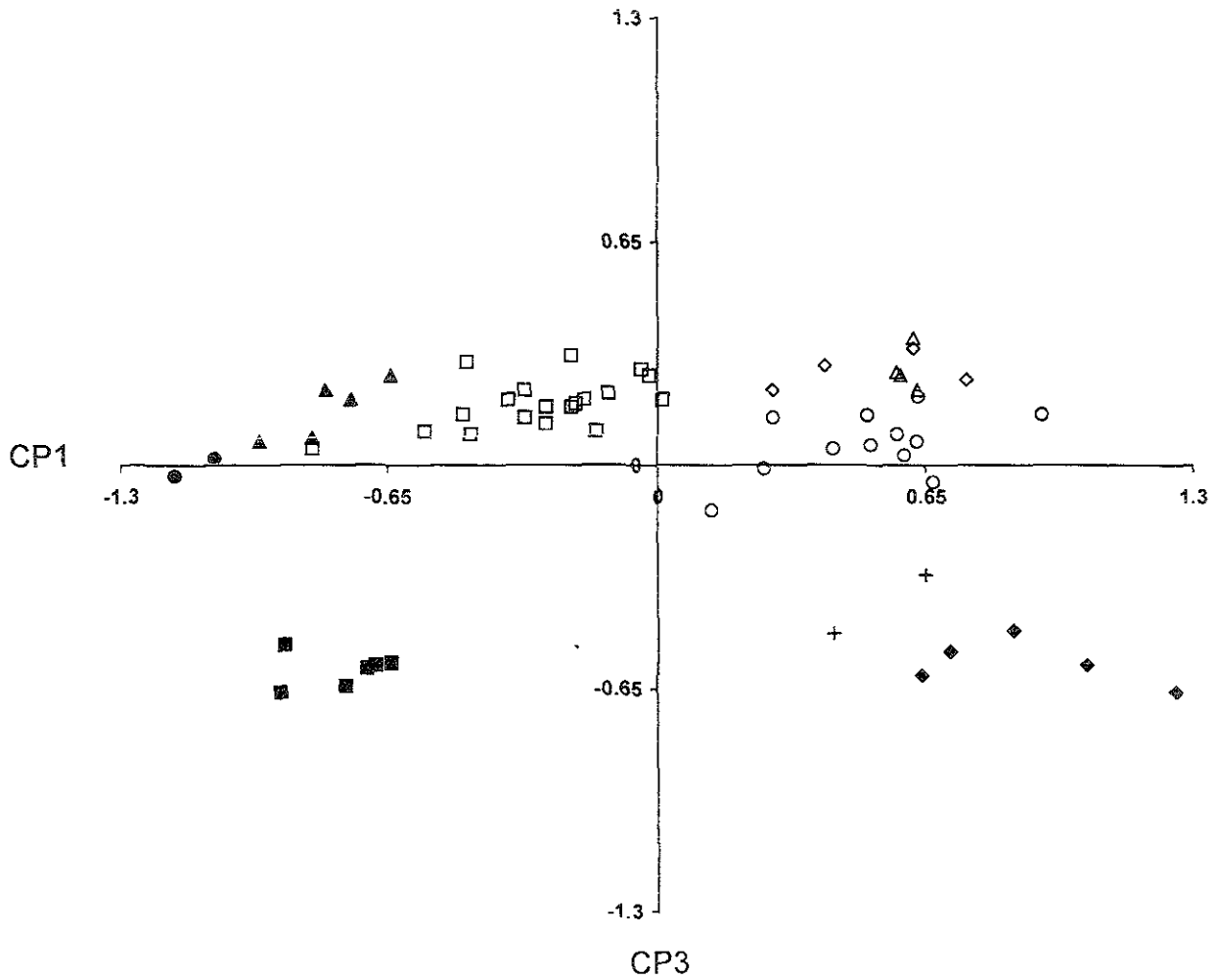


Figura. 2.3 Semejanza fenética entre los taxa de *Datura* sección *Dutra* mostrada por los ejes 1 y 3 del análisis de componentes principales. *D. discolor* (□), *D. inoxia* (○), *D. kymatocarpa* (●), *D. lanosa* (◆), *D. metel* var. *muricata* (Δ), *D. metel* var. *fastuosa* (✦), *D. pruinosa* (■), *D. reburra* (▲) y *D. wrightii* (+)

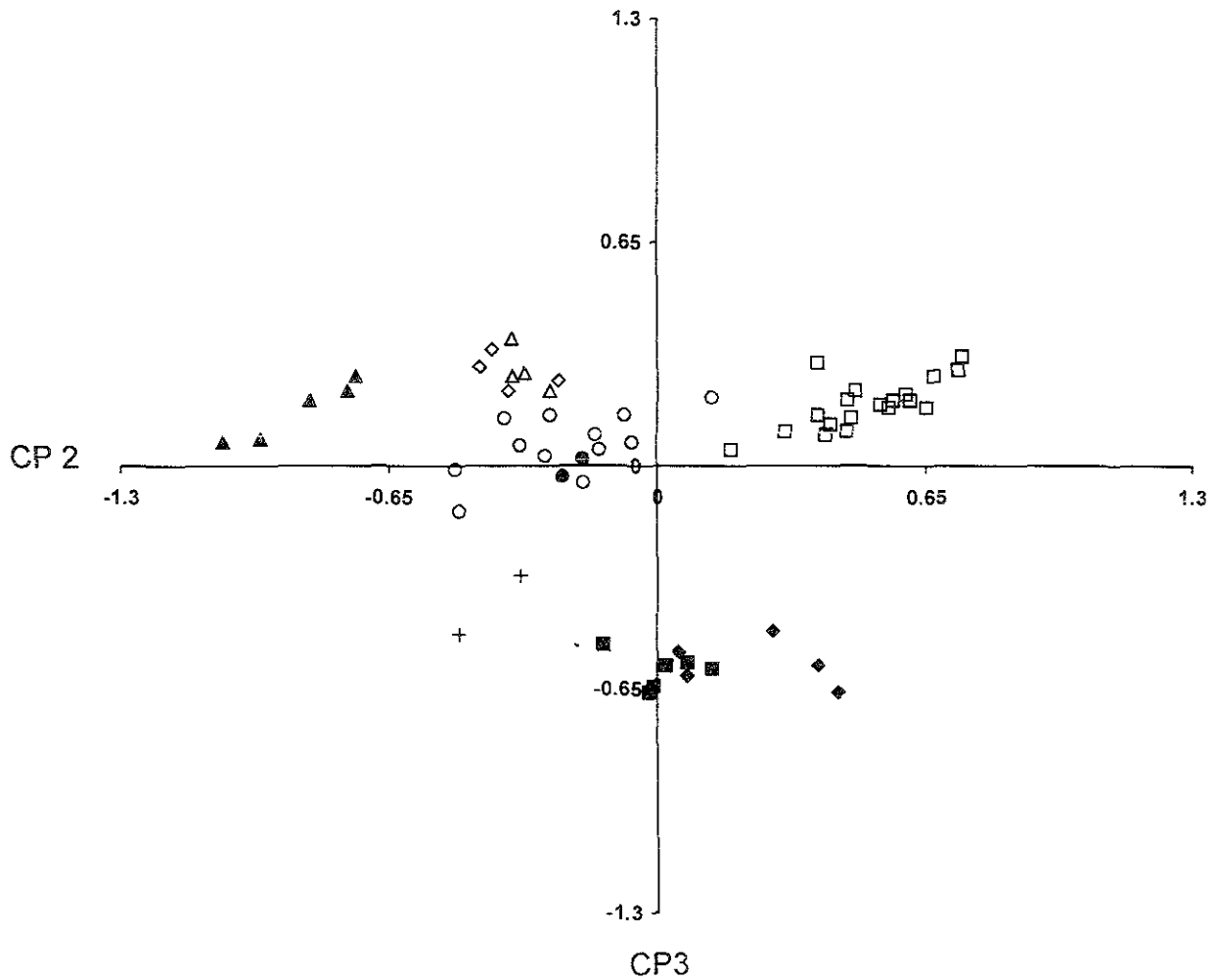


Fig. 2.4. Semejanza fenética entre los taxa de *Datura* sección *Dutra* mostrada por los ejes 2 y 3 del análisis de componentes principales. *D. discolor* (□), *D. inoxia* (○), *D. kymatocarpa* (●), *D. lanosa* (◆), *D. metel* var. *muricata* (△), *D. metel* var. *fastuosa* (◇), *D. pruinosa* (■), *D. reburra* (▲) y *D. wrightii* (+)

Cuadro 2.5. Cuadro comparativo de las características morfológicas de las especies de *Datura* sección *Dutra* estudiadas.

	<i>D. metel</i>	<i>D. innoxia</i>	<i>D. wrightii</i>	<i>D. lanosa</i>	<i>D. discolor</i>	<i>D. pruinosa</i>	<i>D. kymatocarpa</i>	<i>D. reburra</i>
<b>HOJAS</b>								
Longitud (cm)	10.9-14.4	6.0-17.5	6.0-11.0	10.8-18.2	5.5-14.7	5.6-9.5	5.5-5.9	4.2-9.1
Forma	Ovada	Ovada	Ovada	ovada	triangular-ovada	ovada	Ovada	ovada
Pubescencia en la lámina	Glabra	Puberulenta	Pilosa	lanosa	pilosa	pilosa	Glabra	glabra
Pubescencia en las nervaduras	glabra a glabrescente	Puberulenta	Pilosa	lanosa	puberulenta	pilosa	Pilosa	glabra a glabrescente
<b>CÁLIZ</b>								
Longitud (cm)	5.7-8.1	8.2-11.1	6.5-10.0	9.2-10.8	5.9-9.6	2.4-4.2	2.7-3.3	2.6-4.3
Anchura (cm)	1.1-2.0	1.1-2.2	1.6-2.6	1.4-2.4	1.0-1.6	0.8-0.9	0.7-0.8	0.7-1.2
Longitud de lóbulos (mm)	1.1-1.7	1.3-2.3	1.5-2.6	2.4-3.7	0.8-2.0	0.7-1.0	0.2-0.3	0.6-1.0
Pubescencia	glabra a glabrescente	Puberulento	Puberulento	lanoso	puberulento	piloso	Piloso	glabro
<b>COROLA</b>								
Longitud (cm)	12.8-17.8	14.2-17.8	11.7-17.5	15.3-17.2	9.1-17.5	3.6-5.5	4.1-6.6	6.5-7.9
Color	blanco, blanco-morado	Blanco	blanca-violeta	blanco	blanco-azul	blanco azul	Blanco-azul	blanco
<b>ANDROCEO</b>								
Longitud de anteras (mm)	12-16	10-15	11-17	12-15	5-8	3-4	5-6	5-8
Longitud de estambres (cm)	11.7-13.6	11.9-15.7	9.7-14.7	12.9-14.5	8.6-15.6	3.3-4.7	3.2-5.2	4.5-6.1

Cuadro 2.5. Continuación.

	<i>D. metel</i>	<i>D. inoxia</i>	<i>D. wrightii</i>	<i>D. lanosa</i>	<i>D. discolor</i>	<i>D. pruinosa</i>	<i>D. kymatocarpa</i>	<i>D. reburra</i>
<b>GINECEO</b>								
Longitud del estilo (cm)	10.5-13.1	11.6-15.9	8.2-15.9	12.2-14.2	8.1-15.7	2.1-3.9	3.1-4.3	3.3-5.8
Longitud del estigma ((mm)	3.2-10	2.0-8.0	1.0-2.0	2.8-4.5	1.9-3.2	1.9-2.3	1.5-1.8	1.8-2.7
<b>FRUTO</b>								
Dehiscencia	irregular	irregular	Irregular	irregular	regular	regular	regular	regular
Pubescencia	puberulento	puberulento	Piloso	lanoso	puberulento	piloso	puberulento	glabrescente
<b>SEMILLAS</b>								
Longitud (mm)	4.4-4.9	4.2-5.6	5.5-7.0	4.3-5.3	3.1-3.8	3.3-3.6	4.5-4.6	5.8-6.0
Anchura (mm)	3.2-3.5	3.0-4.1	4.5-5.5	3.3-3.9	2.4-2.9	2.2-2.4	3.2-3.4	4.3-4.5
Textura de la testa	lisa	Lisa	Lisa	lisa	rugosa	rugosa	muricada	rugosa
Color	café claro	café claro	café-claro	café claro	negra	café claro	amanilla	café claro

## Tratamiento taxonómico

A continuación se presentan las descripciones taxonómicas de las especies estudiadas, las cuales se basan en el análisis fenético del material botánico recolectado en el presente trabajo y complementado con manuscritos inéditos de Robert Bye. Se indican los hábitats más característicos y la distribución de las especies en México, con base en la información generada en este estudio, así como la recabada de los ejemplares de los herbarios mencionados anteriormente. La información sobre los especímenes examinados se encuentra en una base de datos de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, CONABIO (Bye, 1996).

Claves de identificación de las especies de *Datura* sección *Dutra* estudiadas.

- 1a. Fruto con dehiscencia irregular. Anteras de 10 a 16 mm. Semilla con testa lisa.
  - 2a. Corola con dos o tres verticilos, lámina y nervaduras de las hojas glabras o glabrescentes.....*D. metel*
  - 3a. Corola blanca, garganta blanca.. .....*D. metel* var. *muricata*
  - 3b. Corola morada, garganta blanca .....*D. metel* var. *fastuosa*
- 2b. Corola en un verticilo. Lámina y nervaduras de la hoja pubescentes
  - 4a. Lámina y nervaduras de la hoja puberulentas. ....*D. inoxia*

4b. Lámina y nervaduras de la hoja pilosa o lanosa

5a. Lámina y nervaduras de la hoja pilosas, corola blanco-violeta.....*D. wrightii*

5b. Lámina y nervaduras de la hoja lanosas, corola blanca .....*D. lanosa*

1b. Fruto con dehiscencia regular en cuatro valvas. Anteras de 3 a 8 mm. Semilla con testa no lisa

6a. Corola blanca. Semillas de 5.0 a 6.0 mm de longitud.....*D. reburra*

6b. Corola blanco-azul. Semillas de 3.0 a 4.5 mm de longitud

7a. Semilla con testa amarilla, muricada.....*D. kymatocarpa*

7b. Semilla con testa castaño-claro o negra, rugosa

8a. Semilla con testa negra. Hojas triangular-ovadas. ....*D. discolor*

8b. Semilla con testa castaño-claro. Hojas ovadas..... *D. pruinosa*

*Datura metel* L., Sp. Pl. 1:179. (1753). Sp. Pl. ed. 2, 256 (1762).- *D. fastuosa* L., Syst. Nat. ed. 10, 932 (1759); Sp. Pl. ed. 2, 256 (1762); *Stramonium fastuosum* (L.) Moench, Methodus p.456 (1794); *Datura hummatu* Bernh. in Linnaea 8:141 (1833); *D. alba* Nees in Transact. Linn. Soc. 17: 73 (1834); *D. nilhummatu* Dunal in DC., Prodr. 13. 1 (1852).

Tipo: Hortus Cliffortianus 55.2 (Lectotipo: BM; foto GH)

Planta herbácea con base leñosa, perenne. Raíz tuberosa. Hojas simples, alternas, pecioladas, sin estípula; lámina ovada, longitud 10-20 cm, ancho 5-8 cm, glabra, ápice agudo, margen entero. Inflorescencia con una flor pedunculada, erecta. Flor hermafrodita, simetría radial; cáliz con sépalos unidos, longitud 5-8 cm, con cinco lóbulos de 1.0-1.7 cm, pubescencia escasa con tricomas cortos; corola con pétalos unidos dispuesta en uno, dos o tres verticilos, de color blanco o púrpura, garganta blanca o púrpura, longitud 13-18 cm; estambres unidos a la base de la corola, longitud 11-14 cm; anteras de 12-16 mm; filamentos azul púrpura, longitud 10-12.5 cm; ovario bilocular con septo y pseudosepto, tetralocular, óvulos numerosos; estilo de 11-14 cm de longitud, estigma bilobulado;. Fruto en cápsula, pedicelado, péndulo; pericarpo sin espinas, con espinas cortas o tuberculado, irregularmente dehiscente, longitud de 3-4 cm y ancho de 3-4 cm; densamente pubescente, tricomas cortos. Semillas con arilo, longitud 4-5 mm, ancho 3-4 mm; tegumento liso, color amarillo oscuro o castaño claro.

Hábitat: cultivada como ornamental en jardines de casas. En altitudes de 0-900 m snm. Se le conoce comúnmente como “floripondio”, floripondio morado”, “toloache” y “tzamá”

Distribución: Campeche, Chiapas, Guerrero, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco Veracruz, Yucatán.

Vegetación circundante: Selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia, selva baja caducifolia.

Hammer *et al.* (1983) proponen la siguiente clasificación infraespecífica de *Datura metel*.

var. **muricata** (Bernh.) Danert in Pharmazie 9:357 (1954).- *Datura fastuosa* L., Syst. Nat. ed. 10, 933 (1759); *D. muricata* Bernh., Cat. Sem. Hort. Erfurt a. (1818), N. Allg. Garten-Mag. 2,4 (1827); *D. hummatu* Bernh. var. *muricata* Bernh. in *Linnaea* 8:142 (1833).

Corola blanca en doble o triple verticilo

Hábitat: Cultivada como ornamental en jardines de casas.

Distribución: Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo y Yucatán,

Vegetación circundante: Selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia, selva baja caducifolia.

var. **fastuosa** L. Danert in Pharmazie 9:358 (1954).- *Datura fastuosa* var.  $\beta$  L., Sp. Pl. ed. 2, 256 (1762); *D. hummatu* Bernh. var. *dubia* (Pers. ) Bernh. f.  $\beta$  Bernh. in *Linnaea* 8:141 (1833); *D. hummatu* Bernh. var. *fastuosa* Bernh. in *Linnaea* 8:141 (1833).

Corola en doble o triple verticilo, con la parte externa morada y la garganta blanca.

Hábitat: Cultivada como ornamental en jardines de casas.

Distribución: Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz,

Vegetación circundante: Selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia, selva baja caducifolia.

f. **fastuosa**, Danert in Pharmazie 9:358 (1954).- *D. fastuosa* L. var.  $\beta$  L., Sp. Pl.



ed. 2, 256 (1762). *Datura hummatu* Bernh. var. *fastuosa* Bernh. in *Linnaea* 8:141 (1833).

Flor violeta externamente

f. **malabarica** Danert in *Pharmazie* 9:358 (1954).- *Datura hummatu* Bernh. var. *dubia* (Pers.) Bernh. f.  $\beta$  Bernh. in *Linnaea* 8:141 (1833).

Flor roja externamente

var. **metel.**- *Datura alba* Nees in *Transact. Linn. Soc.* 17:53 (1834); *D. fastuosa* L.

var. *alba* (Nees) Clarke. *Fl. Br. Ind.* 4:243 (1885); *D. hummatu* Bernh. in *Trommsd. N.J. Pharm.* 26:153 (1833) et in *Linnaea* 8:141 (1833).

Flor simple, corola blanca

var. **rubra** (Bernh.) Danert in *Pharmazie* 9:357 (1954).- *Datura hummatu* Bernh. var. *rubra* Bernh. in *Linnaea* 8:142 (1833).

Flor simple, corola violeta o roja

f. **rubra** Danert in *Pharmazie* 9:357 (1954).- *Datura hummatu* Bernh. var. *rubra* Bernh. in *Linnaea* 8:142 (1833); *D. hummatu* Bernh. var. *dubia* (Pers.) Bernh. in *Linnaea* 8:141 (1833).

Flor violeta

f. **sanguinea** Danert in *Pharmazie* 9:357 (1954).- *Datura nilhummatu* Dun. in *DC., Prodr.* 13,1 (1852).

Flor roja

var. **obscura** Danert in Pharmazie 9:357 (1954).- *Datura fastuosa* L. var.  $\alpha$  L., Sp.Pl. ed. 2, 256 (1762); *D. hummatu* Bernh. var. *rubra* Bernh. f.  $\beta$  Bernh. in Linnaea 8:142 (1833); *D. nilhummatu* Dun. in DC., Prodr.13,1 (1852).

Flor doble, corola violeta o roja

f. **obscura** Danert in Pharmazie 9:357 (1954).- *Datura hummatu* Bernh. var. *rubra* Bernh. f  $\beta$  Bernh. in Linnaea 8:142 (1833).

Flor violeta

f. **atropurpurea** Danert in Pharmazie 9:357 (1954).- *Datura fastuosa* L. var.  $\alpha$  L., Sp. Pl. ed. 2, 256 (1752); *D. nilhummatu* Dunal in DC., Prodr. 13,1 (1852).

Flor roja

*Datura inoxia* Miller, Gard. Dict. ed. 8, No. 5 1768.- *D. metel* L., Sp. Pl., 179 (1753); *D. guyaquilensis* H.B.K., Nov. gen. sp. 3, 8 (1818); *D. meteloides* Dun. in DC., Prodr. 13,1 (1852); *D. velutinoso* Fuentes in Revista Jard. Bot. Nac. Habana 1:53 (1980).

Tipo: Chelsea Physic Garden No. 1843 (BM).

Planta herbácea, perenne. Raíz tuberosa. Hojas simples, alternas, pecioladas, sin estípula; lámina ovada, longitud 10-20 cm, ancho 5-20 cm, pilosa tricomas cortos, nervaduras muy pubescentes con tricomas cortos, ápice agudo, margen entero. Inflorescencia con una flor pedunculada, erecta. Flor hermafrodita, simetría radial; cáliz con sépalos unidos, longitud 8-11cm, cinco lóbulos de 1-2.5 cm de longitud, escasamente piloso; corola con pétalos unidos, simple, color

blanco, garganta blanca, longitud mayor de 15 cm; estambres unidos a la base de la corola, longitud de 11-14 cm, anteras de 10-15 mm, filamento blanco verdoso, longitud de 11-14.5 cm; ovario bilocular con septo y pseudosepto, tetralocular, óvulos numerosos; estilo de 11-16 cm de longitud; estigma bilobulado. Fruto en cápsula, pedicelado, péndulo; pericarpo con muchas espinas, irregularmente dehiscente, longitud de 2.5-3.5 cm y ancho de 2-3.5 cm, densamente pubescente, tricomas cortos; cáliz presente; longitud y ancho aproximadamente 4 cm. Semillas con arilo, longitud de 4-6 mm, ancho de 3-4 mm, tegumento liso, color castaño claro.

Hábitat: Orillas de arroyos, orillas de caminos, terrenos abandonados, campos de cultivo, en áreas de selva baja caducifolia, matorral espinoso, pastizal, matorral xerófilo, bosque de encino y bosque de coníferas. En altitudes de 10 a 2200 m snm.

Distribución: Aguascalientes, Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas, Yucatán, Veracruz y Zacatecas.

*Datura wrightii* Regel, Gartenflora 8: 193, pl.260. 1859.

Tipo: United States of America Texas: [Uvalde-Kinney County line], Turkey Creek, *Wright* 526;[lectotipo: Regel, Gartenflora 8, pl.260].

Planta herbácea, perenne. Raíz tuberosa. Hojas simples, alternas,

pecioladas, sin estípula; lámina ovada, pilosa, longitud de 5-15 cm, ancho 2-7 cm, ápice agudo, margen entero. Inflorescencia con una flor pedunculada, erecta. Flor hermafrodita, simetría radial; cáliz con sépalos unidos, longitud de 6-11 cm, cinco lóbulos de 2-4 cm de longitud, puberulento; corola con pétalos unidos, simple, color blanca o blanca-violeta, garganta blanca, longitud hasta 17.5 cm; estambres unidos a la base de la corola, longitud de 10-15 cm; anteras 11-17 mm de longitud; filamentos blanco verdosos, longitud de 9-13 cm; ovario bilocular con septo y pseudosepto, tetraocular, óvulos numerosos; estilo de 8-16 cm de longitud; estigma bilobulado. Fruto en cápsula, pedicelado, péndulo; pericarpo con muchas espinas, irregularmente dehiscente, longitud de 2.5-3.5 cm y ancho de 3-4 cm, piloso; cáliz presente. Semillas con arilo, longitud 5-7 mm, ancho 4.5-5.5 mm, tegumento liso, color castaño claro o amarillo.

Hábitat: Orillas de arroyos y caminos en áreas de matorral espinoso, pastizal y matorral xerófilo

Distribución: Baja California, Baja California Sur, Chihuahua y Sonora

*Datura lanosa* Barclay ex Bye, *Phytologia* 61: 204. 1986.

Tipo: México. Sinaloa: Culiacán and vicinity, Aug. 1944, *H.S. Gentry 7052* (holotipo: GH; isotipos F, NY, UC, US).

Planta herbácea, perenne. Raíz tuberosa. Hojas simples, alternas, pecioladas, sin estípula; lámina ovada, lanosa, longitud de 10-20 cm, ancho de 5-14 cm, ápice agudo margen entero ligeramente lobado. Inflorescencia con una flor

pedunculada, erecta. Flor hermafrodita, simetría radial; cáliz con sépalos unidos, longitud 9-11 cm, cinco lóbulos de 2-4 cm de longitud, muy pubescente con tricomas cortos; corola con pétalos unidos, simple, color blanco, garganta blanca, longitud mayor de 15 cm; estambres unidos a la base de la corola, longitud 13-15 cm; anteras 12-15 mm de longitud; filamentos blanco verdoso, longitud de 11-13 cm; ovario bilocular con septo y pseudosepto, tetralocular, óvulos numerosos; estilo de 12-14 cm de longitud; estigma bilobulado. Fruto en cápsula, pedicelado, péndulo; pericarpo con muchas espinas, irregularmente dehiscente, longitud de 3-3.5 cm y ancho de 2.5-3 cm, muy pubescente con tricomas largos; cáliz presente. Semillas con arilo, longitud de 4-5 mm, ancho 3-4 mm, tegumento liso, color castaño claro o amarillo.

Hábitat: Orillas de arroyos y caminos; terrenos abandonados en áreas de selva baja caducifolia y matorral espinoso. En altitudes de 0 a 1000 m snm.

Distribución: Chihuahua, Nayarit, Sinaloa y Sonora.

*Datura discolor* Bernhardt, Trommsd. N. Jour. Pharm. 26: 146. 1833.

Tipo: *Stramonia corassavica humilior Hyoscyami folio*, Pauli Hermanni, Paradisus Batavus, 233 and 234 and plate, 1689.

Planta herbácea, perenne. Raíz axonomorfa. Hojas simples, alternas, pecioladas, sin estípula; lámina ovada ancha a triangular ovada, longitud 5-14 cm, ancho 5-12 cm, pilosa, nervaduras densamente pilosas, ápice agudo, margen sinuado-dentado. Inflorescencia con una flor pedunculada, erecta. Flor hermafrodita, simetría radial; cáliz con sépalos unidos, longitud 6-10 cm,

densamente piloso, con cinco lóbulos de 0.8-2.0 cm; corola con pétalos unidos, simple, color blanco, garganta azul violeta a púrpura, longitud 10-17 cm; estambres unidos a la base de la corola, longitud de 8-15 cm; anteras 5-8 mm de longitud; filamentos blanco verdosos, longitud de 8-14 cm; ovario bilocular con septo y pseudosepto, tetralocular, óvulos numerosos; estilo de 8-15 cm de longitud; estigma bilobulado. Fruto en cápsula, pedicelado, péndulo, pericarpo con pocas espinas, con dehiscencia regular, longitud y ancho de 2-3 cm, densamente piloso; cáliz reflexo. Semillas con arilo, longitud 3-4 mm, ancho alrededor de 2 mm, tegumento rugoso, color negro.

Hábitat: Dunas costeras, orilla de arroyos, campos de cultivo, orillas de caminos y terrenos abandonados en áreas de selva baja caducifolia, matorral espinoso y matorral xerófilo. En altitudes de 0 hasta 1250 m snm.

Distribución: Baja California, Baja California Sur, Campeche, Chiapas, Chihuahua, Colima, Durango, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Querétaro, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán.

*Datura pruinosa* Greenman, Proc. Amer. Acad. 33: 486. 1898.

Tipo: México. Oaxaca: Cuicatlán, 7 Oct. 1895, *Lucius C. Smith 943* (holotipo: GH).

Planta herbácea, perenne. Raíz axonomorfa. Hojas simples, alternas, pecioladas, sin estípula; lámina ovada, longitud 5-15 cm, ancho 4.5-6.5 cm, densamente pilosa, nervaduras densamente pilosas, ápice agudo, margen

dentado. Inflorescencia con una flor pedunculada, erecta. Flor hermafrodita, simetría radial; cáliz con sépalos unidos, longitud de 2-4 cm, densamente piloso, con cinco lóbulos de 0.7-1.0 cm; corola con pétalos unidos, simple, color blanco, garganta azul violeta, longitud 3-10 cm; estambres unidos a la base de la corola, longitud 3-5 cm; anteras 3-4 mm; filamentos blanco verdosos, longitud de 3-4.5 cm; ovario bilocular con septo y pseudosepto, tetralocular, óvulos numerosos; estilo de 2-4 cm de longitud; estigma bilobulado. Fruto en cápsula, pedicelado, péndulo, longitud y ancho de 2-2.5 cm; pericarpo con pocas espinas, con dehiscencia regular; cáliz presente. Semillas con arilo, longitud menor de 4 mm, ancho menor de 3 mm, tegumento rugoso, color negro o castaño oscuro.

Hábitat: orilla de arroyos, campos de cultivo y orillas de caminos en áreas de selva baja caducifolia y matorral espinoso. En altitudes de 550 a 1800 msnm.

Distribución: Guerrero, Michoacán, Oaxaca y Puebla.

*Datura kymatocarpa* Barclay, Bot. Mus. Leafl. (Harv. Univ.) 18: 256. 1959.

Tipo: México. México: District of Temascaltepec, Bejucos, 15 Aug 1935, G.B. Hinton et al. 8173 (holotipo: US).

Planta herbácea, anual. Raíz axonomorfa. Hojas simples, alternas, pecioladas, sin estípula; lámina ovada ancha, longitud 3-7 cm, ancho 2-4 cm, glabra, nervaduras pilosas, ápice agudo, margen dentado. Inflorescencia con una flor pedunculada, erecta. Flor hermafrodita, simetría radial; cáliz con sépalos unidos, longitud 2-4 cm, densamente piloso, con cinco lóbulos de 0.2-0.3 cm; corola con pétalos unidos, simple, de color blanco, garganta púrpura, longitud de

4-10 cm; estambres unidos a la base de la corola, longitud 3-5 cm; anteras 5-6 mm; filamentos blanco verdosos, longitud de 2-4 cm; ovario bilocular con septo y seudosepto, tetralocular, óvulos numerosos; estilo de 3-4 cm de longitud; estigma bilobulado. Fruto en cápsula, pedicelado, péndulo, longitud y ancho de alrededor de 2.5 cm; pericarpo con pocas espinas, dehiscente regular, densamente piloso; cáliz presente. Semillas con arilo, longitud 4-5 mm, ancho 3-4 mm, tegumento rugoso algo verrugoso, amarillo a castaño claro.

Hábitat: Orilla de arroyos, campos de cultivo y orilla de caminos en áreas de selva baja caducifolia y matorral espinoso. En altitudes de 400 a 900 m snm.

Distribución: Colima, Guerrero, Jalisco, México y Michoacán.

*Datura reburra* Barclay, Bot. Mus. Leafl. (Harv. Univ.) 18: 258. 1959.

Tipo: México. Sinaloa: vicinity of Culiacán, 14 Sept. 1904, T.S. Brandegees.n. (holotipo: UC 103947)

Planta herbácea, anual. Raíz axonomorfa. Hojas simples, alternas, pecioladas, sin estipula; lámina ovada, longitud 4-9 cm, ancho 2-6 cm, glabra, nervaduras escasamente pilosas, ápice agudo, margen dentado. Inflorescencia con una flor pedunculada, erecta. Flor hermafrodita, simetría radial; cáliz con sépalos unidos, longitud de 2-4 cm, glabro, con cinco lóbulos de 0.6-1.0 cm; corola con pétalos unidos, simple, de color blanco, garganta blanca, longitud de 6-10 cm; estambres unidos a la base de la corola, longitud de 4-6 cm; anteras de 5-8 mm de longitud; filamentos blanco verdoso, longitud 4-5.5 cm; ovario bilocular con septo y seudosepto, tetralocular, óvulos numerosos; estilo de 3-6 cm de



longitud; estigma bilobulado;. Fruto en cápsula, pedicelado, péndulo, longitud y ancho de 2-2.5 cm; pericarpo con pocas espinas, dehiscente regular, escasamente piloso; cáliz presente. Semillas con arilo, longitud de 5-6 mm, ancho 4-5 mm, tegumento liso, color castaño claro.

Hábitat: orilla de arroyos y campos de cultivo en áreas de matorral espinoso. En altitudes de 60 a 100 msnm.

Distribución: Sinaloa.

## DISCUSIÓN

El análisis fenético permite establecer que la longitud de la corola, dehiscencia del fruto y atributos de la semilla son los caracteres importantes para diferenciar, en dos grupos, a las especies de *Datura* estudiadas. Dicho análisis diferencia, por un lado, a las especies *D. metel*, *D. inoxia*, *D. wrightii* y *D. lanosa*, las cuales presentan corolas grandes (mayores de 15 cm), fruto con dehiscencia irregular y semillas con testa lisa y castaño claro; y por otro lado, se ubican *D. discolor*, *D. pruinosa* y *D. kymatocarpa* con corolas de 10 -15 cm y menos de 10 cm en *D. reburra*, fruto con dehiscencia regular y semillas con testa rugosa y negra en la primera y la última especie citadas y castaño claro y amarilla en la segunda y tercera especies.

También, cabe destacar de este análisis numérico-morfológico la mayor

cercanía de *D. metel* (ambas variedades) con *D. inoxia* y en menor grado con *D. wrightii* y *D. lanosa*, y notar la marcada diferencia entre esa especie cultivada y las restantes especies consideradas. Al respecto, no se conocen estudios morfométricos donde se haya comparado a *D. metel* con *D. wrightii*, *D. lanosa*, *D. pruinosa*, *D. kymatocarpa* y *D. reburra*. Sin embargo, Fuentes *et al.* (1986) en un estudio fenético de *Datura* encontraron escasa semejanza entre *D. metel* y *D. discolor*, lo cual concuerda con lo encontrado en nuestro estudio. Xiques *et al.* (1986) corroboraron los resultados anteriores, pero también encontraron diferencias entre *D. metel* var. *muricata* y las otras especies de *Datura* que ellos estudiaron.

Las poblaciones de las dos variedades de *D. metel* (var. *muricata* y var. *fastuosa*) están mezcladas en la misma rama del fenograma, lo cual sugiere que son muy semejantes; el color de la corola (blanca en el caso de la var. *muricata* y blanco morado en la var. *fastuosa*) es la única característica distintiva. Estos resultados difieren de los obtenidos por Pandeya y Bhatt (1989), quienes estudiaron cuatro variantes cultivadas de *D. metel* en la India. Con base en cinco caracteres morfológicos y en la enzima peroxidasa, ellos reconocieron cuatro formas, y concluyeron que dos de ellas deben ser reconocidas como especies, una de las cuales es *D. fastuosa* L. Sin embargo, debido a que los caracteres de la corola están sujetos a selección artificial y a que sólo se usó un sistema enzimático, consideramos que las formas y especies que los autores mencionados reconocieron deben ser tratadas como cultivares de *D. metel*. Además, las dos variedades de *D. metel* cultivadas en México no se diferencian claramente en nuestros análisis

fenéticos; así, los siguientes comentarios sobre *D. metel* se refieren a ambos taxa infraespecíficos.

Este estudio ha validado la integridad taxonómica de las ocho especies de *Datura* sección *Dutra* de México. Las especies *D. kymatocarpa* y *D. reburra*, las cuales fueron consideradas como *D. discolor*, con base en caracteres morfológicos de plantas cultivadas en Alemania por Hammer *et al.* (1983), nuestro estudio las confirma como especies válidas.

De especial interés en el estudio de la sección *Dutra* es conocer la relación taxonómica de *D. metel* de México con sus probables progenitores. Dado que *D. metel* ha sido cultivada para usos medicinales, rituales y ornamentales en muchas regiones desde su introducción procedente del Nuevo Mundo (Symon y Haegi, 1991), es importante comparar primero a este taxon con sus parientes silvestres en el área de diversidad y origen del género, en este caso México, antes de estudiar la variación infraespecífica de sus poblaciones cultivadas alrededor del mundo. Así, la relación taxonómica de *D. metel* con taxa de la sección *Dutra* nos ayudará a entender la evolución de esta especie domesticada.

En general, *D. metel* presenta características de una especie domesticada, con los caracteres morfológicos que reflejan su importancia para propósitos ornamentales. Así, de ella cinco taxa infraespecíficos son reconocidos primeramente por diferencias en el color de la corola y otras características de la misma (Hammer *et al.*, 1983). Las especies silvestres de *Datura*, tienen flores con corola efímera, conformada por un solo verticilo, blanca o con matiz violeta y pétalos

delgados, las cuales normalmente abren por una noche antes de caer y el pedúnculo se curva hacia abajo en concordancia con el desarrollo del fruto péndulo. En contraste, las flores erectas de *D. metel* permanecen abiertas hasta por una semana, la corola es más succulenta, frecuentemente con dos o tres verticilos, y varía de blanca a morada. Además, los frutos de las especies silvestres de esta sección tienen espinas que los protegen de la depredación prematura, mientras que los frutos de *D. metel* tienen espinas muy reducidas e inofensivas o tuberculadas. Todas las especies silvestres son herbáceas; en los taxa perennes se originan rebrotes de la raíz engrosada bajo el suelo. En contraste, la base de los tallos de *D. metel* originan el nuevo vástago y así los tallos leñosos son usados para propagar vegetativamente las plantas en solares o huertos del sur de México. Así, los pobladores han favorecido en *D. metel* a plantas de amplio período de floración, diferentes formas y colores de la corola, frutos sin espinas y propagación vegetativa.

Con base en caracteres morfológicos, *D. metel* es más semejante a *D. inoxia* y *D. wrightii*, tal como lo mostraron los análisis morfométricos. *Datura metel* y *D. inoxia* primeramente se agrupan juntas en el fenograma, mientras que *D. wrightii* y *D. lanosa* son menos semejantes, dada su mayor distancia respecto a las primeras especies (Figura 2.1). Es interesante notar que dos poblaciones de *D. inoxia* de la península de Yucatán están unidas a menor distancia con el conjunto de poblaciones de *D. metel*, sin estar mezcladas con ellas, mientras que el resto de las poblaciones de *D. inoxia* forman otra rama del fenograma. Dado que el objetivo del análisis de agrupamiento es encontrar las unidades taxonómicas más semejantes

entre sí, donde la mayor semejanza está dada por el menor valor de distancia (Romesburg, 1984), podemos concluir que la mayor semejanza morfológica de *D. metel* es con *D. inoxia*. Cabe mencionar que *D. wrightii* y *D. lanosa*, encontradas principalmente en el noroeste de México, están alejadas geográficamente de las otras dos especies, y más aun de *D. metel* (sureste de México), y también son morfológicamente menos semejantes a ésta. Por su parte, *D. inoxia* está ampliamente dispersa y es más semejante a *D. metel*, principalmente aquellas poblaciones de la costa del Caribe, las cuales posiblemente representan elementos del área de origen prehispánico de *D. metel* cultivada, si aceptamos el argumento de Symon y Haegi (1991) sobre la domesticación en América de ésta especie.

Los resultados del análisis de componentes principales concuerdan con los patrones de semejanza observados en el fenograma. Aun cuando *D. wrightii* y *D. lanosa* están asociadas con el grupo que incluye a *D. metel* y *D. inoxia*, las poblaciones de estas dos últimas especies se agrupan juntas y a la vez están separadas de aquéllas. Este patrón es confirmado en el análisis subsecuente (Figuras 2.3 y 2.4) donde *D. wrightii* y *D. lanosa* se separan de los otros dos taxa, principalmente por la pubescencia del fruto y el tamaño de la semilla. Se confirma también que las poblaciones de *D. metel* y las de *D. inoxia* son las más semejantes entre sí que con respecto a las otras especies estudiadas. Esta interpretación es apoyada por estudios similares en otras solanáceas, como en el caso de *Solanum megistacrolobum* Bitter y *S. toralapanum* Cárdenas & Hawkes, cuya mayor semejanza morfológica entre sí que con respecto a otras especies, se interpretó

como un indicio de su mayor relación evolutiva (Giannattasio y Spooner, 1994).

La evolución de plantas bajo domesticación puede ser caracterizada por el análisis de las mayores tendencias de cambio morfológico, fisiológico y genético de las especies silvestres, que permitan el entendimiento de los patrones de variación de las especies bajo cultivo. El primer paso en el estudio de la domesticación es la identificación de las especies progenitoras de las cultivadas (Zohary y Hopf, 1988). Además de la taxonomía convencional, el análisis multivariable (p.ej. agrupamiento y ordenación) ha sido aplicado a datos morfológicos y genéticos para comparar las especies domesticadas con sus progenitores silvestres hipotéticos (Potter y Doyle, 1992; Colunga-García M., 1998). Dado que los estudios fenéticos incluyen el análisis de los patrones de semejanza entre organismos, los taxa más estrechamente relacionados son aquellos que comparten características más semejantes entre sí que con respecto a otros (Duncan y Baum, 1981). Con base en lo antes mencionado, con el uso de métodos numéricos se esperaría que los variantes cultivadas se agrupen estrechamente con sus parientes silvestres más cercanos. Estas consideraciones son importantes en el caso de *D. metel*, debido al limitado número de estudios de esta naturaleza en el género *Datura*, pues en la mayoría de las investigaciones efectuadas se han analizado poblaciones de fuera de las áreas geográficas naturales del género y no procedentes de su área de distribución natural. Dado que los análisis morfométricos demostraron que la mayor semejanza morfológica de *D. metel* es con *D. inoxia*, y luego en menor grado con *D. wrightii* y *D. lanosa*, y en mucho menor con las otras especies estudiadas, es

razonable concluir que muy probablemente *D. inoxia* es la especie progenitora de *D. metel*. En forma análoga, un análisis morfométrico acerca del origen y domesticación de *Solanum aethiopicum* L. (scarlett egg plant), corroborado mediante análisis cladísticos (Lester y Niakan, 1986; Lester *et al.*, 1986), demostró su mayor semejanza morfológica con la especie silvestre *Solanum anguivi* Lam. que con *S. violaceum* Ort.; en consecuencia, los autores concluyeron que *S. anguivi* es la progenitora de *S. aethiopicum*.

El proceso de domesticación involucra una serie de modificaciones en la morfología, genética, fisiología y sistema de reproducción de la planta domesticada, en comparación con sus parientes silvestres (Hawkes, 1983; Zohary, 1984; Heiser, 1988; Harlan, 1992). Con base en estas aseveraciones y admitiendo que *D. inoxia* es el progenitor de *D. metel*, es posible elaborar un esquema de los cambios morfológicos que han ocurrido en la evolución de *D. metel* bajo domesticación. El tallo de *D. metel* cambió a verde oscuro y en algunos casos a morado-oscuro, y se hizo más lignificado. Las hojas se redujeron en tamaño y en pubescencia hasta llegar a ser glabras. El cáliz se hizo más corto, mientras que los verticilos de la corola se incrementaron en dos o tres series (según el cultivar). El color de la corola se diversificó de blanco a blanco-azul o blanco-morado. También se incrementó el período de antesis, desde unas pocas horas en la noche a casi una semana. Otras estructuras reproductivas decrecieron en tamaño, tal como la longitud de los estambres y los filamentos. Las espinas del fruto decrecieron en tamaño y número hasta volverse tuberculados. Las semillas se redujeron en su longitud y ancho. En el

Cuadro 2.6 se presenta un resumen de los caracteres de *Datura metel* relacionados con su proceso de domesticación

El móvil de la selección de *Datura metel* es el valor ornamental de las flores por lo que la flor es el principal órgano de la planta que ha sufrido modificación y variación genética en *D. metel*, como una respuesta a la presión selectiva para incrementar su vistosidad; esto se refleja en un mayor número de verticilos de la corola y de su variedad de colores, y en el incremento de la duración de la antesis y de la flor, tanto en la noche como en el día. Estos cambios son la consecuencia lógica del proceso de domesticación de una planta ornamental. Normalmente, la estructura de la planta considerada de utilidad ha sido modificada drásticamente por efecto de la domesticación (Hawkes, 1983; Harlan, 1992). Patrones de modificaciones semejantes pueden ser observadas en el tamaño de las hojas de la especie cultivada *Sphenostylis stenocarpa* (Hochst. ex A. Rich) Harms, la cual ha sido seleccionada para producir plantas más robustas (Potter y Doyle, 1992). En solanáceas, el patrón de cambios morfológicos como consecuencia del proceso de domesticación ha sido registrado en chile, *Capsicum* (Pickersgill et al., 1979), en jaltomata, *Jaltomata procumbens* (Cav.) J.L. Gentry (Davis y Bye, 1982) y en tomate *Physalis philadelphica* Lam. (Hudson, 1986; Montes et al., 1991).

Aun cuando el parentesco filogenético no puede ser definido mediante el análisis fenético, los resultados derivados del presente análisis morfométrico proporcionan una base para aseverar que *D. metel* es producto de la evolución bajo domesticación de poblaciones de *D. inoxia*, de acuerdo con las siguientes



evidencias: a) la gran semejanza de estas especies en un conjunto de caracteres morfológicos; b) su afinidad taxonómica; y c) su proximidad geográfica. En capítulos subsecuentes de esta tesis se presentan otras fuentes de datos que fortalecen esta aseveración.

## CONCLUSIONES

El análisis morfométrico efectuado para determinar las relaciones taxonómicas de *Datura* sección *Dutra*, con el uso de técnicas multivariantes de agrupamiento y ordenación, permitió definir que las especies estudiadas de dicha sección se ubican en tres grupos. Los caracteres más útiles para definir a los grupos son: la longitud de la antera, la textura de la testa de la semilla, la dehiscencia del fruto, la longitud de la corola, la longitud de los lóbulos del cáliz, la longitud de los estambres y la longitud de la hoja.

El análisis fenético efectuado entre las especies mexicanas de *Datura* sección *Dutra* ha sido importante para diferenciar los taxa.

La mayor semejanza de la especie cultivada *Datura metel* es con la silvestre *D. inoxia*, según lo demuestran los resultados del análisis morfométrico.

Con base en los caracteres morfológicos, puede aseverarse que *D. metel* fue domesticada para usos ornamentales a partir de poblaciones de *D. inoxia* del sureste de México o de Centroamérica.

Cuadro 2.6. Caracteres de *Datura metel* relacionados con su proceso de domesticación

---

1. Morfológicos	
a) Gigantismo	Flores con más del doble en longitud (15-20 cm) que las de otras especies (4-10 cm).
b) Corola	<i>D. metel</i> presenta variación en el color de la corola desde blanco en <i>D. metel</i> var. <i>muricata</i> , a blanco internamente y morado externamente en <i>D. metel</i> var. <i>fastuosa</i>
c) Tallo	Verde en la var. <i>muricata</i> y morado en la var. <i>fastuosa</i> .
d) Flor	Doble o triple, pues la corola se dispone en dos a tres verticilos que aparentan ser una corola doble o triple.
d) Hábito de crecimiento	Herbáceo a semiarbusivo.
e) Espinas	Las espinas del fruto de <i>D. metel</i> están muy reducidas, son suaves y tienen la base amplia, algunas poblaciones tienen fruto tuberculado.
2) Fisiológicos	
a) Germinación	En pruebas de invernadero, las semillas de <i>D. metel</i> germinan más uniformemente y en menor tiempo que las de otras especies silvestres de <i>Datura</i> .



Apéndice 1.2. Localidades, colectores y números de recolecta de las poblaciones de *Datura* sección *Dutra* consideradas en este estudio

---

***Datura metel* var. *muricata*.** 1. Holcá, Izamal, Yuc. (M. Luna C 1001, V. Fuentes y F. Basurto) 2. Chichimila, Valladolid, Yuc. (M. Luna C. 1002, V. Fuentes y F. Basurto) 3. Ciudad de Chetumal, Q.Roo. (M. Luna C. 1006, V. Fuentes y F. Basurto). 4. Santa María Huamelula, Salina Cruz, Oax. (M. Luna C. 1029, V. Fuentes y F. Basurto).

***Datura metel* var. *fastuosa*:** 5. Ciudad de Chetumal, Q.Roo. (M. Luna C. 1004, V. Fuentes y F. Basurto). 6. San Mateo del Mar, Oax. (M. Luna C. 1026, V. Fuentes y F. Basurto). 7. Colonia San Pablo, San Mateo del Mar, Oax. (M. Luna C. 1027, V. Fuentes y F. Basurto). 8. Santa Rosa, Cintalapa, Chis. (M. Luna C. 1012, V. Fuentes y F. Basurto).

***Datura innoxia*:** 9. Tixcacalcupul, Valladolid, Yuc. (M. Luna C. 1003, V. Fuentes y F. Basurto). 10. Ciudad de Chetumal, Q.Roo. (M. Luna C. 1005, V. Fuentes y F. Basurto). 11. Santa Rosa, Cintalapa, Chis. (M. Luna C. 1013, V. Fuentes y F. Basurto). 12) Niltepec, Oax. (M. Luna C. 1016, V. Fuentes y F. Basurto). 13. 1 Km del puente Juchitán, Juchitán, Oax. (M. Luna C. 1021, V. Fuentes y F. Basurto). 14. Concá, Qro. (R. Bye 19024, M. Luna C. y C. Díaz). 15. Puente de Concá, Arroyo Seco, Qro. (R. Bye 19031, M. Luna C. y C. Díaz). 16. 16 Km al N de Gómez Palacio, Dgo. (R. Bye 14962). 17. Enrique Estrada, Zac. (R. Bye 15068).

Apéndice 1.2. Continuación

---

***Datura inoxia***: 18) El Aguaje, Chihuahua, Chih. (R. Bye 15816). 19. 31 Km al N de Zacatecas, entronque de carreteras MEX 45-MEX 49, Zac. (R. Bye 16001). 20. Casas Grandes, Chih. (R. Bye 19372).

***Datura discolor***: 21. Bajo el Puente de Juchitán, Juchitán, Oax. (M. Luna C. 1019, V. Fuentes y F. Basurto). 22. San Mateo del Mar, Oax. (M. Luna C. 1025, V. Fuentes y F. Basurto). 23. Carretera Salina Cruz, Oax.-Pochutla, Oax., entrada a Huatulco, Santa María Huatulco, Oax. (M. Luna C. 1031, V. Fuentes y F. Basurto). 24. A 1 Km del Puente Juchitán, Juchitán, Oax. (M. Luna C. 1022, V. Fuentes y F. Basurto). 25. Km 292 carretera Tehuantepec, Oax.-Salina Cruz, Oax, La Brecha, Tehuantepec, Oax. (M. Luna C. 1023, V. Fuentes y F. Basurto). 26. Concá, Qro. (R. Bye 19023, M. Luna C. y C. Díaz). 27. Puente de Concá, Arroyo Seco, Qro. (R. Bye 19032, M. Luna C. y C. Díaz). 28. Jalpan, Qro. (R. Bye 19004, M. Luna C. y C. Díaz). 29. Santa Rosa, Cintalapa, Chis. (M. Luna C. 1011, V. Fuentes y F. Basurto). 30. San Pedro Huilotepec, Tehuantepec, Oax. (M. Luna C. 1024, V. Fuentes y F. Basurto). 31. Santa María Huameiula, Salina Cruz, Oax. (M. Luna C. 1028, V. Fuentes y F. Basurto). 32 Escuela Superior de Agricultura, Universidad Autónoma de Sinaloa, Culiacán, Sin. (R. Bye 20624 y colaboradores). 33. Orillas del río Badiraguato-Humayo, Badiraguato, Sin. (R. Bye 20647 y colaboradores).

Apéndice 1.2. Continuación

---

***Datura discolor***: 34) 2 Km al NE de Bacubirito, Presa Bacurato, Sinaloa de Leyva, Sin. (*R. Bye 20680 y colaboradores*). 35. Bajahula, aproximadamente 11 Km al N de San Blas, El Fuerte, Sin. (*R. Bye 20709 y colaboradores*). 36. Aproximadamente 10 Km al S de la Presa Álvaro Obregón, Ciudad Obregón, Son. (*R. Bye 20757 y colaboradores*). 37. 28 Km. al N de Guaymas, Km 145 carretera MEX 15, aproximadamente 54 Km al S de la Estación de Microondas Las Avispas, Guaymas, Son. (*R. Bye 20760 y colaboradores*). 38. León Fonseca, Guasave, Sin. (*R. Bye 20699 y colaboradores*). 39. Km 233 carretera MEX 15, aproximadamente 17 Km al S del Arroyo La Poza, Hermosillo, Son. (*R. Bye 20762 y colaboradores*).

***Datura lanosa***: 40. Orilla del río Badiraguato-Humayo, Badiraguato, Sin. (*R. Bye 20643 y colaboradores*). 41. Al E del río Mocorito, Mocorito, Sin. (*R. Bye 20667 y colaboradores*) 42. Aproximadamente 11 Km carretera Los Mochis-Villa Ahome, El Fuerte, Sin. (*R. Bye 20705 y colaboradores*). 43. Bajahula, aproximadamente 11 Km al N de San Blas, El Fuerte, Sin. (*R. Bye 20708 y colaboradores*). 44. Aproximadamente 500 m al S de El Quinto, Villa Juárez, Son. (*R. Bye 20748 y colaboradores*).

***Datura pruínosa***: 45. S. F. Lachigolo, Oaxaca, Oax. (*R. Bye 11394*). 46. Camino a Jalpan, Tehuacán, Pue. (*R. Bye 13484*). 47. Valle de Vázquez, Tlaquiltenango, Mor. (*R. Bye 17057*). 48. Tlaquiltenango, Mor. (*R. Bye 17084*), 49. Tlaquiltenango, Mor. (*R. Bye 17085*).

Apéndice 1.2. Continuación

---

***Datura pruinosa***: 50. Tehuacán, Pue. (*R. Bye 20923*).

***Datura reburra***: 51. Culiacán, Sin. (*R. Bye 13332*). 52. Escuela Superior de Agricultura, Universidad Autónoma de Sinaloa, Culiacán, Sin. (*R. Bye 20625 y colaboradores*). 53. Fraccionamiento Humayo, orilla del río Humayo al NW de la ciudad de Culiacán, Culiacán, Sin. (*R. Bye 20629 y colaboradores*). 54. La Divisa, al NE de El Barrio camino a Sanalona, al lado S del río Humayo, Culiacán, Sin. (*R. Bye 20642 y colaboradores*). 55. 1 Km al S del río Mocorito, Mocorito, Sin. (*R. Bye 20662 y colaboradores*).

***Datura kymatocarpa***: 56. Iguala, Gro. (*R. Bye 16514*). 57. Iguala, Gro. (*R. Bye 16516*).

***Datura wrightii***: 58. Baja California (*R. Bye 20820*). 59. Baja California (*R. Bye 20843*)

---



## Phenetic analysis of *Datura* section *Dutra* (Solanaceae) in Mexico

MARIO LUNA CAVAZOS

Especialidad de Botánica, Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados, 56230 Montecillo, Estado de México, México

MEIJUN JIAO AND ROBERT BYE FLS\*

Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 México, DF, México

Received January 1999; accepted for publication January 2000

Phenetic analysis of morphological characters of taxa in the section *Dutra* of the genus *Datura* from native populations on mainland Mexico supported the recognition of seven species: *D. discolor*, *D. moxia*, *D. kymatocarpa*, *D. lanosa*, *D. metel*, *D. prunosa*, and *D. reburra*. These taxa aggregated into three large groups which shared similar anther length, seed surface texture, fruit dehiscence, corolla length, calyx lobe length, stamen length and leaf length. Based on the similarity of morphological characters, it is probable that the domesticated *D. metel* was derived from wild *D. moxia* in southern Mexico.

© 2000 The Linnean Society of London

ADDITIONAL KEY WORDS—domestication – morphometrics – taxonomy.

### CONTENTS

Introduction	493
Material and methods	495
Results	497
Cluster Analysis	497
Principal Component Analysis	497
Discussion	499
Conclusions	503
Acknowledgements	504
References	504
Appendix	506

### INTRODUCTION

The genus *Datura* L. was described by Linnaeus (1753) and later it was divided into four sections: *Brugmansia* (Pers.) Bernh., *Stramonium* (Tourn.) Bernh. (= *Datura*),

\* Corresponding author. E-mail: [rbye@mail.ibiologia.unam.mx](mailto:rbye@mail.ibiologia.unam.mx)



*Dutra* Bernh., and *Ceratocaulis* (Spach) Bernh. (Bernhardi, 1833). With only minor modifications, this classification has been followed by many taxonomists (Dunal, 1852; Bentham & Hooker, 1876; Durand, 1888; Safford, 1921; Satina & Avery, 1959). Taxonomic studies of the cultivated species of *Datura* have been based upon conventional monographic (DeWick, 1956).

The taxonomic and nomenclatural confusion in the genus *Datura* has been recognized in recent years (Barclay, 1959; Fosberg, 1959; Haegi, 1976). Also, the infrageneric classification of *Datura* has been subject to controversy. Based upon anatomical, morphological, ecological and genetic differences between *Datura* and *Brugmansia*, this latter taxon has been accepted at the level of a genus instead of a section (Lockwood, 1973). As a consequence, today the genus *Datura sensu stricto* is considered to include 10 to 12 species distributed in three sections (Symon & Haegi, 1991).

There have been different opinions with respect to the number of species in the section *Dutra*. This section has perennial plants with pendent, spiny fruits and is different from sections *Datura* and *Ceratocaulis*, which are annual herbs with erect, spiny fruits or with pendent, spineless fruits, respectively. Based upon genetic studies of plants under cultivation (Satina & Avery, 1959), six species in this section were recognized: *D. pruinosa* Greenm., *D. leichhardtii* F. Muell. ex Benth., *D. meteloides* Dunal in DC., *D. inoxia* Mill., *D. discolor* Bernh., and *D. metel* L. More recent studies recognize ten species in the section *Dutra*: *D. discolor*, *D. inoxia*, *D. kymatocarpa* A.S. Barclay, *D. lanosa* A.S. Barclay ex Bye, *D. leichhardtii*, *D. metel*, *D. pruinosa*, *D. reburra* A.S. Barclay, *D. velutinoso* V.R. Fuentes, and *D. wrightii* Regel (Barclay, 1959; Fuentes, 1980; Hammer, Romeike & Tittel, 1983; Bye, 1986). *Datura meteloides* is a synonym of *D. inoxia* (Barclay, 1959). Three species, *D. ferox* L., *D. quercifolia* HBK. and *D. stramonium* L., make up section *Datura* while section *Ceratocaulis* is monospecific with *D. ceratocaula* Ortega.

*Datura* plants are economically important sources of such tropane alkaloids as atropine, hyoscyamine, scopolamine, meteloidine, apohyoscyne, apotropine and tropine (Leete, 1959; Schultes, 1979; Bye, Mata & Pimentel, 1991; Dethier, Demeyer & Cordier, 1993) which are the bioactive compounds in traditional medicinal preparations as well as pharmaceutical products (Leete, 1959). These alkaloids act upon the nervous system producing delirium and, hence, have been employed as hallucinogens (Schultes & Hofmann, 1980). In addition, some species have been grown horticulturally (Heiser, 1984). *Datura metel* with its attractive flowers is cultivated as an ornamental plant in Mexico as well as in various countries elsewhere in the Americas, Europe, Africa and Asia.

Based upon field studies, the species of the section *Dutra* that we recognize as native to mainland Mexico are: *D. discolor*, *D. inoxia*, *D. kymatocarpa*, *D. lanosa*, *D. metel*, *D. pruinosa*, and *D. reburra*. Although originally thought to be from Asia (Linnaeus, 1753), *D. metel* is now considered to be of New World origin. Two taxa of the section *Dutra* have their principal natural geographic ranges outside the mainland of Mexico; *D. wrightii* and *D. velutinoso* are not included in this study because their geographic distributions are centred in southwestern United States of America and Cuba, respectively. *Datura leichhardtii*, an Australian taxon, is considered conspecific with *D. pruinosa* (Symon & Haegi, 1991).

In order to advance the knowledge of Mexican biodiversity and germplasm of cultivated plants and their wild relatives, taxonomic relationships among these species of mainland Mexico need to be established. Data for this type of study

include those from the fields of genetics, cytogenetics, phytogeography, history and analysis of morphological characters. In relation to the last field, the application of numerical taxonomic methods to phenetic data has been useful in analysing variations between populations and the relationships among species (Duncan & Baum, 1981; Crisci & López-Armengol, 1983). Analyses of the similarities among OTUs (Operational Taxonomic Units), in terms of the characters analysed, have employed the techniques of cluster analysis and principal component analysis (Radford, 1986; Sokal, 1986).

Numerical taxonomy in the Solanaceae has been applied to various taxa of *Solanum* L. (Schilling, 1981; Spooner & van den Berg, 1992; van den Berg & Spooner, 1992; Giannattasio & Spooner, 1994) and taxa of *Capsicum* L. (Pickersgill, Heiser & McNeill, 1979). In the case of *Datura*, cluster analysis and principal component analysis were used to study the relationships among taxa of *Datura* and *Brugmansia* cultivated in Cuba (Fuentes *et al.*, 1986; Xiqués *et al.*, 1986).

Most taxonomic studies of *Datura* have been based upon specimens from cultivated plants rather than upon samples collected from the wild within the species' native geographic ranges. The objectives of the present study were to: (a) analyse the differences among the species of the section *Dutra* on the Mexican mainland based upon morphological characters, (b) determine which characters contribute to a clear separation of the taxa, and (c) evaluate an hypothesis for the origin of *D. metel*. This report focuses on the morphological evidence. Another paper will present the genetic evidence based upon isozyme studies.

#### MATERIAL AND METHODS

In order to select sites for the collection of specimens from natural populations, various floristic references were reviewed as well as herbarium specimens (see list of herbaria in the acknowledgements). Samples of eight taxa of *Datura*, namely *D. discolor*, *D. inoxia*, *D. kymatocarpa*, *D. lanosa*, *D. metel* var. *fastuosa* (Bernh.) Danert, *D. metel* var. *muricata* Danert, *D. pruinosa*, and *D. reburra*, were collected from the states of Chiapas, Chihuahua, Durango, Guerrero, Morelos, Oaxaca, Puebla, Queretaro, Quintana Roo, Sinaloa, Sonora, Yucatan and Zacatecas (Fig. 1). Collection localities 1 through 57 are listed in the Appendix. The collections were taken from 57 populations of the following taxa: *D. discolor* (21–39), *D. inoxia* (9–20), *D. kymatocarpa* (56–57), *D. lanosa* (40–44), *D. metel* var. *fastuosa* (5–8), *D. metel* var. *muricata* (1–4), *D. pruinosa* (45–50), and *D. reburra* (51–55). From each population, five to ten herbarium specimens were collected along with data on the morphological aspects of the plant. In addition, at least ten sets of leaves, fruits, seeds, flowers were collected randomly from each population for quantitative morphological analysis. The leaves and seeds were dried but the fruits and flowers were preserved in 70% alcohol with glycerin. The specimens are deposited in MEXU and duplicates will be distributed in the future.

For morphological analysis of the plants, 39 characters were selected. Of these, 28 characters, including proportions, were quantitative and 11 were qualitative; there were 11 vegetative and 28 reproductive characters, as defined in Table 1. Measurements were taken from five to ten individuals per population and the means were used. Thus the raw data matrix comprised 39 character states for each of 57 OTUs.

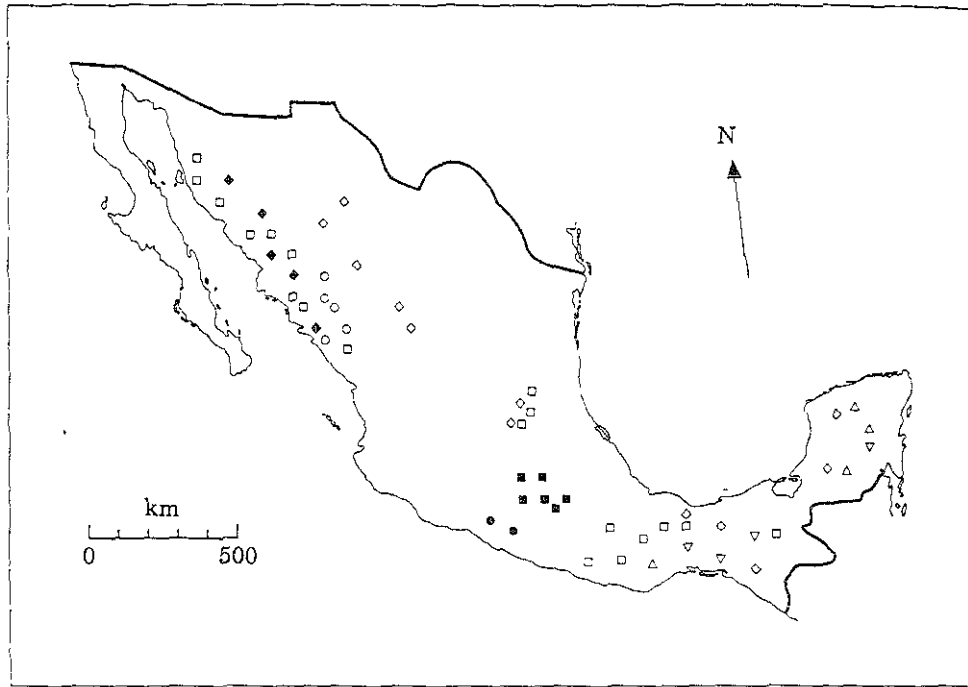


Figure 1. Distribution map of *Datura* section *Dutra* populations used in the study: *D. discolor* (□), *D. moxia* (◇), *D. kymatocarpa* (●), *D. lanosa* (◆), *D. metel* var. *fastuosa* (▽), *D. metel* var. *muricata* (△), *D. prunosa* (■), and *D. reburra* (○)

TABLE 1. Characters included in the phenetic analysis of *Datura* section *Dutra*.

---

(1) Leaf length (cm) (LOHO). (2) Leaf width (cm) (ANHO). (3) Ratio LOHO/ANHO (4) Leaf margin (1 = smooth, 2 = dentate) (MAHO) (5) Blade leaf pubescence (1 = glabrous, 2 = scarce, 3 = dense) (PUHO). (6) Pubescence of leaf vein (1 = glabrous; 2 = scarce, short hairs; 3 = dense, short hairs; 4 = very dense, short hairs; 5 = dense, long hairs; 6 = very dense, long hairs) (PNHO). (7) Leaf silhouette (cm) (SIHO). (8) Leaf perimeter (cm) (PRHO) (9) Ratio PRHO/SIHO (PSHO). (10) Leaf shape (1 = ovate, 2 = triangular-ovate) (FOHO). (11) Leaf blade length (cm) (LPHO). (12) Leaf petiole length (cm) (LOPE) (13) Calyx length (cm) (LOCA) (14) Calyx width (cm) (ANCA). (15) Calyx lobe length (cm) (LLCA) (16) Calyx lobe width (cm) (ALCA). (17) Ratio LLCA/ALCA (RLAL). (18) Ratio LLCA/LOCA (RLCA) (19) Calyx pubescence (1 = glabrous, 2 = scarce to dense, short hairs, 3 = very dense, short hairs, 4 = scarce to dense, long hairs; 5 = very dense, long hairs) (PUGA). (20) Corolla length (cm) (LOCO) (21) Corolla apex length (cm) (LACO) (22) Corolla apex width (cm) (AACO). (23) Corolla colour (1 = white, 2 = white-purple, 3 = white-blue) (COCO). (24) Stamen length (cm) (LOES). (25) Anther length (cm) (LOAN) (26) Filament length (cm) (LOFI) (27) Ratio LOFI/LOCO (RFCO). (28) Style length (cm) (LEST). (29) Stigma length (cm) (LONL). (30) Fruit length (cm) (LOFR). (31) Fruit width (cm) (ANFR) (32) Fruit spine length (cm) (LEFR) (33) Fruit dehiscence (1 = regular, 2 = irregular) (DEFR) (34) Fruit pubescence (1 = scarce, very short hairs; 2 = dense, short hairs; 3 = very dense, short hairs; 4 = dense, long hairs) (PUFR). (35) Seed length (cm) (LOSE) (36) Seed width (cm) (ANSE). (37) Seed colour (1 = pale brown, 2 = black, 3 = yellow) (COSE). (38) Seed shape (1 = ovate, apex curvate, 2 = egg-shaped, 3 = reniform) (FOSE). (39) Seed coat (1 = smooth, 2 = rugose, 3 = muricate) (SUSE).

---

Based upon the data obtained, phenetic analysis was carried out using cluster analysis (CA) and principal component analysis (PCA). The values for each character were standardized and the resulting matrix was used to calculate the distance coefficient between each pair of OTUs using the Average Taxonomic Distance Coefficient, which is a variation of the Euclidean Distance Coefficient (Dunn & Everitt, 1982). From the matrix of the similarity coefficients, clustering was achieved

by applying the unweighted pair-group method using arithmetic averages (UPGMA) and later represented in the phenogram. Lastly, the cophenetic correlation coefficient between the similarity matrix and the phenogram was calculated to estimate the representativity of the phenogram.

Principal component analysis was also carried out to examine the dispersal of the OTUs. Initially, the correlation matrix of the characters was generated, the values of which were standardized and the eigenvalues were calculated. Only the first three components were considered to explain the pattern of variation among the OTUs. Both types of analysis were carried out using the program NTSYS-pc (Rohlf, 1993; version 1.8).

## RESULTS

### *Cluster Analysis*

The phenetic relationships among the OTUs of *Datura* studied are presented in the phenogram (Fig. 2). Five main clusters are observed at the 1.2 level. The first cluster is composed of *D. metel*, *D. inoxia*, and *D. lanosa* and consists of two distinct subclusters: one being *D. lanosa* and the other including *D. inoxia* and *D. metel*. The latter subcluster includes two species-specific branches with exception of two populations of *D. inoxia* from the Yucatan region that cluster beside *D. metel*. The two varieties of *D. metel* (var. *fastuosa* and var. *muricata*) do not assort into separate clusters, but are intermingled. The second and third main clusters consist of *D. discolor* and *D. pruinosa* with each taxon clearly separated from the other. Not all the samples from the same state are grouped together; the pattern distinguishes to some extent the Oaxacan populations of *D. discolor* on the Pacific slope from those on the Gulf of Mexico–Caribbean slope. The fourth and fifth main clusters, having the least similarity with the previous three, contain *D. reburra* and *D. kymatocarpha*, respectively. At the level of 1.5, three major groups (clusters 1, 2–3 and 4–5) are apparent.

The cophenetic correlation coefficient between the distance matrix and the phenogram is  $r=0.85$ , which indicates a good representation of the similarity matrix in the phenogram (Crisci & López-Armengol, 1983).

### *Principal Component Analysis*

The samples representing seven species form six distinct clusters which, in turn, make up three major groups in the ordination of the first and second PC axes which together explain 60.9% of the variation (Fig. 3). The first group consists of *D. lanosa*, *D. inoxia* and *D. metel*. The second group consists of *D. discolor*, *D. pruinosa* and *D. kymatocarpha*. One species, *D. reburra*, forms the third group which is isolated from the others. The first group is separated from the other two along the first axis while the third group is separated from the others along the second axis. Within the first group, the populations of *D. metel* are nested beside those of *D. inoxia* and all of these, in turn, are adjacent to *D. lanosa*. In group two, *D. discolor*, *D. pruinosa* and *D. kymatocarpha* are aligned sequentially. The third axis does little more than separate the more pubescent species *D. pruinosa* and *D. lanosa* from the rest (Fig. 4).



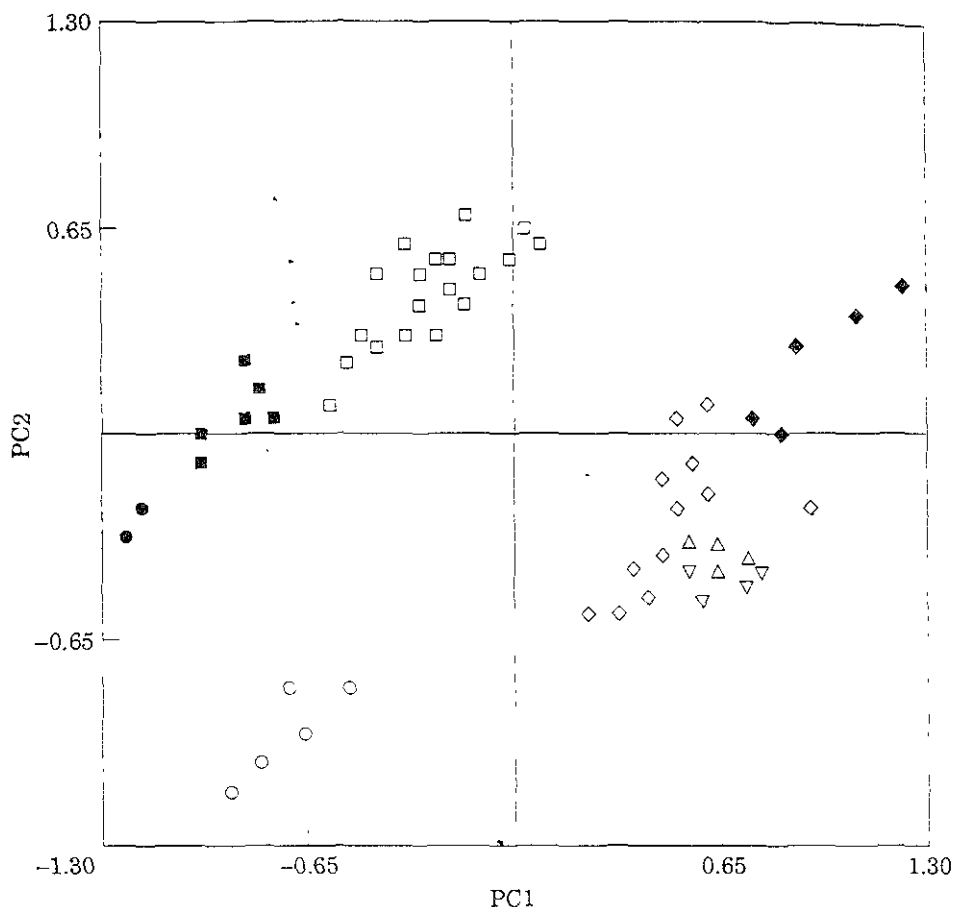


Figure 3. Plot of principal components 1 and 2 for species of *Datura* section *Dutra*: *D. discolor* (□), *D. inoxia* (◇), *D. kymatocarpa* (●), *D. lanosa* (◆), *D. metel* var. *fastuosa* (▽), *D. metel* var. *mucata* (△), *D. prunosa* (■), and *D. reburra* (○).

The first three principal components (PC) explain 71.2% of the total variation with 40.4%, 20.5% and 10.3% for the respective axes. In the case of the first PC, the characters with greater values were anther length (LOAN 0.93), texture of seed testa (SUSE 0.90), type of fruit dehiscence (DEFR 0.88), corolla length (LOCO 0.86), calyx length (LOCA 0.84), calyx width (ANCA 0.83), calyx lobe length (LLCA 0.83), stamen length (LOES 0.80), and leaf length (LOHO 0.80). The major variables for the second PC included fruit pubescence (PUFR 0.84), seed length (LOSE -0.78), leaf length/width ratio (LAHO -0.75), seed width (ANSE -0.73), filament length/corolla length ratio (RFCO 0.71), corolla colour (COCO 0.67), leaf shape FOHO 0.67, and leaf width (ANHO 0.62). The most important features of the third PC were calyx pubescence (PUCA 0.81), leaf lamina pubescence (PUHO 0.77), leaf vein pubescence (PNHO 0.74), and calyx lobe/calyx length ratio (RLCA 0.57).

#### DISCUSSION

This phenetic study has validated the taxonomic integrity of the seven species of *Datura* section *Dutra* on the mainland of Mexico. Two species, *D. kymatocarpa* and *D.*

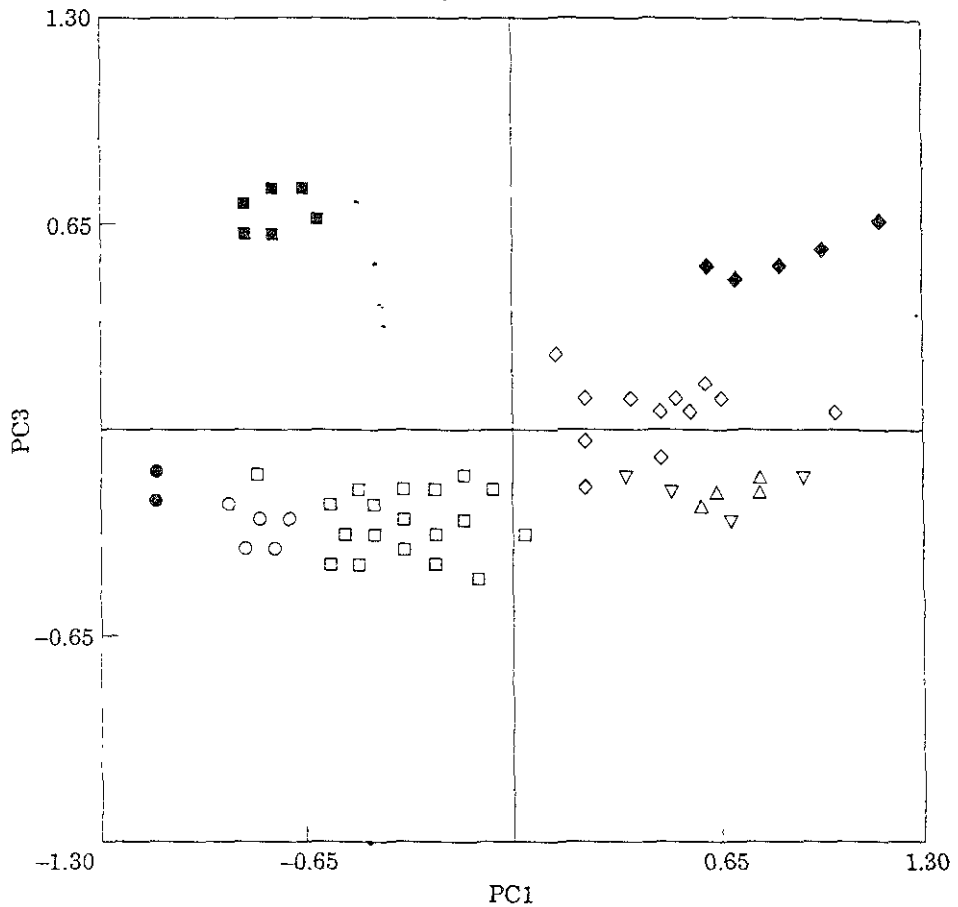


Figure 4. Plot of principal components 1 and 3 for species of *Datura* section *Dutra*: *D. discolor* (■), *D. inoxia* (◇), *D. kymatocarpa* (●), *D. lanosa* (◆), *D. metel* var. *fastuosa* (▽), *D. metel* var. *muricata* (△), *D. prunosa* (■), and *D. reburra* (○)

*reburra* which previously had been reduced to synonymy under *D. discolor* based upon morphological features of plants cultivated in Germany (Hammer *et al.*, 1983), are reinstated based upon our study. Of special interest in the section *Dutra* is the relationship of *D. metel* of Mexico with a potential progenitor species. Given that *D. metel* has been cultivated for medicinal, ritual and ornamental uses around the world since its introduction from the New World (Symon & Haegi, 1991), it is important to first compare this taxon with others in the area of diversity and origin of the genus (i.e. mainland Mexico) before studying the infraspecific variation of *D. metel* of cultivated populations around the world. Thus the phenetic relationship of *D. metel* to any other species may provide insights into the evolution of this domesticated species.

The groupings found in the CA (Fig. 2) agree in general with ordination using PCA (Fig. 3) in that all the species are readily separated. Nevertheless, *D. metel*, *D. inoxia* and *D. lanosa* are associated. These three species are effectively separated from the other taxa by larger anthers (1.0–1.6 cm), smoother seed surfaces, irregularly dehiscent fruits, larger corolla (13–17 cm), larger calyx (5.7–11.1 cm), and longer leaves (10–18 cm) than the other species studied of the section *Dutra*. Of the other groups, *D. discolor* differs from the remaining species due to longer corolla, calyx

and leaves. Along the second axis, *D. reburra* is separated from *D. discolor* by its pubescent fruit. The dimensions of the seeds also differentiate between taxa, with *D. discolor* having the smallest seeds (0.31–0.38 cm long, 0.24–0.29 cm wide) and *D. reburra* possessing the largest seeds (0.58–0.60 cm long, 0.43–0.45 cm wide).

*Datura metel* is most similar to *D. inoxia* and also *D. lanosa*, as seen by the results of CA and PCA. However, *D. metel* and *D. inoxia* group together first with a similarity distance of 1.06, while *D. lanosa* is less similar at a distance of 1.15 (Fig. 2). Also, it is of interest to note that the two populations of *D. inoxia* from the Yucatan region are connected to the branches of *D. metel* just before all of these are linked to the other mainland populations of *D. inoxia*. Given that the function of CA is to cluster the OTUs that are most similar (i.e. with the most similar ones having the least dissimilarity distance values) (Romesburg, 1984), we can conclude that the greatest morphological relationship of *D. metel* is with *D. inoxia*. The PCA (Figs 3 & 4) support the general pattern of relationship seen in the phenogram. Even though *D. lanosa* is associated with the group including *D. metel* and *D. inoxia*, populations of these latter species are clustered together and are separate from those of *D. lanosa* (Fig. 3). This pattern is confirmed in a subsequent analysis (PC 1 & 3, Fig. 4) with *D. lanosa* further away from the other two taxa due to its greater pubescence on the leaves and calyx. The multivariate analysis of this study confirms that the populations of *D. metel* and those of *D. inoxia* are more similar among themselves than with any other species. This type of interpretation is supported by similar studies among the Solanaceae. For instance, greater morphological similarity between *Solanum megistacrolobum* Bitter and *S. toralapanum* Cárdenas & Hawkes than with other species indicates a closer evolutionary relationship between these two taxa (Giannattasio & Spooner, 1994).

This similarity between *D. metel* and *D. inoxia* contrasts with the results of a Cuban study using 14 taxa, 17 morphological characters, and 13 biochemical variables (Fuentes *et al.*, 1986). *Datura metel* was weakly related with other species of the section *Dutra*. However, *D. discolor* rather than *D. inoxia* was more similar to *D. metel*. A related investigation (Xiqués *et al.*, 1986) corroborated the results of Fuentes *et al.* (1986) and differentiated *D. metel* from the other herbaceous species based upon corolla and pericarp characteristics.

The populations of both varieties of *D. metel* (var. *fastuosa* and var. *muricata*) cluster together (Figs 2–4) suggesting that they are very similar; the colour of the corolla (white with purple in case of var. *fastuosa* and white for var. *muricata*) separates them. These results differ from those of Pandeya & Bhatt (1989) who studied four forms of *D. metel* that grow in India. Based upon five morphological characters and one isozyme (peroxidase system), they recognized four distinct genotypes. Their ecotaxonomic study concluded that the forms were *D. metel*, *D. fastuosa* L. and two new taxa, *D. metel* var. *viola* S. C. Pandeya & A. B. Bhatt and *D. nanakii* S. C. Pandeya & A. B. Bhatt. However, because their study used corolla characters that are subject to artificial selection and only one isozyme, we consider their four genotypes merely as cultivars of *D. metel*. In the case of Mexico, the two corolla colour varieties do not separate clearly in our CA and PCA study. Therefore, the following comments on *D. metel* refer to both of our infraspecific taxa.

In general, *D. metel* presents characteristics of a domesticated species with the morphological features reflecting its importance for ornamental purposes. Five varieties are recognized, primarily based upon different colours and numbers of the corollas (Hammer *et al.*, 1983). The flowers of wild *Datura* species are ephemeral (i.e. normally open for one night only before the corolla abscises) and the corolla is



white, thin, and single. In contrast, the flowers of *D. metel* remain open for up to a week and the corolla varies in colour from white to deep purple. It is thick and may be double or triple (i.e. an additional set or two of sympetalous corolla). In addition, the fruits of the wild species of this section have spines that protect capsules from premature predation, while those of *D. metel* have inoffensive tubercles. Regrowth of the perennial wild species originates from the top of the thick root below the ground. In contrast, the new growth of *D. metel* arises from the stem base; the woody portion of the stems is used to propagate vegetatively these ornamentals in the home gardens of southern Mexico. Hence, humans have selected *D. metel* for mutants producing longer flowering plants, diverse corolla forms, less aggressive fruits, and vegetative propagation.

Domesticated plants have evolved under human selection for morphological, physiological and genetic characteristics that differ from those of the wild relatives. The first step in the study of domestication is the identification of progenitor species (Zohary & Hopf, 1988). In addition to conventional taxonomy, multivariate analysis (e.g. CA and PCA) has been applied to morphological and genetic data to compare domesticated species with their putative wild progenitors (Zohary & Hopf, 1988). Given that the phenetic study includes the analysis of the patterns of similarity among organisms, the more closely related taxa are considered to be those that share more similar characteristics among themselves than with other taxa. Hence numerical taxonomy is a useful tool for detecting patterns of variation among populations and relationships among species (Duncan & Baum, 1981). A cultivated species would be expected to group closely with its wild ancestor as seen in the phenetic analysis of the origin and domestication of scarlet egg plant (*Solanum aethiopicum* L.) that was corroborated with cladistic analysis (Lester & Niakan, 1986; Lester *et al.*, 1986). The results using CA and PCA indicated a major similarity between this cultivated taxon and the wild species *S. anguivi* Lam. and less similarity with *S. violaceum* Ortega. Consequently the authors concluded that the former species is the progenitor of the *S. aethiopicum*.

Also, geographic distribution of the species should be taken into consideration along with the analysis of similarities and differences of morphological characteristics as a basis for evaluating relationships among taxa (Radford *et al.*, 1974). Phyto-geographic data along with botanical and genetic information are necessary for defining the origin, variability and evolution under domestication of cultivated species (Harlan, 1992). *Datura metel* and *D. innoxia* are sympatric in the more humid, tropical southeast Mexico and have the greatest morphological similarity. The next species that shares similar characteristics is *D. lanosa*, but it is found far to the northwest in much drier environments on the Pacific slope. In addition, two populations of *D. innoxia* (OTUs in positions 9 and 10 from the top of Fig. 2) are slightly more similar to *D. metel* and grow on the Caribbean side of Mesoamerica which may be the prehispanic source area of the cultivated *D. metel*, if we accept Symon & Haegi's (1991) argument on the New World origin of *Datura*.

The close genetic relationship between *D. metel* and *D. innoxia* is suggested by the results of artificial hybridization between these species. Using *D. metel* as the female parent, only the crosses with *D. innoxia* and *D. meteloides* (a synonym of *D. innoxia*; Barclay, 1959) produced sporadic hybrids (Satina, 1959). No hybrids were produced from other crosses of *D. metel* (as male and female parents) with other species. In addition, the genetic similarity between *D. metel* and *D. innoxia* was shown by the high

proportion of homologous chromosomes in the  $F_1$  hybrid of these two species (Satina, 1959).

The process of domestication involves a series of modifications in the domesticated plant's morphology, genetics, physiology and reproductive system in comparison to its wild relatives (Hawkes, 1983; Zohary, 1984; Heiser, 1988; Harlan, 1992). Based upon these considerations and the conclusion that *D. innoxia* is the progenitor, because of the morphological similarity (genetic data supporting this conclusion will be presented in another paper), it is possible to elaborate the paradigm of morphological changes that gave rise to *D. metel*. The stem of the ancestral plants became more lignified and the colour changed to a dark green and, in some cases, purple. The leaves decreased in size (in particular the length/width ratio) and lost pubescence to become glabrous. The calyx shortened while the series of sympetalous corollas increase in number from one to two or three (depending upon the cultivar). The colour of the corolla diversified from white to that of white-purple to a deep purple. The purple colour is known to be incompletely dominant over white (Bergner, 1943). Also, the duration of anthesis increased in time from a few hours overnight to almost a week. Other reproductive structures decreased in size, such as the length of the stamens and the filaments. The number and size of spines of the fruit diminished until only a few tubercles are present. Seed size reduced in both length and width.

The main plant organ to undergo genetic modification and variation in *D. metel* is the flower, in order to increase its attractiveness through more corolla parts, more colour, and longer duration (both day and night). These changes are a consequence of the domestication process for an ornamental plant. Secondary changes in other parts are also noted in the fruits, seeds, leaves and stems. Normally, the part of the plant that is considered of main utility has been modified drastically during domestication as seen in the contrasting cultivars of *Brassica oleracea* L. with the modified edible parts such as the buds, inflorescences, leaves, stems and hypocotyls (Hawkes, 1983). Similar patterns of altered utilized components can be found in the larger leaves in the cultivated *Sphenostylis stenocarpa* (Hochst. ex A. Rich) Harms which was selected for more robust plants (Potter & Doyle, 1992). A secondary effect in this case was the increase in seed size. Within the Solanaceae, morphological changes of secondary importance as a consequence of the domestication process have been noted in chilli (*Capsicum*; Pickersgill *et al.*, 1979), jaltomata (*Jaltomata procumbens* (Cav.) J. L. Gentry; Davis & Bye, 1982), and husk tomato (*Physalis philadelphica* Lam.; Hudson, 1986; Montes, 1989).

Even though phylogenetic relationships cannot be deduced from phenetic analysis, the results from such an exercise provide a basis for concluding that *D. metel* is a product of domestication and is derived from populations of *D. innoxia*, given the strong similarity of a suite of morphological characteristics between them, their taxonomic affinity, and their geographic proximity. Supporting genetic analysis based upon 16 isozyme systems and cladistic analysis will be presented in future papers.

#### CONCLUSIONS

For the first time, samples from populations growing in the native mainland range of *Datura* were subjected to multivariate analysis to determine the phenetic

relationships in *Datura* section *Dutra*. The application of these techniques resulted in the recognition of the seven species that clustered into three to five large groups. The characters most useful in defining these groups are anther length, seed surface texture, fruit dehiscence, corolla length, calyx lobe length, stamen length, and leaf length. As a result of CA and PCA, *D. kymatocarpa* and *D. reburra* are recognized as species and removed from synonymy under *D. discolor*. Based upon overall morphological characters, it appears that *D. metel* was domesticated as an ornamental flower and was derived from southeastern Mexican–Central American populations of *D. innoxia*. This hypothesis will be examined using other data in future publications.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank Arthur S. Barclay, Fernando Chiang, Alfonso Delgado, Patricia Dávila, Victor Fuentes, Laurence Haegi, Sandra Knapp, Michael Nee, Guadalupe Palomino, and David Symon for their suggestions during the development of this study and helpful reviews. Also, an anonymous reviewer provided constructive criticism of the manuscript. A. Barclay, T. E. Lockwood, Timothy Plowman and Richard Evans Schultes provided the motivation to RB to conduct field investigation in the geographic centre of diversity of this ethnobotanically important genus. We acknowledge the bibliographic, field, and technical assistance of José Arellano, Francisco Basurto, Germán Bojórquez, Carlos Díaz, Raymundo García, Elia Herrera, Edelmira Linares, Rigoberto López, Gilberto Márquez, Miguel Ángel Martínez, Myrna Mendoza, Issac Reyes, Lourdes Rico, and Miguel Trejo. Financial support for this study was provided by the Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, and the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Project 088). Curators and staff at the following herbaria (as cited in Holmgren, Holmgren & Barnett, 1990) were most helpful with specimen loans and information: A, ASU, ARIZ, CICY, CHAPA, CHP, ENCB, FCME, GH, K, MEXU, MICH, MO, NMC, NY, POM, RSA, SD, SRSC, TEX, UC, UNM, US and XAL.

#### REFERENCES

- Barclay AS. 1959. New considerations in an old genus: *Datura*. *Botanical Museum Leaflets (Harvard University)* 18: 245–272.
- Bentham G, Hooker JD. 1876. *Genera Plantarum* Covent Garden: Reeve & Co.
- Bergner AD. 1943. Geographic distribution of chromosomal types in *Datura metel*. *American Journal of Botany* 30: 222–230.
- Bernhardi J. 1833. Über die Arten der Gattung *Datura*. *Trommsdorf Neues Journal für Pharmacie* 26: 118–158.
- Bye RA. 1986. *Datura lanosa*, a new species of *Datura* from Mexico. *Phytologia* 61: 204–206.
- Bye RA, Mata R, Pimentel J. 1991. Botany, ethnobotany and chemistry of *Datura lanosa* (Solanaceae) in Mexico. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 61: 21–42.
- Crisci JV, López-Armengol MF. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Washington, DC: Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.
- Davis T, Bye RA. 1982. Ethnobotany and progressive domestication of *Jaltomata* (Solanaceae) in Mexico and Central America. *Economic Botany* 36: 225–241.

- Dethier M, Demeyer K, Cordier Y. 1993. Cultivation of *Datura* species for scopolamine and hyoscyamine production in Burundi. *Acta Horticulturae* 331: 39-48
- DeWolf GP. 1956. Notes on cultivated Solanaceae. *Baileya* 4: 12-23.
- Dunal MF. 1852. Solanaceae. In: De Candolle A, ed. *Prodromus Systematic Naturalis Regni Vegetabilis*. Paris: Masson, 1-690.
- Duncan T, Baum BR. 1981. Numerical phenetics: its uses in botanical systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 337-49.
- Dunn G, Everitt BS. 1982. *An introduction to mathematical taxonomy* Cambridge. Cambridge University Press.
- Durand T. 1888. *Generum Phanerogamorum* London: Dulau & Co
- Fosberg FR. 1959. Nomenclatural notes on *Datura* L. *Taxon* 8: 52-57.
- Fuentes VR. 1980. *Datura velutinoso*: una nueva especie de Solanaceae para Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional (Cuba)* 1(1): 53-60.
- Fuentes V, Xiqués X, Sánchez J, Lera L, Cornide MT, Lima H, Alvarez M. 1986. Análisis multivariado en especies del género *Datura* L. s.l. *Revista del Jardín Botánico Nacional (Cuba)* 7: 19-29.
- Giannattasio RB, Spooner DM. 1994. A reexamination of species boundaries between *Solanum megistacrobium* and *S. toralapanum* (*Solanum* sect. *Petota*, series *Megistacrobola*): morphological data. *Systematic Botany* 19: 89-105.
- Haegi L. 1976. Taxonomic account of *Datura* L. (Solanaceae) in Australia with a note on *Brugmansia* Pers. *Australian Journal of Botany* 24: 451-435.
- Hammer K, Romeike A, Tittel C. 1983. Vorarbeiten zur monographischen Darstellung von Wildpflanzensortimenten: *Datura* L., sectiones *Dutra* Bernh., *Ceratocaulis* Bernh. et *Datura*. Kulturpflanze 31: 13-75.
- Harlan JR. 1992. *Crops and man* Madison, WI: American Society of Agronomy and Crop Science Society of America.
- Hawkes JG. 1983. *The diversity of crop plants* Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Heiser CB. 1984. The ethnobotany of the neotropical Solanaceae. *Advances in Economic Botany* 1: 48-52.
- Heiser CB. 1988. Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica* 37: 77-81
- Holmgren PK, Holmgren NH, Barnett LC. 1990. *Index herbariorum Part I: The herbaria of the world*. Bronx, NY: New York Botanical Garden.
- Hudson WD. 1986. Relationships of domesticated and wild *Physalis philadelphica*. In: D'Arcy WG, ed. *Solanaceae: Biology and systematics*. New York: Columbia University Press, 416-432.
- Leete E. 1959. The alkaloids of *Datura*. In: Avery AG, Satina S, Rietsema J, eds. *Blakeslee: The genus Datura*. New York: Ronald Press, 48-56
- Lester RN, Niakan L. 1986. Origin and domestication of the scarlet eggplant *Solanum aethiopicum* from *S. anguivi* in Africa. In: D'Arcy WG, ed. *Solanaceae: Biology and systematics*. New York: Columbia University Press, 433-456
- Lester RN, Hakiza JH, Stravropoulos N, Tixiera MM. 1986. Variation patterns in the African scarlet eggplant *Solanum aethiopicum* L. In: Styles BT, ed. *Intraspecific classification of wild and cultivated plants*. Oxford: Clarendon Press, 283-307.
- Linnaeus C. 1753. *Species Plantarum* Holmiae.
- Lockwood TE. 1973. Generic recognition of *Brugmansia*. *Botanical Museum Leaflets* (Harvard University) 23: 273-284.
- Montes S. 1989. Evaluación de los efectos de la domesticación sobre el tomate *Physalis philadelphica* Lam. Master Degree thesis. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.
- Pandeya SC, Bhatt AB. 1989. Ecotaxonomic considerations of *Datura metel* complex. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 64: 253-268.
- Pickersgill B, Heiser CB, McNeill J. 1979. Numerical taxonomic studies on variation and domestication in some species of *Capsicum*. In: Hawkes JG, Lester RN, Skelding AD, eds. *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. London: Academic Press, 679-700.
- Potter D, Doyle J. 1992. Origins of the African yam bean (*Sphenostylis stenocarpa*, Leguminosae): evidence from morphology, isozymes, chloroplast DNA, and linguistics. *Economic Botany* 46: 276-292.
- Radford AE. 1986. *Fundamentals of plant systematics*. New York: Harper & Row.
- Radford AE, Dickinson WC, Massey JR, Bell CR. 1974. *Vascular plant systematics*. New York: Harper & Row.
- Rohlf FJ. 1993. *NTSYS-pc, numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 1.8*. New York: Applied Biostatistics, Inc.

- Romesburg HC. 1984. *Cluster analysis for researchers*. Belmont, CA: Lifetime Learning Publications.
- Safford WE. 1921. Synopsis of the genus *Datura*. *Journal of the Washington Academy of Science* 11: 173-189.
- Satina S. 1959. Segmental interchanges and the species problem. In: Avery AG, Satina S, Rietsema J, eds. *Blakeslee: The genus Datura*. New York: Ronald Press, 220-234.
- Satina S, Avery AG. 1959. A review of the taxonomy history of *Datura*. In: Avery AG, Satina S, Rietsema J, eds. *Blakeslee: The genus Datura*. New York: Ronald Press, 16-47.
- Schilling E. 1981. Systematics of *Solanum* sect. *Solanum* (Solanaceae) in North America. *Systematic Botany* 6: 172-185.
- Schultes RE. 1979. Solanaceous hallucinogens and their role in the development of New World culture. In: Hawkes JG, Lester RN, Skelding AD, eds. *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. London: Academic Press, 137-160.
- Schultes RE, Hofmann A. 1980. *The botany and chemistry of hallucinogens*. Springfield, IL: Charles C Thomas, Publ.
- Sokal R. 1986. Phenetic taxonomy: theory and methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 423-442.
- Spooner DM, van den Berg RG. 1992. Species limits and hypotheses of hybridization of *Solanum berthaultii* Hawkes and *S. tarjense* Hawkes: morphological data. *Taxon* 41: 685-700.
- Symon DE, Haegi LAR. 1991. *Datura* (Solanaceae) is a new world genus. In: Hawkes JG, Lester RN, Nee M, Estrada N, eds. *Solanaceae III. Taxonomy, chemistry, evolution*. London: Academic Press, 197-210.
- van den Berg RG, Spooner DM. 1992. A reexamination of infraspecific taxa of a wild potato, *Solanum microdontum* (Solanum sect. *Petota*: Solanaceae). *Plant Systematics and Evolution* 182: 239-252.
- Xiqués X, Fuentes V, Lera L, Sánchez J, Cornide MT, Lima H, Alvarez M. 1986. Análisis multivariado en híbridos y progenitores del género *Datura* L. s.l. *Revista del Jardín Botánico Nacional (Cuba)* 7(3): 81-92.
- Zohary D. 1984. Modes of evolution in plants under domestication. In: Grant WF, ed. *Plant biosystematics*. Toronto: Academic Press, 579-586.
- Zohary D, Hopf M. 1988. *Domestication of plants in the Old World*. Oxford: Clarendon Press.

## APPENDIX

*Locality reference and voucher specimens of populations studied**Datura metel* var. *muricata*

MEXICO: 1-Yucatán, Izamal, Holcá. Luna, Fuentes & Basurto 1001; 2-Yucatán, Valladolid, Chichimila. Luna, Fuentes & Basurto 1002; 3-Quintana Roo, Chetumal, Chetumal. Luna, Fuentes & Basurto 1006; 4-Oaxaca, Salina Cruz, Santa María Huamelula. Luna, Fuentes & Basurto 1029.

*Datura metel* var. *fastuosa*

MEXICO: 5-Quintana Roo, Chetumal, Chetumal. Luna, Fuentes & Basurto 1004; 6-Oaxaca, San Mateo del Mar, San Mateo del Mar. Luna, Fuentes & Basurto 1026; 7-Oaxaca, San Mateo del Mar, San Pablo. Luna, Fuentes & Basurto 1027; 8-Chiapas, Cintalapa, Santa Rosa. Luna, Fuentes & Basurto 1012.

*Datura innoxia*

MEXICO: 9-Yucatán, Valladolid, Tixcacalcupul. Luna, Fuentes & Basurto 1003; 10-Quintana Roo, Chetumal, Chetumal. Luna, Fuentes & Basurto 1005; 11-Chiapas, Cintalapa, Santa Rosa. Luna, Fuentes & Basurto 1013; 12-Oaxaca, Niltepec, Niltepec. Luna, Fuentes & Basurto 1016; 13-Oaxaca, Juchitán, W of Juchitán. Luna, Fuentes & Basurto 1021; 14-Querétaro, Arroyo Seco, Arroyo Seco. R. Bye et al. 19024; 15-Querétaro, Arroyo Seco, Concá. R. Bye et al. 19031; 16-Durango, Gómez Palacio, N of Gómez Palacio. R. Bye et al. 14962; 17-Zacatecas, Enrique Estrada, Enrique Estrada. R. Bye 15068; 18-Chihuahua, Gran Morelos, El Aguaje. R. Bye 15816; 19-Zacatecas, Zacatecas, N of Zacatecas. R. Bye 16001; 20-Chihuahua, Casas Grandes, Casas Grandes. R. Bye 19372.

*Datura discolor*

MEXICO. 21-Oaxaca, Juchitán. Juchitán. *Luna, Fuentes & Basurto* 1019; 22-Oaxaca, San Mateo del Mar, San Mateo del Mar. *Luna, Fuentes & Basurto* 1025; 23-Oaxaca, Santa María Huatulco, Santa María Huatulco. *Luna, Fuentes & Basurto* 1031; 24-Oaxaca, Juchitán. N of Juchitán. *Luna, Fuentes & Basurto* 1022; 25-Oaxaca, Tehuantepec. La Brecha. *Luna, Fuentes & Basurto* 1023; 26-Querétaro, Arroyo Seco. Arroyo Seco. *R. Bye et al.* 19023; 27-Querétaro, Arroyo Seco, Conca. *R. Bye et al.* 19023; 28-Querétaro, Jalpan, Jalpan. *R. Bye et al.* 19064; 29-Oaxaca, Cintalapa, Santa Rosa. *Luna, Fuentes & Basurto* 1011; 30-Oaxaca, Tehuantepec, San Pedro Huilotepec. *Luna, Fuentes & Basurto* 1024; 31-Oaxaca, Salina Cruz, Santa María Huamelula. *Luna, Fuentes & Basurto* 1028; 32-Sinaloa, Culiacán, Escuela Superior de Agricultura, Universidad Autónoma de Sinaloa. *R. Bye et al.* 20624; 33-Sinaloa, Badiraguato, Humayo river. *R. Bye et al.* 20647; 34-Sinaloa, Sinaloa de Leyva, NE from Bacubirito. *R. Bye et al.* 20680; 35-Sinaloa, El Fuerte, Bajahula. *R. Bye et al.* 20709; 36-Sonora, Obregón, S of the Álvaro Obregón dam. *R. Bye et al.* 20757; 37-Sonora, Guaymas, N of Guaymas. *R. Bye et al.* 20760; 38-Sinaloa, Guasave, León Fonseca. *R. Bye et al.* 20699; 39-Sonora, Hermosillo, Arroyo La Poza. *R. Bye et al.* 20762.

*Datura lanosa*

MEXICO. 40-Sinaloa, Badiraguato, Humayo river. *R. Bye et al.* 20643; 41-Sinaloa, Mocorito, E of Mocorito river. *R. Bye et al.* 20667; 42-Sinaloa, El Fuerte, Los Mochis-Villa Ahome highway. *R. Bye et al.* 20705; 43-Sinaloa, El Fuerte, Bajahula. *R. Bye et al.* 20708; 44-Sonora, Villa Juárez, El Quimio. *R. Bye et al.* 20748

*Datura pumosa*

MEXICO: 45-Oaxaca, Oaxaca, S E, Lachigolo. *R. Bye* 11394; 46-Puebla, Tehuacán, Jalpan. *R. Bye* 13484; 47-Morelos, Tlaquiltenango, Valle de Vázquez. *R. Bye* 17057; 48-Morelos, Tlaquiltenango, Valle de Vázquez. *R. Bye* 17084; 49-Morelos, Tlaquiltenango, N of Valle de Vázquez. *R. Bye* 17085; 50-Puebla, Tehuacan, Sanchez. *R. Bye* 20923.

*Datura reburna*

MEXICO: 51-Sinaloa, Culiacan, N of Culiacán. *R. Bye* 13332; 52-Sinaloa, Culiacan, Escuela Superior de Agricultura, Universidad Autónoma de Sinaloa. *R. Bye et al.* 20625; 53-Sinaloa, Culiacán, Fraccionamiento Humayo. *R. Bye et al.* 20629; 54-Sinaloa, Culiacán, La Divisa. *R. Bye et al.* 20642; 55-Sinaloa, Culiacan, S of Mocorito river. *R. Bye et al.* 20662

*Datura kymatocarpa*

MEXICO: 56-Guerrero, Iguala, Iguala. *R. Bye* 16607; 57-Guerrero, Iguala, N of Iguala. *R. Bye* 16609



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

## CAPÍTULO 3

### VARIACIÓN GENÉTICA EN *Datura* SECCIÓN *Dutra*

#### RESUMEN

En este trabajo se llevó a cabo un análisis de las relaciones genéticas entre las especies de *Datura* sección *Dutra* reconocidas para México, con base en el estudio electroforético de nueve sistemas enzimáticos. El propósito fue recopilar información acerca del parentesco genético entre las especies de la sección *Dutra* y aportar evidencias acerca del posible progenitor silvestre de *D. metel*. Los resultados indicaron que *D. metel* está genéticamente más relacionada con *D. inoxia* y *D. lanosa*, que con el resto de los taxa estudiados, en razón del número de loci semejantes entre ellas, en las frecuencias alélicas compartidas y en el bajo índice de distancia genética encontrado entre las poblaciones de estas dos especies (0.037 y 0.043) y *D. metel*. La combinación de datos genéticos y fitogeográficos de las especies permite confirmar a *D. inoxia* como el más probable progenitor silvestre de *D. metel*.

## INTRODUCCIÓN

Los estudios genéticos permiten conocer y evaluar la variación genética entre poblaciones, para entender las relaciones entre las especies y sus patrones evolutivos (Mitton, 1994). Para el estudio de la variación genética de poblaciones pueden emplearse diferentes tipos de marcadores, sean morfológicos (derivados de estudios de citogenética e hibridación) o moleculares (derivados de estudios de isoenzimas, de ADN de proteínas y de cloroplastos y de secuencias de aminoácidos) (Stuessy, 1990). Una reseña de estos marcadores es mencionada más adelante con el fin de documentar los procedimientos que pueden ser usados en los análisis genéticos y evolutivos de especies. El método de análisis genético seguido en este trabajo consistió únicamente del análisis electroforético de isoenzimas. La relevancia de usar marcadores moleculares en sistemática y evolución radica en que las comparaciones entre unidades biológicas incluyen la información contenida en ácidos nucleicos y secuencias de proteínas lo que permite comparar las semejanzas y las diferencias genéticas entre organismos (Avice, 1994). El notable avance de la genética molecular ha tenido un gran impacto en sistemática y biología evolutiva y ha dado como resultado el desarrollo de nuevos marcadores genéticos apropiados para definir los patrones de variación genética y las tendencias evolutivas de las especies (Harrison, 1991). En particular, las isoenzimas son marcadores genéticos ampliamente usados, pues son confiables en estudios evolutivos (Weeden y Wendel, 1989), ya que proporcionan una medida directa del nivel de identidad genética existente entre



las especies (Stuessy, 1990). El análisis de isoenzimas ha sido importante en estudios sistemáticos, pues la comparación de proteínas proporciona evidencias acerca de la relación taxonómica de las especies; así, resulta útil en la comparación de poblaciones para determinar límites entre especies y para establecer relaciones genéticas entre ellas (Murphy *et al.*, 1996). Por otro lado, el análisis de sistemas enzimáticos ha proporcionado información significativa acerca de la variación genética encontrada tanto en las especies cultivadas como en sus parientes silvestres, lo cual ha servido para establecer el parentesco entre ellas y para encontrar a los progenitores de las especies cultivadas (Zohary y Hopf, 1988; Doebley, 1989).

En el caso de *D. metel*, cuyo lugar de origen ha ocasionado controversias entre los investigadores, es pertinente efectuar un análisis de las relaciones genéticas que presenta con las especies de la sección *Dutra*, del género *Datura* en México; de esta manera se pueden aportar evidencias sobre los progenitores de *D. metel*, así como explicar sus tendencias evolutivas bajo domesticación.

Al recopilar evidencias que expliquen la domesticación de una especie cultivada es importante conocer los registros arqueológicos que sobre tal especie se conocen, pues esto representa la prueba directa del proceso de cambio que ha ocurrido durante la evolución de las plantas a partir de los progenitores silvestres. En el caso particular de *D. metel*, no se conocen restos arqueológicos que permitan esquematizar su proceso evolutivo, de aquí que es necesario recabar distintos tipos de evidencias que permitan elaborar la probable ruta evolutiva de

esta especie. En este capítulo se presenta el análisis de las relaciones genéticas entre las especies de *Datura* sección *Dutra* de México, con base en un análisis electroforético de isoenzimas. Se pretende recopilar información genética que ayude a establecer las relaciones entre las especies de la sección *Dutra* y proponer un esquema probable de la evolución de *D. metel* bajo domesticación.

### Variación genética

La variación genética consiste en las diferencias encontradas en las características del material genético de las poblaciones, e implica un cambio en las frecuencias génicas provocado por diferentes factores tales como mutaciones, recombinaciones genéticas, migración, selección y deriva genética (Mettler *et al.*, 1988).

El conocimiento de la variación genética de las poblaciones es importante, pues permite entender los patrones evolutivos de las especies, de modo que puede establecerse la relación entre taxa emparentados (Murphy *et al.*, 1996). Para el estudio de la variación genética de poblaciones pueden emplearse indicadores o marcadores morfológicos derivados de estudios de citogenética e hibridación, o moleculares, derivados de estudios de isoenzimas, de ADN de proteínas y cloroplastos y de secuencias de aminoácidos (Stuessy, 1990).

## Tipos de análisis genéticos

### Citogenética

Los estudios citogenéticos en plantas son importantes porque las características de la estructura de los cromosomas frecuentemente están relacionadas con las características morfológicas y fisiológicas. Las comparaciones de las diferencias cromosómicas entre especies, que ocasionan el reordenamiento de genes, pueden ser de mucha significancia para entender los procesos evolutivos de las especies (Brace, 1986). También, los estudios citogenéticos permiten conocer los niveles de parentesco entre taxa, al compararse la homología de los cromosomas y determinarse la compatibilidad reproductiva entre especies (Stuessy, 1990).

La poliploidía, que se refiere al aumento en el número de conjuntos de cromosomas de un taxon, parece tener valor adaptativo pues se ha considerado que tal evento constituye una de las principales vías del proceso evolutivo de las plantas superiores (Mettler *et al.*, 1988). Con la ocurrencia de poliploidía, una población puede incrementar su variabilidad genética, lo cual le confiere posibilidades adaptativas en hábitats cambiantes o nuevos, donde en efecto las poblaciones poliploides pueden ser colonizadoras exitosas.

Los estudios citogenéticos que implican el análisis y la comparación de cariotipos entre especies han sido de mucha utilidad en la delimitación taxonómica, y en el estudio de los patrones evolutivos entre taxa. Así, Bernardello

*et al.* (1994) examinaron el cariotipo de 13 especies de *Solanum* sección *Lasiocarpa* y observaron que tales especies son citológicamente semejantes, pero también registraron que la combinación de las características referentes a: a) la presencia, número y posición de satélites; b) la longitud total del cariotipo; y c) los índices de asimetría, sirven para diferenciar a las especies. Los mismos autores también observaron que, citogenéticamente, *Solanum repandum* está más estrechamente relacionada con *S. lasiocarpum* que con *S. candidum*, por lo cual se sugiere a *S. lasiocarpum* como el progenitor de *S. repandum*.

En el género *Datura* también se han llevado a cabo estudios citogenéticos para conocer las relaciones entre especies. Así, Palomino *et al.* (1988) efectuaron un análisis del cariotipo de cinco especies de *Datura*, y con base en la información obtenida, mencionan que no han existido cambios significativos en el número de cromosomas somáticos de *Datura* ( $2n=24$ ), pero que han ocurrido ciertos cambios estructurales de los cromosomas; en dicho análisis se pudo establecer la estrecha relación de *D. lanosa* con *D. inoxia* y *D. wrightii*. Ramírez K. (1999) analizó el cariotipo de cinco especies de *Datura* : *D. discolor*, *D. inoxia*, *D. metel*, *D. quercifolia* y *D. stramonium* y confirmó el número cromosómico  $2n=24$  característico del género. Esta autora observó que todas las especies estudiadas presentan cromosomas metacéntricos y un par de ellos poseen constricciones secundarias o satélites. De acuerdo con la simetría del cariotipo y la longitud del genoma, *D. inoxia* podría ser la más primitiva de esas especies y *D. stramonium* la más especializada.

## Hibridación

La hibridación natural es el entrecruzamiento al azar y espontáneo entre especies, con una historia previa de divergencia y separadas por aislamiento parcial ecológico o reproductivo (Grant, 1989). Si el híbrido resultante se adapta a algún ambiente particular y forma una población propia, finalmente puede llegar a constituir una nueva especie. La hibridación tiene un papel importante en la evolución de plantas (Grant, 1971; Stace, 1980), pues facilita el aumento del reservorio genético, del cual, por selección natural, se forman complejos de genes adaptativos para colonizar un nuevo hábitat (Stebbins, 1978). Básicamente, la importancia evolutiva de la hibridación es la de unir diversos genotipos que pueden dar como resultado mayores cambios recombinantes en distintos loci genéticos lo cual aumenta la variación genética de las especies y las faculta para adaptarse a ambientes perturbados o inestables (Mettler *et al.*, 1988).

Se ha considerado que la hibridación interespecífica constituye una de las mayores fuerzas evolutivas; en lo referente a plantas domesticadas, la hibridación ha sido un factor importante para transferir germoplasma de las poblaciones silvestres y arvenses a sus parientes cultivados (Rindos, 1984; Small, 1984), lo cual ha contribuido a la evolución de las especies sometidas a procesos de domesticación (Hawkes, 1983). Es conocido que, aun cuando existe mucha variación morfológica en plantas cultivadas, las diferencias genéticas con sus parientes silvestres no son contrastantes, de manera que son compatibles cuando hibridan (Harlan, 1992). La importancia de la hibridación en la evolución de

plantas cultivadas ha sido analizada en estudios como los efectuados por Cribb y Hawkes (1986), quienes combinaron estudios genéticos, inmunoelectroforéticos y de cruzamientos interespecíficos para demostrar que la especie cultivada *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* se originó y evolucionó como un híbrido natural producto del cruzamiento entre *S. stenotomum* y *S. sparsipilum*. En otro estudio, Omidiji (1986) efectuó estudios de cruzamiento artificial en especies de *Solanum* subgénero *Leptostemonum* y encontró una alta compatibilidad entre la cultivada *S. macrocarpon* y la silvestre *S. dasyphyllum*, por lo que el autor consideró que ambas especies son coespecíficas y también que la primera evolucionó de *S. dasyphyllum*.

La hibridación interespecífica natural en *Datura* es un evento raro, aun cuando diferentes especies crecen simpátricamente (Rietsema, 1959). Sin embargo, este autor menciona la hibridación natural entre *D. stramonium* y *D. ferox* en Sudamérica. Las causas que previenen la hibridación interespecífica en *Datura* son de tipo geográfico y ecológico. Otras causas, como la falta de desarrollo del tubo polínico durante la fertilización, así como la interrupción del crecimiento del embrión y desarrollo del endospermo que conducen al aborto de la semilla, son factores que limitan el cruzamiento interespecífico en *Datura* (Rietsema, 1959; Rietsema y Satina, 1959). Sin embargo, en estudios de cruzamientos bajo condiciones controladas entre diez especies de *Datura* de diferentes secciones taxonómicas, Satina (1959b) encontró que: a) *D. metel* sólo produjo híbridos fértiles al ser cruzada con *D. inoxia* y *D. meteloides*; b) las

especies de la sección *Datura* son compatibles entre sí; y c) *D. ceratocaula* de la sección *Ceratocaulis* es altamente incompatible con las especies de las otras secciones del género.

### Marcadores genéticos moleculares

Los marcadores moleculares incluyen macromoléculas tales como proteínas y ácidos nucleicos, ácido desoxirribonucleico (ADN) y ácido ribonucleico (ARN), encontradas en el núcleo, en el cloroplasto y en las mitocondrias (Stuessy, 1990). El notable desarrollo de la genética molecular y la tecnología de ADN han tenido gran impacto en biología sistemática y evolutiva, pues la capacidad para comparar secuencias de ADN ha dado como resultado un aumento de nuevos marcadores genéticos altamente resolutivos, apropiados para definir patrones de variación genética y tendencias evolutivas de las especies (Harrison, 1991), así, el análisis de ADN es una herramienta importante en estudios de genética de poblaciones, biología evolutiva y sistemática (Dowling *et al.*, 1996).

La importancia de usar marcadores moleculares en sistemática radica en que involucran directa o indirectamente información de ácidos nucleicos y secuencias de proteínas, lo cual implica que las comparaciones entre unidades biológicas sean de sus semejanzas y diferencias genéticas (Avice, 1994). Existen tres principales campos de aplicación de la sistemática molecular: a) en estudios de estructura de poblaciones (variación geográfica, sistemas de apareamiento y relaciones entre individuos); b) en la delimitación de especies, incluyendo

hibridación; y c) en la estimación de filogenias (Baverstock y Moritz, 1996).

Existe una relación estrecha entre los estudios de sistemática molecular y los de evolución molecular, pues en el primer caso se emplean marcadores genéticos para inferir procesos filogenéticos y para la creación de bases de datos para la comparación de genes o proteínas, y los estudios de evolución molecular usan tales datos para evaluar tasas, procesos y cambios moleculares a través del tiempo (Moritz y Hillis, 1996).

Dos de los principales procedimientos usados como marcadores moleculares son el análisis de ácidos nucleicos y el análisis de isoenzimas.

### Análisis de ácidos nucleicos

Existen varios enfoques para examinar la variación del ADN, pero uno de los métodos más frecuentemente usados para el análisis de secuencias de ADN es la técnica de análisis y comparación de sitios de restricción o mapas de sitios de restricción (Harrison, 1991). El procedimiento básico de esta técnica consiste en la separación y rompimiento de la molécula de ADN en numerosos fragmentos con el uso de diferentes enzimas de restricción para secuencias cortas de pares de bases; luego, los fragmentos son separados mediante electroforesis en gel para luego elaborar un "mapa" de la secuencia de los fragmentos y de sus tamaños, los cuales pueden ser comparados entre las especies y ser analizados por métodos numéricos o cladísticos, para establecer la relación entre las especies (Stuessy, 1990; Olmstead y Sweere, 1994). Los datos de secuencias de ADN permiten



demostrar las relaciones ancestro-descendiente, de manera que la comparación de secuencias de ADN es un procedimiento importante para trazar la historia de las poblaciones y para la reconstrucción filogenética de las especies (Harrison, 1991; Hillis *et al.*, 1996).

De los diferentes procedimientos para análisis de secuencias de ADN, una de las técnicas más frecuentemente usadas es la de comparación de sitios de restricción del ADN del cloroplasto, por ser éste relativamente sencillo de aislar y de purificar (Harrison, 1991; Olmstead y Sweere, 1994; Mitton, 1994). Esta técnica es un procedimiento útil en sistemática vegetal para estudios filogenéticos y en relación con la domesticación de plantas. Como ejemplos de la aplicación de esta técnica puede mencionarse el trabajo de Sakata *et al.* (1991), quienes analizaron el ADN del cloroplasto de la berenjena (*Solanum melongena*) y otras nueve especies relacionadas para establecer el parentesco entre ellas; los resultados mostraron que la berenjena se relaciona más estrechamente con *S. incanum* y *S. panduriforme*, y por otra parte, que *S. aethiopicum*, *S. anguivi*, *S. gilo*, *S. indicum*, *S. integrifolium* y *S. olivare* son especies muy relacionadas entre sí, dado que contienen patrones genéticos semejantes.

Otras nuevas técnicas que han sido desarrolladas como marcadores moleculares para analizar la variación del ADN son: a) RFLP (restriction fragments length polymorphisms o polimorfismo de la longitud de fragmentos de restricción y b) RAPDs (randomly amplified polymorphic ADNs, o polimorfismo del ADN amplificado al azar) (Mitton, 1994).

## Isoenzimas

Las isoenzimas son diferentes formas moleculares de una enzima que catalizan una misma reacción metabólica (Harborne y Turner, 1984; Stuessy, 1990). Las isoenzimas son marcadores genéticos convenientes y confiables en estudios evolutivos (Weeden y Wendel, 1989) y proporcionan estimaciones de la afinidad genética entre los taxa y, por lo tanto, pueden confirmar o refutar la relación entre especies supuestamente emparentadas (Harrison, 1991; Murphy *et al.*, 1996). Por lo anterior, los datos recabados en estudios isoenzimáticos han demostrado ser indicadores confiables de la afinidad genética entre especies (Stuessy, 1990).

### Importancia de los estudios isoenzimáticos

El análisis de isoenzimas es importante en estudios sistemáticos, pues la comparación de proteínas proporciona evidencias acerca de la relación taxonómica y filogenética entre especies (Avice, 1994; Baverstock y Moritz, 1996). En este sentido, las características importantes de las proteínas de valor taxonómico son: a) constituyen moléculas con funciones bien definidas en el metabolismo y muestran poca variación cualitativa respecto a factores ambientales; y b) se distribuyen universalmente, son abundantes y, relativamente fáciles de extraer y de manipular (Hillis, 1987).

La similitud genética revelada por el análisis de isoenzimas puede confirmar

o refutar el parentesco entre especies cercanamente emparentadas, como puede ser una especie cultivada y un progenitor hipotético (Ohnishi, 1998), pues la identificación genética mediante el análisis de isoenzimas tiene la ventaja de que cada especie muestra un patrón isoenzimático característico (Martínez-Zapater y Oliver, 1986).

Los marcadores isoenzimáticos han sido utilizados ampliamente en estudios genéticos, que incluyen desde los relacionados con la naturaleza y amplitud de la variación genética entre especies, hasta los que involucran la caracterización genética y diferenciación de cultivares de una especie (Stuber *et al.*, 1988). Como ejemplo de lo anterior, Wendel *et al.* (1992) evaluaron la diversidad genética del algodón (*Gossypium hirsutum*) en poblaciones recolectadas en toda su área de distribución y, con los resultados obtenidos, elucidaron tanto el origen de los cultivares modernos del algodón como su lugar de domesticación; los autores también establecieron el parentesco genético entre poblaciones y analizaron la magnitud de introgresión de *G. barbadense* en *G. hirsutum* en diferentes regiones.

El valor más significativo del análisis de isoenzimas en estudios de evolución de plantas cultivadas radica en que dichas sustancias no están sujetas a selección artificial directa, y por ello proporcionan una estimación insesgada del parentesco entre especies cultivadas y sus parientes silvestres (Doebley, 1989). El análisis de las frecuencias alélicas obtenidas por estudios isoenzimáticos es un procedimiento útil para comparar la variación genética en plantas cultivadas y sus presuntos progenitores, pues ambos deben poseer los alelos más comunes en la mayoría de los loci (Doebley, 1989)

En referencia a la utilidad de los estudios isoenzimáticos para revelar parentesco genético entre plantas cultivadas y sus progenitores silvestres, pueden citarse los siguientes trabajos: Hoffman *et al.* (1986) emplearon electroforesis en gel de almidón para el análisis de 14 isoenzimas y así conocer el parentesco entre distintas especies silvestres y cultivadas del género *Lens* (lenteja); los resultados de este estudio evidenciaron poco polimorfismo isoenzimático intraespecífico, en contraste con las mayores diferencias interespecíficas. Los autores concluyeron que *L. culinaris* subsp. *orientalis* y *L. culinaris* subsp. *odemensis* son los posibles progenitores de la lenteja cultivada *L. culinaris* subsp. *culinaris*, dado el alto nivel de semejanza genética encontrada en estas especies. Otros estudios referentes al uso de isoenzimas para el establecimiento de la diversidad genética y del parentesco entre especies cultivadas y silvestres son los efectuados por McLeod *et al.* (1983) en chile (*Capsicum* spp.), Martínez-Zapater y Oliver (1986) en papa (*Solanum tuberosum*) y Wendel *et al.* (1992) en algodón (*Gossypium hirsutum*).

Los datos de frecuencias alélicas obtenidos mediante análisis isoenzimáticos pueden ser analizados por métodos de taxonomía numérica (distancia genética) para establecer el parentesco entre especies, pues se ha observado que en pares de especies emparentadas ancestro-descendiente o en el caso de variantes silvestre y cultivada, las distancias genéticas son muy pequeñas (Gottlieb, 1977). El análisis de isoenzimas proporciona los elementos para calcular el nivel de similitud genética entre especies, la cual puede ser expresada en valores de identidad genética o de distancia genética (Harborne y Turner, 1984), y dichos

valores estiman el grado de parentesco entre especies y dan indicios de sus patrones evolutivos. El valor de identidad genética puede ser usado para considerar una especie silvestre como progenitora de una especie cultivada (Doebley, 1989), pues se ha demostrado que las poblaciones de una misma especie presentan valores promedio de identidad genética de 0.90 o más (Gottlieb, 1981), de modo que es posible esperar valores semejantes entre una especie cultivada y sus progenitores. El análisis numérico de datos isoenzimáticos fue aplicado por McLeod *et al.* (1983) al estudio evolutivo de *Capsicum* (Solanaceae); estos autores transformaron los datos de isoenzimas a medidas de distancia genética y con dicho análisis concluyeron que *C. baccatum* var. *baccatum* es la progenitora silvestre más probable de la cultivada *C. baccatum* var. *pendulum*, pues ambas taxa son virtualmente idénticos, ya que presentan una distancia genética de 0.02, aun cuando el silvestre es más polimórfico. En otro estudio, Oliver y Martínez-Zapater (1984) examinaron la variación genética en 13 loci isoenzimáticos de especies silvestres y cultivadas de papa; los resultados de este estudio mostraron que *Solanum tuberosum* grupo Andígena tiene una constitución isoenzimática representada por una combinación de alelos encontrados en *S. stenotomum* y en *S. sparsipilum*, lo cual apoya la hipótesis de que *S. tuberosum* grupo Andígena se originó como un híbrido natural de esas dos especies; los autores también observaron que dicha especie muestra mayor semejanza genética (estimada como identidad genética) con *S. stenotomum* ( $I=0.95$ ) que con respecto a *S. sparsipilum* ( $I=0.79$ ), lo que sugirió un diferente

aporte de genes de esas especies hacia *S. tuberosum*.

### Estudios de isoenzimas en *Datura*

Sobre el género *Datura* existen algunos trabajos en los que se han efectuado análisis de isoenzimas con fines taxonómicos y para establecer el parentesco genético de sus especies. Entre tales estudios, efectuados en plántulas desarrolladas de semillas depositadas en bancos de germoplasma, pueden mencionarse los siguientes: a) Conklin y Smith (1971) estudiaron la enzima peroxidasa de 10 especies herbáceas de *Datura* donde incluyeron a *D. stramonium*, *D. quercifolia* y *D. ferox* (sección *Datura*); *D. leichhardtii*, *D. pruinosa*, *D. discolor*, *D. metel*, *D. inoxia* y *D. meteloides* (sección *Dutra*) y *D. ceratocaula* (sección *Ceratocaulis*). Mediante electroforesis en gel de almidón, estos autores encontraron un patrón de bandas único de esta enzima en cada especie estudiada; con dicho estudio aportaron evidencias del nivel de parentesco filogenético entre especies. b) Fuentes y Lima (1983 a) estudiaron el patrón de bandas de isoenzimas de peroxidasa en cuatro taxa de la sección *Datura* (*D. stramonium* var. *stramonium* L., *D. stramonium* var. *tatula* (L.) Torr., *D. stramonium* var. *godronii* Danert y *D. ferox* L.) y tres taxa infraespecíficos de *Datura metel* (*D. metel* var. *muricata* (Bernh.) Danert, *D. metel* var. *metel* y otra no identificada) y encontraron que los patrones enzimáticos para el sistema peroxidasa en los taxa de la sección *Datura* fueron idénticos, lo cual revela su estrecho parentesco. Las

variedades de *D. metel* presentaron cuatro bandas comunes pero de distinta intensidad, lo que al parecer tiene relación con las diferencias morfológicas entre las variedades. c) En otro estudio, los mismos autores (Fuentes y Lima, 1983 b) analizaron la enzima peroxidasa en 12 especies de *Datura*, donde incluyeron a la sección *Dutra*; el patrón de bandas de la enzima permitió separar *D. wrightii* y *D. leichhardtii* del resto, pues poseen tres bandas en igual posición; lo mismo ocurrió para *D. inoxia* y *D. velutinoso*, especies con idéntico patrón de bandas. En contraste, *D. metel* var. *metel* presentó diferencias con *D. discolor*. d) Pandeya y Bhatt (1989) efectuaron un estudio morfológico, isoenzimático y citológico en un complejo de taxa de *D. metel* y otras especies emparentadas de la sección *Dutra*. Luego de caracterizar los taxa, los autores concluyeron que *D. fastuosa* es una especie distinta de *D. metel*; también, propusieron una variedad nueva a la que llamaron *D. metel* var. *viola* y describieron una especie nueva denominada *D. nanakai*.

Con base en lo anterior se planteó el presente trabajo con los siguientes objetivos:

## OBJETIVOS

1. Conocer la variación genética de *D. metel* y especies relacionadas de México, mediante un análisis electroforético de isoenzimas.

2. Definir las relaciones genéticas de *D. metel* con las especies de la sección *Dutra* reconocidas de México.
3. Aportar información genética que permita reconocer los progenitores silvestres de *D. metel*

## HIPÓTESIS

Si la especie silvestre *Datura inoxia* presenta una mayor semejanza genética con la cultivada *Datura metel*, entonces puede ser considerada como su progenitora.

## MÉTODO

Con base en los antecedentes, se estableció que el estudio del parentesco entre las especies de la sección *Dutra* de *Datura* y la recopilación de evidencias sobre el origen de *Datura metel* requiere del análisis conjunto de diferentes fuentes de datos, por lo que en el presente trabajo se incluyó un análisis del parentesco genético entre esas taxa. Lo anterior se hizo para entender las relaciones entre las especies, como un medio para encontrar a los posibles progenitores de *D. metel* y proponer un esquema probable de la evolución de *D. metel* bajo domesticación. Los procedimientos seguidos en este estudio se



describen a continuación.

Se seleccionaron 30 poblaciones de las siguientes especies: *D. discolor* (3), *D. inoxia* (4), *D. kymatocarpa* (5), *D. lanosa* (4), *Datura metel* (5), *D. pruinosa* (3), *D. reburra* (3) y *D. wrightii* (3). La procedencia de las poblaciones se muestra en el Cuadro 3.1. Se eligieron al azar 50 a 100 semillas por población, en función de la disponibilidad de material botánico, las cuales se sembraron en cajas de germinación que contenían un sustrato compuesto de arcilla y arena. El material se mantuvo en el invernadero del Jardín Botánico del Instituto de Biología, U.N.A.M. De la población de plántulas obtenidas se recolectó la segunda hoja de un número variable de individuos, de cada una de las poblaciones estudiadas. Para las tres poblaciones de *D. discolor* se examinaron 16, 77 y 50 individuos, respectivamente; de *D. inoxia*, 28, 49, 49 y 56; de *D. kymatocarpa*, 18, 50, 14, 42 y 20; de *D. lanosa*, 42, 46, 20 y 60; de *D. metel* var. *muricata*, 38, 22 y 16; de *D. metel* var. *fastuosa*, 46 y 20; de *D. pruinosa*, 14, 35 y 66; de *D. reburra*, 4, 56 y 18 y de *D. wrightii*, 42, 49 y 30.

La elección de las isoenzimas estudiadas se basó en una revisión bibliográfica de los sistemas enzimáticos más conocidos, así como aquéllos analizados en solanáceas y en particular en *Datura* (Weeden y Wendel, 1989; Nuñez-Farfán, 1991). Con base en lo anterior se seleccionaron los nueve sistemas enzimáticos siguientes: diaforasa (DIA), enzima málica (EM), 6-fosfogluconato deshidrogenasa (FGD), fosfoglucomutasa (FGM), fosfohexosa isomerasa (FHI), glutamato oxaloacetato transaminasa (GOT), malato deshidrogenasa (MDH), shikimato ácido

deshidrogenasa (SAD) y superóxido dismutasa (SOD).

### Trabajo de laboratorio

En el laboratorio, las hojas se maceraron con mortero en una solución de sacarosa y ascorbato de sodio; con este extracto crudo se impregnaron tiras de papel Whatman de 2 x 8 mm que se colocaron en tubos de plástico y luego se almacenaron en congelador a -70 °C hasta su utilización.

En cuanto a los amortiguadores (buffers) a) Para EM y MDH, se usó el amortiguador del electrodo con 10.088 g de L-histidina 0.065 M + 4.125 g de ácido cítrico 0.02 M, en 1 l de agua destilada, pH 5.7; el amortiguador del gel se preparó con L-histidina 0.009 M, ácido cítrico 0.003 M, en dilución 1:6 con el del electrodo. b) Para GOT, SAD y SOD se elaboró un amortiguador del electrodo compuesto de 11.875 g de ácido bórico 0.19 M, 1.60 g de hidróxido de litio en 1 l de agua destilada, pH 8.3; el del gel se elaboró con nueve partes del amortiguador de ácido tris-cítrico (6.20 g de trizma base 0.05 M + 1.50 g de ácido cítrico 0.007 M en 1 l de agua destilada) y una parte del amortiguador del electrodo. c) En el caso de FHI, FGD, FGM el amortiguador del electrodo se elaboró con 10.088 g de L-histidina 0.065 M y 1.50 g de ácido cítrico 0.007 M, pH 6.5; el amortiguador del gel se elaboró con L-histidina 0.016 M y ácido cítrico 0.002 M. Este compuesto se diluyó con el amortiguador del electrodo en proporción 1:3; en estos sistemas se siguió el procedimiento mencionado por Stuber *et al.* (1988), d) Para el sistema DIA, el amortiguador del electrodo se elaboró con 18.55 g de ácido bórico 0.3 M y 4.0 g de

hidróxido de sodio 0.1 M en 1 l de agua destilada, pH 8.6; el amortiguador del gel se elaboró con 0.63 g de ácido cítrico y 2.0 g de tris-hidroxiaminometano en 1 l de agua destilada, pH 8.1

El gel de almidón se preparó usando los amortiguadores apropiados para los sistemas enzimáticos en estudio. Tres cuartas partes del amortiguador requerido para un gel se vertió en un matraz Erlenmeyer y se calentó en mechero Bunsen hasta ebullición, mientras el resto del volumen se mezcló con el almidón y la sacarosa; este compuesto se combinó con la otra solución agitándose fuertemente durante el calentamiento hasta ebullición. Luego, la solución se colocó en el molde de acrílico para el gel, el cual se deja a temperatura ambiente por una hora y en seguida se cubre con una película de polietileno y se deja toda la noche a temperatura ambiente. Al día siguiente se hizo una abertura en el gel, por donde se insertaron las muestras de papel que contenían el extracto enzimático. Posteriormente, el gel se colocó en los depósitos para electroforesis dentro de un refrigerador y se aplicó la carga eléctrica apropiada al sistema del gel. Después de la electroforesis, el gel se cortó en rebanadas de 2 mm de espesor, las que fueron colocadas en los recipientes para su tinción con la solución apropiada para el sistema enzimático respectivo. Enseguida, los geles se lavaron con agua y mantuvieron en una solución fijadora de metanol:agua:ácido acético, en proporción 5:5:1. Finalmente, se registró el patrón de bandas observado en el gel y se tomaron fotografías.

Los análisis electroforéticos del presente trabajo se efectuaron en el Laboratorio de Electroforesis del Departamento de Zoología, Instituto de Biología,

U.N.A.M., en colaboración con MeiJun Jiao, estudiante de Doctorado y miembro del equipo de trabajo del proyecto Biodiversidad de *Datura* en México.

### Análisis de datos de isoenzimas

El registro de la variación aloenzimática se hizo de acuerdo con Cheliak y Pitel (1984) y Wendel y Weeden (1989). Inicialmente, los loci isoenzimáticos se numeraron secuencialmente del ánodo al cátodo, y las variantes aloenzimáticas fueron caracterizadas de acuerdo con su locus; esto usualmente consiste en comparar la distancia de migración de la variante respecto a un estándar. Específicamente, la distancia de migración de algún alelo común dentro de un locus es designado con un valor arbitrario de 1, y luego se estima la diferencia relativa de los alelos variantes respecto al alelo común en un determinado locus. El cálculo de las frecuencias alélicas se estimó siguiendo los procedimientos de Brown y Weir (1983), que consisten en el recuento de alelos diferentes observados en un locus y luego dividirlos por el número total de alelos de ese locus.

Se efectuaron los análisis estadísticos del número de alelos variantes por locus y la proporción de loci polimórficos, con el fin de medir la variabilidad genética. Un locus se consideró polimórfico si la frecuencia del alelo más común era menor de 0.95. Para calcular el porcentaje de loci polimórficos (P), se dividió el número de loci polimórficos entre el número total de loci.

El nivel de diferenciación genética entre poblaciones/especies de la sección *Dutra* se calculó con el coeficiente de distancia genética de Nei (Nei, 1972), bajo la

premisa de que un menor valor de distancia genética, en una escala de 0-1, significa una mayor relación genética. Inicialmente se creó una matriz de frecuencias de alelos por población, que luego se usó para estimar el coeficiente de distancia genética (D) entre las poblaciones/especies estudiadas. Para una apreciación mejor de los resultados, los valores de distancia genética entre especies se representaron en un dendrograma usando el método de promedio de grupo no ponderado con media aritmética (UPGMA por sus siglas en Inglés), según lo recomendado por Nei (1983). En ambos casos se empleó el programa NTSYS-pc versión 1.80 (Rohlf, 1993).

Cuadro 3.1. Procedencia de las poblaciones de *Datura* sección *Dutra*, incluidas en el análisis de isoenzimas

---

*Datura discolor*

MÉXICO: Nayarit, R. Bye 13369; Querétaro, Arroyo Seco, Puente de Concá, R. Bye et al. 19032. Veracruz, R. Bye 20016

*Datura inoxia*

MÉXICO: San Luis Potosí, R. Bye 14384; Querétaro, Arroyo Seco, Puente de Concá, R. Bye et al. 19031; Chihuahua, Casas Grandes, R. Bye 19371; Puebla, R. Bye 20901.

*Datura kymatocarpa*

MÉXICO: Guerrero, R. Bye 19439; Guerrero, R. Bye 15819; Guerrero, Iguala, R. Bye 16607; Guerrero, R. Bye 19305; Guerrero, R. Bye 19371.

*D. lanosa*

MÉXICO: Sonora, Cd. Obregón, Río Yaqui, R. Bye 20758; Sonora, R. Bye 13346; Sinaloa, Badiraguato, orilla del río Badiraguato-Humayo, R. Bye et al. 20643; Chihuahua, Batopilas, R. Bye 18376.

---

Cuadro 3.1. Continuación

---

*D. metel* var. *muricata*

MÉXICO: Yucatán, Izamal, Holcá, *M. Luna C. 1001 V. Fuentes y F. Basurto*;  
Quintana Roo, Cd. Chetumal, *M. Luna C. 1006 V. Fuentes y F. Basurto*; Oaxaca,  
Salina Cruz, Santa María Huamelula; *M. Luna C. 1029 V. Fuentes y F. Basurto*.

*D. metel* var. *fastuosa*

MÉXICO: Oaxaca, San Mateo del Mar, *M. Luna C. 1026 V. Fuentes y F. Basurto*;  
Yucatán. *R. Bye s.n.*

*Datura pruinosa*

MÉXICO: Puebla, Tehuacán, camino a Jalpan, *R. Bye 13484*; Puebla *R. Bye s.n.*;  
Puebla, Tehuacán, *R. Bye 20902*

*Datura reburra*

MÉXICO: Sinaloa, Mocorito, 1 km al S de la Estación de Microondas El Pinto, *R. Bye et al. 20658*; Sinaloa, Culiacán, *R. Bye 13332*; Sinaloa, *R. Bye 19659*.

*Datura wrightii*

EE. UU.: California, *R. Bye 20882*; MÉXICO: Baja California, *R. Bye 21867*;  
Chihuahua, *R. Bye 13190*.

---

## RESULTADOS

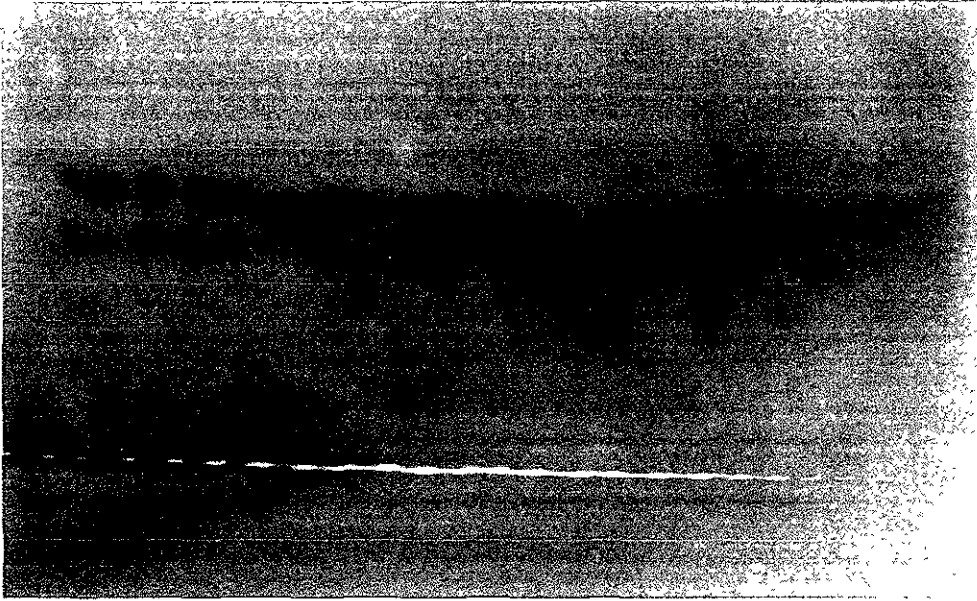
### Variabilidad genética

Los resultados muestran que los nueve sistemas enzimáticos analizados son codificados por 15 genes. En total, se detectaron 50 variantes aloenzimáticas. El locus Mdh3 es monomórfico en todas las poblaciones analizadas. Un ejemplo de la variación aloenzimática en *Datura* se presenta en la Figura 3.1. En el Cuadro 3.2 se muestra un resumen de la variación genética de las especies estudiadas. De acuerdo con los resultados, el número de variantes alélicas por especie fue: 40 (*D. discolor*), 37 (*D. inoxia*), 39 (*D. kymatocarpa*), 37 (*D. lanosa*), 40 (*D. metel*), 37 (*D. pruinosa*), 34 (*D. reburra*) y 38 (*D. wrightii*). El número de loci polimórficos por especie fue: *D. discolor* (11), *D. inoxia* (14), *D. kymatocarpa* (11), *D. lanosa* (13), *D. metel* (14), *D. pruinosa* (9), *D. reburra* (11) y *D. wrightii* (13). La proporción de loci polimórficos por especie fue de: 0.73 (*D. discolor*), 0.93 (*D. inoxia*), 0.73 (*D. kymatocarpa*), 0.86 (*D. lanosa*), 0.93 (*D. metel*), 0.60 (*D. pruinosa*), 0.73 (*D. reburra*) y 0.86 (*D. wrightii*).

En el Cuadro 3.3 se presentan las frecuencias alélicas de las poblaciones analizadas. Al comparar a *D. metel* con el resto de las especies, se observó que *D. inoxia* tiene 11 loci semejantes con *D. metel*; el resto de los loci presentan diferencias, aunque solamente en Fhi1, Fgm1 y Sad1 éstas son más evidentes.



*Datura lanosa* tiene semejanza con *D. metel* en nueve loci, pero son distintas en las frecuencias alélicas de las enzimas Dia2, Dia1, Fgm2, Got2 y Sad1. *D. wrightii* presenta siete loci semejantes a los de *D. metel*, pero otros son muy diferentes, como: Sod1, Dia2, Fhi1, Got1, Fgm2 y Fgd2. *Datura discolor* presenta cuatro loci parecidos a los de *D. metel*; el resto tienen diferencias, y éstas son más evidentes en Dia1, Fgd2, Fgm1, Fhi1, Got1, Mdh2 y Sod1. *Datura kymatocarpa* tiene cuatro loci con frecuencias semejantes a *D. metel*, pero también otros de sus loci son claramente diferentes como: Mdh2, Fhi1, Fgm1, Fgd2, Sod1, Dia1, Dia2 y Sad1. *Datura pruinosa* tiene tres loci semejantes a los de *D. metel*, pero las frecuencias alélicas de estas dos especies son muy diferentes en Dia1, Dia2, Fgm1, Fgm2, Fgd2, Fhi1, Mdh1 y Sad1. *Datura reburra* comparte semejanzas con *D. metel* solamente en tres loci, pero ambas especies tienen notables diferencias en las enzimas Mdh2, fhi1, Got2, Fgm1, Fgd2, Sod1, Dia1, Dia2, y Sad1. Con base en estos resultados, se puede establecer que la estructura genética de *D. metel* es más semejante a la de *D. inoxia* y *D. lanosa*, y que presenta diferencias más notables con *D. reburra* y *D. pruinosa*.



A



B

Figura 3.1. Ejemplo de la variación aloenzimática de las enzimas:  
A) glutamato oxaloacetato transaminasa (Got) y b)  
malato deshidrogenasa (Mdh)

## Distancia genética

En el Cuadro 3.4 se presentan las amplitudes y promedios de distancia genética entre *D. metel* y las otras especies mexicanas de la sección *Dutra*. *Datura metel* presenta los menores valores de distancia con *D. inoxia* (0.027-0.051, 0.037). *Datura lanosa* y *D. wrightii* también tienen bajos índices de distancia genética con respecto a *D. metel*, la primera con valores de 0.028-0.063, 0.043 y la segunda con 0.052-0.079, 0.064. El resto de las especies se asemejan genéticamente menos a *D. metel*, con los siguientes valores de distancia genética: *D. reburra*, 0.247-0.332, 0.282; *D. kymatocarpa*, 0.234-0.371, 0.291; *D. discolor*, 0.259-0.340, 0.293; y *D. pruinosa*, 0.262-0.362, 0.304. Así, *D. pruinosa* es la especie genéticamente más diferente de *D. metel*.

El dendrograma de distancias genéticas (Figura 3.2) indica la formación de dos grupos principales. El grupo 1 quedó integrado por las poblaciones de *D. discolor*, *D. reburra*, *D. kymatocarpa* y *D. pruinosa*. La disposición de las poblaciones del grupo 1 señala a *D. pruinosa* como la especie más diferente dentro del grupo. Con menor distancia genética *Datura kymatocarpa* también se dispone como un conjunto separado, *D. reburra* incluye poblaciones muy semejantes y, por último, *D. discolor* se une con *D. reburra* en niveles de distancia bajos. El grupo 2, muy distante del anterior, se formó por *D. inoxia*, *D. metel*, *D. lanosa* y *D. wrightii*. En este grupo se observan dos subconjuntos, el primero formado por las poblaciones de *D. inoxia* y *D. metel*, y el segundo por las

poblaciones de *D. lanosa* y *D. wrightii*.

Cuadro 3.2 Variación aloenzimática en las especies de *Datura* sección *Dutra*.

Especie	Núm. Total de alelos	Núm. de loci Polimórficos	P
<i>D. discolor</i>	40	11	0.73
<i>D. inoxia</i>	37	14	0.93
<i>D. kymatocarpa</i>	39	11	0.73
<i>D. lanosa</i>	37	13	0.87
<i>D. metel</i>	40	14	0.93
<i>D. pruinosa</i>	37	9	0.60
<i>D. reburra</i>	34	11	0.73
<i>D. wrightii</i>	38	13	0.87

P: Proporción de loci polimórficos

Cuadro 3.3. Frecuencias alélicas de los sistemas enzimáticos estudiados en especies de *Datura*  
sección *Dutra*

	Dia1-1	Dia1-2	Dia1-3	Dia2-1	Dia2-2	Dia2-3	Em1-1	Em1-2	Fgd1-1	Fgd1-2
<i>D. discolor</i>	0.215		0.785		0.788	0.212	0.950	0.050	0.985	0.015
<i>D. discolor</i>	0.131		0.869		0.884	0.116	0.935	0.065	0.977	0.023
<i>D. discolor</i>	0.200		0.800		0.710	0.290	0.927	0.073	0.988	0.012
<i>D. inoxia</i>	0.755	0.245		0.217	0.783		0.933	0.067	0.825	0.075
<i>D. inoxia</i>	0.867	0.133		0.110	0.890		0.910	0.090	0.778	0.122
<i>D. inoxia</i>	0.649	0.351		0.190	0.810		0.925	0.075	0.790	0.100
<i>D. inoxia</i>	0.609	0.391			1.000		0.978	0.022	0.755	0.245
<i>D. kymatocarpa</i>		0.554	0.446	0.100	0.610	0.290	0.910	0.090	0.946	0.054
<i>D. kymatocarpa</i>		0.367	0.633		0.705	0.295	0.915	0.085	0.995	0.005
<i>D. kymatocarpa</i>		0.333	0.667	0.050	0.633	0.287	0.900	0.100	0.895	0.105
<i>D. kymatocarpa</i>		0.410	0.590	0.150	0.725	0.125	0.905	0.095	0.875	0.125
<i>D. kymatocarpa</i>		0.490	0.510	0.200	0.546	0.254	0.911	0.089	0.991	0.009
<i>D. lanosa</i>	0.543	0.457		0.411	0.589		0.937	0.063	0.684	0.116
<i>D. lanosa</i>	0.501	0.499		0.399	0.601		0.921	0.079	0.793	0.200
<i>D. lanosa</i>	0.581	0.419		0.488	0.512		0.901	0.099	0.790	0.210
<i>D. lanosa</i>	0.610	0.390		0.299	0.701		0.916	0.084	0.699	0.301
<i>D. metel</i>	0.744	0.256		0.101	0.899		0.899	0.101	0.825	0.175
<i>D. metel</i>	0.719	0.281		0.090	0.910		0.880	0.120	0.743	0.257
<i>D. metel</i>	0.789	0.211		0.057	0.943		0.912	0.088	0.752	0.248
<i>D. metel</i>	0.699	0.301		0.095	0.905		0.922	0.078	0.678	0.322
<i>D. metel</i>	0.795	0.205		0.089	0.911		0.909	0.091	0.835	0.165
<i>D. pruinosa</i>		0.361	0.639	0.200	0.087	0.713	0.943	0.057	0.935	0.065
<i>D. pruinosa</i>		0.301	0.699	0.210	0.250	0.540	0.927	0.073	0.970	
<i>D. pruinosa</i>		0.357	0.643	0.010	0.300	0.690	0.955	0.045	0.994	
<i>D. reburra</i>	0.070	0.539	0.391		0.755	0.245	0.923	0.077	0.899	0.101
<i>D. reburra</i>	0.100	0.478	0.422		0.798	0.202	0.945	0.055	0.899	0.101
<i>D. reburra</i>	0.095	0.523	0.382		0.811	0.189	0.965	0.035	0.950	0.050
<i>D. wrightii</i>	0.643	0.310	0.047	0.579	0.400	0.021	0.923	0.077	0.835	0.165
<i>D. wrightii</i>	0.575	0.375	0.050	0.610	0.390		0.910	0.090	0.882	0.118
<i>D. wrightii</i>	0.695	0.195	0.110	0.500	0.500		0.909	0.091	0.808	0.192

Cuadro 3.3. Continuación

	Fgd1-3	Fgd2-1	Fgd2-2	Fgd2-3	Fgm1-1	Fgm1-2	Fgm1-3	Fgm1-4	Fgm2-1	Fgm2-2
<i>D. discolor</i>		0.990	0.010		0.300	0.700			0.750	0.150
<i>D. discolor</i>		0.985	0.015		0.195	0.721	0.058	0.026	0.818	0.104
<i>D. discolor</i>		0.979	0.021		0.320	0.680			0.820	0.060
<i>D. inoxia</i>	0.100	0.455	0.545		0.500	0.500			0.536	0.393
<i>D. inoxia</i>	0.100	0.378	0.622		0.396	0.604			0.521	0.479
<i>D. inoxia</i>	0.110	0.490	0.500	0.010	0.630	0.370			0.522	0.457
<i>D. inoxia</i>		0.667	0.333		0.586	0.414			0.603	0.397
<i>D. kymatocarpa</i>		0.910	0.090		0.313	0.687			0.778	0.222
<i>D. kymatocarpa</i>		0.995	0.005		0.140	0.800	0.060		0.780	0.180
<i>D. kymatocarpa</i>		0.995	0.005			1.000			0.875	0.125
<i>D. kymatocarpa</i>		0.985	0.015		0.125	0.850	0.025		0.725	0.175
<i>D. kymatocarpa</i>		0.973	0.027		0.250	0.750			0.875	0.125
<i>D. lanosa</i>	0.200	0.500	0.500		0.700	0.300			0.650	0.350
<i>D. lanosa</i>	0.007	0.650	0.350		0.889	0.111			0.792	0.181
<i>D. lanosa</i>		0.550	0.450		0.700	0.300			0.600	0.400
<i>D. lanosa</i>		0.590	0.380	0.030	0.714	0.286			0.691	0.309
<i>D. metel</i>		0.412	0.578	0.010	0.842	0.079	0.079		0.711	0.184
<i>D. metel</i>		0.445	0.555		0.857	0.143			0.429	0.286
<i>D. metel</i>		0.397	0.603		0.833	0.167			0.417	0.583
<i>D. metel</i>		0.388	0.612		0.769	0.231			0.692	0.308
<i>D. metel</i>		0.398	0.602		0.727	0.273			0.682	0.318
<i>D. pruinosa</i>		0.998	0.002		0.300	0.700			1.000	
<i>D. pruinosa</i>	0.030	0.978	0.022		0.400	0.600			0.950	0.050
<i>D. pruinosa</i>	0.006	0.912	0.050	0.038	0.071	0.929			1.000	
<i>D. reburra</i>		0.945	0.045	0.010	0.222	0.667	0.111		0.389	0.611
<i>D. reburra</i>		0.936	0.050	0.014	0.309	0.691			0.381	0.619
<i>D. reburra</i>		0.970	0.030		0.215	0.785			0.199	0.801
<i>D. wrightii</i>		0.792	0.208		0.833	0.167			0.545	0.182
<i>D. wrightii</i>		0.695	0.305		0.847	0.153			0.627	0.373
<i>D. wrightii</i>		0.754	0.246		0.800	0.200			0.600	0.400

Cuadro 3.3 Continuación

	Fgm2-3	Fgm2-4	Fgm2-5	Fgm2-6	Fhi1-1	Fhi1-2	Fhi1-3	Fhi1-4	Fhi1-5	Fhi1-6
<i>D. discolor</i>	0.100				0.100			0.900		
<i>D. discolor</i>	0.026	0.026	0.013	0.013	0.182	0.065		0.741	0.012	
<i>D. discolor</i>	0.080	0.040			0.080	0.040		0.880		
<i>D. inoxia</i>	0.071				0.486		0.071		0.443	
<i>D. inoxia</i>					0.833		0.104	0.021	0.042	
<i>D. inoxia</i>	0.021				0.745	0.043	0.149		0.063	
<i>D. inoxia</i>					0.675	0.036	0.106	0.183		
<i>D. kymatocarpa</i>						0.220	0.780			
<i>D. kymatocarpa</i>	0.040				0.042	0.042	0.916			
<i>D. kymatocarpa</i>							1.000			
<i>D. kymatocarpa</i>	0.100				0.087	0.043	0.609	0.261		
<i>D. kymatocarpa</i>					0.091	0.091	0.636	0.091	0.091	
<i>D. lanosa</i>					0.700	0.100	0.100	0.100		
<i>D. lanosa</i>	0.027				0.879	0.030	0.030	0.061		
<i>D. lanosa</i>					0.900				0.100	
<i>D. lanosa</i>					0.857	0.048	0.048		0.047	
<i>D. metel</i>	0.105				0.842	0.053	0.105			
<i>D. metel</i>	0.285				0.857		0.143			
<i>D. metel</i>					0.789	0.105		0.053	0.053	
<i>D. metel</i>					0.739	0.174		0.043	0.044	
<i>D. metel</i>					0.909	0.091				
<i>D. pruinosa</i>							0.200	0.700	0.100	
<i>D. pruinosa</i>							0.200	0.700	0.100	
<i>D. pruinosa</i>					0.143		0.286	0.571		
<i>D. reburra</i>					0.190			0.810		
<i>D. reburra</i>					0.111			0.889		
<i>D. reburra</i>								1.000		
<i>D. wrightii</i>	0.273				0.793	0.138			0.034	0.035
<i>D. wrightii</i>					0.907	0.027	0.047	0.013	0.006	
<i>D. wrightii</i>					0.667	0.133		0.200		

Cuadro 3.3 Continuación

	Got1-1	Got1-2	Got1-3	Got2-1	Got2-2	Got2-3	Mdh1-1	Mdh1-2	Mdh1-3	Mdh2-1
<i>D. discolor</i>	0.688	0.250	0.062	0.375	0.625		0.965	0.035		0.453
<i>D. discolor</i>	0.312	0.513	0.175	0.623	0.377		0.935	0.065		0.648
<i>D. discolor</i>	0.260	0.580	0.160	0.760	0.200	0.040	0.990	0.010		0.538
<i>D. inoxia</i>	0.857	0.107	0.036	0.179	0.679	0.142	0.875	0.125		0.915
<i>D. inoxia</i>	0.765	0.082	0.153	0.372	0.564	0.064	0.801	0.199		0.965
<i>D. inoxia</i>	0.670	0.106	0.224	0.287	0.649	0.064	0.795	0.205		0.895
<i>D. inoxia</i>	0.750	0.232	0.018	0.375	0.589	0.036	0.800	0.200		0.901
<i>D. kymatocarpa</i>	0.944	0.056		1.000			0.990	0.010		0.333
<i>D. kymatocarpa</i>	0.760	0.120	0.120	0.640	0.040	0.320	0.920	0.080		0.535
<i>D. kymatocarpa</i>	1.000			0.929	0.071		0.914	0.065	0.021	0.505
<i>D. kymatocarpa</i>	0.976	0.024		0.738	0.262		0.971	0.029		0.585
<i>D. kymatocarpa</i>	0.950	0.050		0.800	0.200		0.990	0.010		0.333
<i>D. lanosa</i>	0.800	0.150	0.050	0.350	0.650		0.889	0.111		1.000
<i>D. lanosa</i>	0.871	0.086	0.043	0.157	0.714	0.129	0.890	0.110		0.950
<i>D. lanosa</i>	1.000			0.050	0.950		0.905	0.095		0.990
<i>D. lanosa</i>	0.928	0.072		0.476	0.524		0.825	0.175		0.990
<i>D. metel</i>	0.684	0.211	0.105	0.474	0.421	0.105	0.946	0.054		0.843
<i>D. metel</i>	0.929	0.071		0.500	0.500		0.905	0.095		0.920
<i>D. metel</i>	0.763	0.184	0.053	0.368	0.579	0.053	0.912	0.088		0.884
<i>D. metel</i>	0.848	0.130	0.022	0.478	0.478	0.044	0.899	0.101		0.810
<i>D. metel</i>	0.955	0.045		0.409	0.591		0.825	0.105	0.070	0.845
<i>D. pruinosa</i>	0.650		0.350		1.000		0.843	0.101	0.056	0.415
<i>D. pruinosa</i>	0.688	0.250	0.062	0.185	0.688	0.127	0.899	0.101		0.415
<i>D. pruinosa</i>	0.571	0.286	0.143	0.357	0.500	0.143	0.772	0.228		0.525
<i>D. reburra</i>	0.905	0.048	0.047	0.881	0.119		1.000			0.450
<i>D. reburra</i>	1.000			0.833	0.167		1.000			0.417
<i>D. reburra</i>	1.000			1.000			1.000			0.632
<i>D. wrightii</i>	0.904	0.096		0.308	0.596	0.096	0.773	0.227		1.000
<i>D. wrightii</i>	0.896	0.094	0.010	0.437	0.543	0.020	0.859	0.141		1.000
<i>D. wrightii</i>	0.833	0.167		0.400	0.600		0.881	0.119		1.000



Cuadro 3.3 Continuación

	Mdh2-2	Mdh3-1	Mdh3-4	Sad1-1	Sad1-2	Sad1-3	Sod1-1	Sod1-2	Sod1-3	Sod1-4
<i>D. discolor</i>	0.547	1.000		0.784	0.216			0.643	0.357	
<i>D. discolor</i>	0.352	1.000		0.845	0.155			0.579	0.421	
<i>D. discolor</i>	0.462	1.000		0.895	0.105			0.688	0.300	0.012
<i>D. inoxia</i>	0.085	1.000		0.811	0.189		0.899	0.101		
<i>D. inoxia</i>	0.035	1.000		0.854	0.146		0.728	0.272		
<i>D. inoxia</i>	0.105	1.000		0.900	0.100		0.843	0.157		
<i>D. inoxia</i>	0.099	1.000		0.823	0.177		0.815	0.185		
<i>D. kymatocarpa</i>	0.667	1.000		0.935	0.065		0.201	0.799		
<i>D. kymatocarpa</i>	0.465	1.000		0.945	0.055		0.242	0.758		
<i>D. kymatocarpa</i>	0.495	1.000		0.966	0.034		0.309	0.691		
<i>D. kymatocarpa</i>	0.415	1.000		0.918	0.082		0.346	0.654		
<i>D. kymatocarpa</i>	0.667	1.000		0.923	0.077		0.401	0.509	0.090	
<i>D. lanosa</i>		1.000		0.915	0.085		0.665	0.335		
<i>D. lanosa</i>	0.050	1.000		0.845	0.155		0.822	0.178		
<i>D. lanosa</i>	0.010	1.000		0.865	0.135		0.791	0.209		
<i>D. lanosa</i>	0.010	1.000		0.877	0.123		0.643	0.357		
<i>D. metel</i>	0.157	1.000		0.752	0.248		0.851		0.149	
<i>D. metel</i>	0.080	1.000		0.781	0.219		0.725	0.050	0.225	
<i>D. metel</i>	0.116	1.000		0.743	0.257		0.614	0.110	0.276	
<i>D. metel</i>	0.190	1.000		0.709	0.291		0.660		0.340	
<i>D. metel</i>	0.155	0.990	0.010	0.798	0.202		0.667		0.333	
<i>D. pruinosa</i>	0.585	1.000		1.000			0.990	0.010		
<i>D. pruinosa</i>	0.585	1.000		1.000			0.890	0.110		
<i>D. pruinosa</i>	0.475	1.000		0.990	0.010		0.950	0.050		
<i>D. reburra</i>	0.550	1.000		0.950	0.050			0.893	0.107	
<i>D. reburra</i>	0.583	1.000		0.971	0.029		0.100	0.725	0.175	
<i>D. reburra</i>	0.368	0.990	0.010	0.923	0.077		0.150	0.744	0.106	
<i>D. wrightii</i>		1.000		0.898	0.102		0.553	0.447		
<i>D. wrightii</i>		1.000		0.871	0.129		0.648	0.352		
<i>D. wrightii</i>		1.000		0.973		0.027	0.512	0.488		

Cuadro 3.4. Amplitudes y promedios de distancia genética entre las especies de *Datura* sección *Dutra* estudiadas

	<i>D. discolor</i>	<i>D. inoxia</i>	<i>D. kymatocarpa</i>	<i>D. lanosa</i>	<i>D. metel</i>	<i>D. pruinosa</i>	<i>D. reburra</i>	<i>D. wrightii</i>
<i>D. discolor</i>	(0.011-0.033) 0.023							
<i>D. inoxia</i>	(0.205-0.325) 0.266	(0.016-0.034) 0.024						
<i>D. kymatocarpa</i>	(0.090-0.160) 0.132	(0.165-0.297) 0.246	(0.015-0.029) 0.022					
<i>D. lanosa</i>	(0.244-0.384) 0.291	(0.018-0.068) 0.039	(0.178-0.354) 0.259	(0.012-0.026) 0.019				
<i>D. metel</i>	<b>(0.259-0.340)</b> <b>0.293</b>	<b>(0.027-0.051)</b> <b>0.037</b>	<b>(0.234-0.371)</b> <b>0.291</b>	<b>(0.028-0.063)</b> <b>0.043</b>	<b>(0.008-0.022)</b> <b>0.015</b>			
<i>D. pruinosa</i>	(0.103-0.209) 0.150	(0.195-0.316) 0.238	(0.097-0.246) 0.156	(0.201-0.284) 0.239	<b>(0.262-0.362)</b> <b>0.304</b>	(0.018-0.037) 0.026		
<i>D. reburra</i>	(0.068-0.125) 0.096	(0.189-0.283) 0.242	(0.066-0.144) 0.105	(0.216-0.331) 0.268	<b>(0.247-0.332)</b> <b>0.282</b>	(0.160-0.290) 0.212	(0.005-0.014) 0.010	
<i>D. wrightii</i>	(0.199-0.305) 0.257	(0.042-0.081) 0.061	(0.176-0.300) 0.240	(0.016-0.037) 0.025	<b>(0.052-0.079)</b> <b>0.064</b>	(0.199-0.273) 0.245	(0.190-0.281) 0.238	(0.011-0.015) 0.013

DISTANCIA GENÉTICA

0.32                      0.24                      0.16                      0.08                      0.00

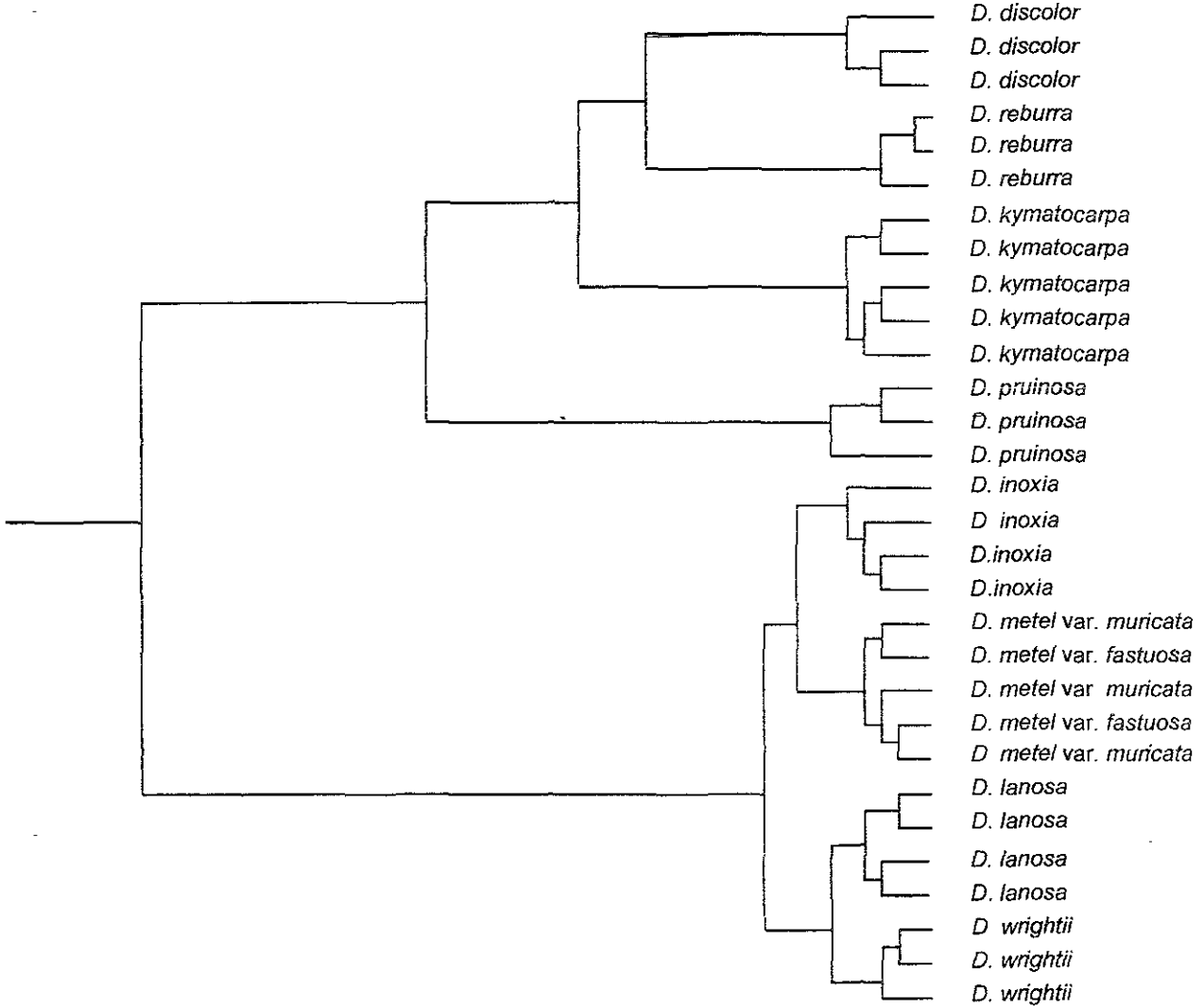


Figura 3.2. Dendrograma que muestra las relaciones genéticas entre las especies de la sección *Dutra* de México, con base en coeficientes de distancia genética de Nei (1972)

## DISCUSIÓN

La variación genética de las especies de *Datura* de este estudio se resume en el Cuadro 3.2, lo cual permite presentar una estimación de las relaciones generales de semejanza genética entre ellas. De acuerdo con Buth (1984), la tabulación de los datos aloenzimáticos ayuda a consolidar la información en proporciones manejables y permite apreciar las relaciones generales entre las especies. Con base en los resultados del Cuadro 3.2, *Datura discolor* y *D. metel* presentaron el mayor número de variantes alélicas (40 y 40, respectivamente). *Datura inoxia* y *D. metel* tuvieron el mayor número de loci polimórficos de las especies estudiadas; en cambio *D. reburra* presentó las menores proporciones de variación en el número total de alelos. Lo anterior es importante para conocer el nivel de parentesco dentro del grupo estudiado, pues de acuerdo con Nei (1971) el conocimiento del número de diferencias genéticas o del número de genes iguales entre un par de especies ayudará a determinar las sustituciones de genes que han ocurrido durante su diferenciación, de modo que se podrá establecer su divergencia genética. Por otro lado, el origen de nuevos genes es un evento trascendente en la evolución de las especies, pues según Buth (1984), un nuevo gen puede constituir un rasgo distintivo en un linaje particular y ser de valor sistemático, de allí la importancia del análisis comparativo de la variación genética interespecífica.

En el caso particular de *D. metel*, este análisis comparativo indica que dicha especie tiene semejanza con *D. discolor* y *D. kymatocarpa*, en cuanto al número

total de alelos registrados, y con *D. inoxia* en el número y porcentaje de loci polimórficos. Estos resultados son importantes para establecer en forma general la semejanza de *D. metel* con el resto de las especies estudiadas, semejanza que de acuerdo con Avise (1974), citado por Buth (1984), es mayor en especies emparentadas y baja en especies poco relacionadas. Con base en lo anterior y de acuerdo con los resultados generales presentados, no se advierte una semejanza genética estrecha entre *D. metel* y alguna de las especies mencionadas, ya que cada una de ellas tiene una mayor o menor semejanza en alguno de los atributos registrados. Sin embargo, estos resultados preliminares sí permiten observar que *D. reburra* y *D. pruinosa* son las más distintas a *D. metel*.

De acuerdo con Gottlieb (1971), la variación en el patrón de bandas de isoenzimas reveladas por la técnica electroforética puede ser relacionada directamente con la variación en el código genético que determina la producción de enzimas específicas. Este autor agrega que, cuando una banda aparece en la misma posición en el gel en todos los individuos examinados, se puede suponer que el gene que codifica la enzima representada en esa banda tampoco varía. Por tal motivo, la comparación en el patrón de bandas de isoenzimas proporciona un indicio de su divergencia genética. En el caso de las especies de *Datura* aquí tratadas, se encontró que *D. reburra* y *D. discolor* son las especies que tienen el menor número total de bandas de isoenzimas compartidas con *D. metel*.

En estudios con especies herbáceas de *Datura*, Conklin y Smith (1971) aplicaron la técnica de electroforesis para analizar la enzima peroxidasa y estimaron

las relaciones filogenéticas entre esos taxa; con base en los patrones de bandas de peroxidasa revelados, los autores observaron que las especies de una misma sección (*Datura*, *Dutra* o *Ceratocaulis*) son genéticamente más cercanas entre sí que con respecto a las especies de las otras secciones de *Datura*. En el caso particular de *D. metel*-*D. discolor*, esos resultados concuerdan con lo encontrado por Fuentes y Lima (1983 a,b) al analizar la enzima peroxidasa en especies de *Datura*. Estos autores observaron que las dos especies presentan diferencias en la actividad peroxidasa, lo cual se reflejó en el menor número de bandas comunes entre ellas.

El índice de distancia genética entre especies, obtenido a partir de frecuencias alélicas, se relaciona directamente con su semejanza genética, de manera que, cuando dicho valor es bajo, la semejanza genética es mayor y viceversa. La relación de *Datura metel* con las otras especies mexicanas de la sección *Dutra*, expresó el menor valor de distancia genética promedio con *D. inoxia* (0.037), y el mayor valor con *D. pruinosa* (0.304). En *Datura* se desconoce que exista información de las relaciones genéticas entre especies basada en el análisis de frecuencias alélicas. Sin embargo, un indicio para estimar la semejanza genética interespecífica de los taxa aquí estudiados puede derivarse a partir de otros estudios semejantes, como los efectuados en maíz (Identidad genética=0.975, D=0.025 entre *Zea mays* var. *parviglumis* y *Z. mays* subsp. *mays*) registrado por Doebley *et al.* (1984), y en pinos (D=0.108 entre *Pinus sylvestris* y *P. mugo*) mencionado por Goncharenko *et al.* (1995), en los que, como se observa, se encontraron pequeños valores de distancia

genética en especies estrechamente emparentadas.

La evidencia isoenzimática transformada a datos de frecuencias alélicas también puede ser usada para estimar la divergencia entre especies (Gottlieb, 1977); con base en ello, se considera que una mayor divergencia entre dos taxa es producto de la notable o total ausencia de alelos en común en los loci enzimáticos bajo comparación. Por el contrario, una mínima divergencia es encontrada en los taxa que tienen complementos de alelos semejantes con frecuencias similares.

*Datura inoxia* y *D. lanosa* comparten con *D. metel* 11 y nueve loci enzimáticos semejantes en sus frecuencias alélicas, respectivamente. El resto de las especies tienen un menor número de loci semejantes con *D. metel* (desde siete en *D. wrightii* hasta tres en *D. reburra* y *D. pruinosa*). De acuerdo con Buth (1984), las especies más relacionadas comparten un mayor porcentaje de alelos o genotipos semejantes, de modo que esta aseveración da un indicio de la divergencia genética entre *D. metel* y las otras especies mexicanas de la sección *Dutra*.

Ahora bien, si aceptamos que el valor de distancia genética es indicativo de la mayor o menor semejanza genética entre las especies, entonces *D. inoxia* debe ser considerada la especie más cercana genéticamente a *D. metel*, y por lo tanto que la divergencia entre ambas probablemente ha ocurrido en un tiempo relativamente reciente, tal como lo indican los resultados.

La semejanza genética observada entre las especies es concordante, en términos generales, con las semejanzas morfológicas mostradas por las especies. Así, el grupo formado por *D. metel*, *D. inoxia*, *D. lanosa* y *D. wrightii* (Figura 3.2)

concuera con el agrupamiento mostrado en el fenograma de la Figura 2.1; de hecho, *D. inoxia*, *D. lanosa* y *D. wrightii* son especies morfológicamente semejantes y, en los análisis citogenéticos efectuados por Palomino *et al.* (1988), estas especies presentan cariotipos muy parecidos, lo que enfatiza su estrecha relación genética. Es probable que algunas de las diferencias morfológicas encontradas entre ellas sean debidas a que *D. inoxia* presenta satélites en ambos extremos del tercer par de cromosomas, mientras que *D. lanosa* tiene satélites sólo en uno de los extremos de ese tercer par de cromosomas. Por otro lado, Bye *et al.* (1991) mencionan que *D. lanosa*, además de ser semejante, morfológica y genéticamente a *D. inoxia* del sur de Estados Unidos de Norteamérica y del altiplano mexicano, también lo es de *D. wrightii* del suroeste de Estados Unidos de Norteamérica y regiones adyacentes de México. Así, el análisis genético realizado apoya fuertemente la cercanía entre *D. lanosa* y *D. wrightii*, pues las poblaciones de ambas especies aquí estudiadas aparecen estrechamente unidas en el dendrograma de distancias genéticas.

Por otro lado, el agrupamiento formado por *Datura inoxia*, *D. metel*, *D. lanosa* y *D. wrightii* en este estudio, concuerda con los resultados encontrados por Mace *et al.* (1999) quienes, en un estudio genético de la tribu *Datureae*, encontraron que esas especies, excepto *D. lanosa* que no se incluyó en dicho estudio, formaron un grupo distinto tanto de la sección *Stramonium* y *Ceratocaulis* del género *Datura*, así como de las especies de *Brugmansia*.

*Datura metel* y *D. inoxia* son morfológica y genéticamente muy semejantes



entre sí, como lo demostraron los resultados. Diferencias morfológicas se observan en el número de verticilos de la corola, así como en la presencia de espinas en el fruto de *D. inoxia* y su ausencia en los frutos de *D. metel*. Estas diferencias probablemente pueden ser atribuidas a los procesos de selección a que ha sido sometida *D. metel*, principalmente en lo referente a la vistosidad de las flores y a la reducción o ausencia de espinas en el fruto, modificaciones que genéticamente pueden ser debidas a lo que Satina (1959a) atribuye al efecto de genes particulares, y no al efecto de diferencias en tipos de cromosomas. Aunado a lo anterior, debe ser mencionado que, en estudios de cruzamientos, Satina (1959b) encontró que *D. metel* solamente produjo híbridos con semilla viable al ser cruzada con *D. inoxia* y *D. meteloides*, pero esta última es actualmente reconocida como *D. inoxia* (Barclay, 1959). Además, Satina (1959b) registró cruzamientos fallidos de *D. metel* con *D. discolor* y *D. pruinosa*, lo cual probablemente es una evidencia de su menor relación genética con estas dos especies, y ayuda a explicar los mayores valores de distancia genéticos encontrados entre estas taxa en el análisis electroforético. La estrecha semejanza genética entre *D. metel* y *D. inoxia* también quedó demostrada en la alta proporción de cromosomas homólogos (10) observados en ambas especies por Satina (1959a), lo cual indica que, con respecto a sus arreglos cromosómicos, la diferencia entre ambas especies no es mayor que la encontrada entre poblaciones de una misma especie. Entonces, parece ser que el principal factor involucrado en la evolución del grupo son las mutaciones puntuales en genes particulares que

han modificado la estructura del cromosoma (Palomino *et al.*, 1988).

De acuerdo con los resultados, *D. metel* y *D. lanosa* son morfológica y genéticamente cercanas; sin embargo, presentan mayores diferencias entre sí que las encontradas entre *D. metel* y *D. inoxia*; debe recordarse también que entre *D. metel* y *D. lanosa* existe un mayor número de loci distintos, principalmente en las enzimas Dia2, Dia1, Fgm2, Got2 y Sad1. Aunado a lo anterior, entre estas especies se presentan diferencias morfológicas evidentes en la pubescencia general de la planta, en la coloración, forma y número de verticilos de la corola, y en las espinas del fruto. Se desconocen antecedentes sobre hibridación entre estas dos especies, por lo que es difícil relacionar las diferencias genéticas de este estudio con el nivel de compatibilidad en cruzamientos. Sin embargo, debe ser mencionado que la hibridación natural entre ellas parece un evento muy poco probable en razón de la distribución alopátrica que presentan, pues *D. metel* se distribuye principalmente en el sureste de México y península de Yucatán, mientras que *D. lanosa* se encuentra únicamente en el noroeste de México; así, existen barreras geográficas, además de condiciones ecológicas particulares que impiden la hibridación entre ellas. Por otro lado, aun cuando Palomino *et al.* (1988) han estudiado el cariotipo de *D. lanosa*, se desconoce hasta qué nivel éste es semejante al de *D. metel*, por lo cual no se pudieron relacionar las diferencias mostradas por el análisis electroforético con diferencias en estructura de los cromosomas. Así, se requiere ampliar los estudios genéticos entre estas dos especies.

Respecto al subgrupo formado por *D. discolor*, *D. reburra*, *D. kymatocarpa* y *D.*

*pruinosa*, su semejanza genética encontrada en el análisis electroforético de isoenzimas concuerda con su semejanza morfológica mostrada en el análisis fenético. Todas estas especies comparten el carácter blanco y azul de la corola, la dehiscencia regular del fruto y dimensiones parecidas en las estructuras florales, del fruto y de las semillas, aunque también se advierten diferencias en pubescencia, y en caracteres cualitativos de la semilla. De hecho, Barclay (1959) menciona como atributo distintivo de *D. kymatocarpa*, en la sección *Dutra*, sus "semillas muy características" y, en una fotografía, muestra ejemplos de semilla con testa verrugosa para esta especie (Barclay, 1959 p. 265).

Barclay (1959) menciona que *D. reburra* y *D. discolor* son semejantes por sus frutos péndulos con dehiscencia regular, pero se diferencian en la longitud y el ancho de la semilla, siendo mayores en *D. reburra*. Las semejanzas morfológicas entre estas dos especies son concordantes con su semejanza genética, pues *D. reburra* mostró ser la especie más cercana a *D. discolor*.

Por otro lado, la domesticación es un evento evolutivo influido por actividades humanas, donde además de los procesos biológicos implícitos se involucran factores asociados al comportamiento humano, que conscientemente o no de los resultados esperados, afectan la sobrevivencia y reproducción de las poblaciones de plantas (Bye, 1993). Además, las plantas en proceso de domesticación son genéticamente modificadas, y en consecuencia su comportamiento ecológico es alterado para adaptarlo al hábitat antropógena (De Wet, 1981; Harlan, 1992; Raamsdonk, 1993).

Los estudios de evolución de plantas cultivadas, tendentes a conocer el área y los procesos de domesticación, han recurrido a métodos derivados de diferentes disciplinas tales como taxonomía, arqueología, citología, fitogeografía y genética. En este contexto, los marcadores genéticos han sido utilizados para estudiar la variación genética de especies cultivadas, lo que ha permitido conocer los patrones evolutivos de las especies y el establecimiento del parentesco entre ellas (Zohary y Hopf, 1988), y a su vez conocer la identidad de las especies progenitoras (Harrison, 1991).

Aun cuando las distintas disciplinas de estudio han hecho importantes contribuciones al conocimiento de la evolución de plantas cultivadas, la definición del área de domesticación y la comprensión de los procesos responsables de las modificaciones ocurridas en muchas de ellas es aun motivo de controversia. Este parece ser el caso de *Datura metel*, cuyo origen es incierto, pues actualmente no se conocen poblaciones indudablemente silvestres de esta especie. Sin embargo, al conocerse las relaciones genéticas entre *D. metel* y las especies silvestres emparentadas, puede proponerse un esquema posible de su proceso evolutivo.

Un procedimiento general para conocer la relación genética entre especies silvestres y cultivadas es la comparación de sus frecuencias alélicas y niveles generales de polimorfismo. Se ha postulado que la especie cultivada y su presunto progenitor deben contener alelos comunes en la mayoría de los loci y, excepto unos pocos alelos raros, el taxon cultivado debe contener un subconjunto de los alelos presentes en el progenitor (Doebley, 1989). En el caso de las especies de *Datura* estudiadas, se encontró que *D. metel* tiene el mayor número de loci semejantes con

*D. inoxia* (11 loci), y luego con *D. lanosa* comparte nueve loci semejantes. Con el resto de las especies se presentan mayores diferencias en el número de loci. Esta evidencia comparativa inicial señala a *D. inoxia* como la especie más emparentada con *D. metel*, y a la vez que *D. discolor*, *D. pruinosa*, *D. kymatocarpa* y *D. reburra* dada su poca semejanza genética con *D. metel* es mucho menos probable que sean sus progenitores.

En concordancia con lo anterior, Oliver y Martínez-Zapater (1984), al examinar la variación genética en 13 loci isoenzimáticos de especies silvestres y cultivadas de papa, encontraron que *Solanum tuberosum* grupo Andigena tiene una constitución isoenzimática representada por una combinación de alelos de *S. stenotomum* y *S. sparsipilum*, lo cual apoyó la hipótesis de que una o ambas especies son las progenitoras de la primera.

De acuerdo con Doebley (1989), en un análisis estadístico multivariable de datos isoenzimáticos, es de esperarse que el presunto progenitor silvestre y la especie cultivada derivada de éste se agrupen en cercanía. En el caso de *Datura* en particular, es evidente que *D. inoxia* ( $D=0.037$ ) y *D. lanosa* ( $D=0.043$ ) son las especies genéticamente más semejantes a *D. metel*, pero de ambas, *D. inoxia* es la más cercana según se observó en el dendrograma de la Figura 3.2.

Estos resultados son relevantes si se comparan con los registrados por Gottlieb (1977), quien menciona que poblaciones de taxa coespecíficos son muy semejantes genéticamente (con una distancia genética media de 0.05), mientras que especies congénicas son significativamente diferentes ( $D=0.40$ ). Sin.

embargo, el mismo autor agrega que, en el caso de pares de especies ancestro-descendiente, como también de variantes silvestre-cultivado, la distancia genética tiende a ser mucho más pequeña.

Con base en estas consideraciones, los datos de distancia genética muestran una mayor semejanza genética entre *D. metel* y *D. inoxia* que la existente entre *D. metel* y el resto de las especies. Estos resultados son evidencia de una posible relación silvestre-cultivado, tal como la encontrada por McLeod *et al.* (1983). Estos autores, en un estudio evolutivo de *Capsicum* mediante datos isoenzimáticos transformados a distancia genética, comprobaron que *C. baccatum* var. *baccatum* es el progenitor silvestre más probable de la especie cultivada *C. baccatum* var. *pendulum*, a juzgar por el reducido valor de su distancia genética (0.02).

Sobre el origen de *D. metel*, debe mencionarse que los datos isoenzimáticos indicaron un parentesco cercano entre *D. metel*, *D. inoxia* y *D. lanosa*. Sin embargo, aun cuando estas dos últimas especies silvestres presentan diferentes niveles de semejanza morfológica y genética con *D. metel*, en un sentido estricto y con base en las evidencias obtenidas, no puede afirmarse que alguna de ellas sea el ancestro directo de *D. metel*; sin embargo, *D. inoxia* resulta el candidato más probable como progenitor de *D. metel*. Con todo, deben analizarse conjuntamente diferentes líneas de evidencia derivadas de datos taxonómicos, genéticos, ecológicos y fitogeográficos que permitan explicar esta relación entre taxon progenitor y cultivado. En primer lugar, desde un punto de vista taxonómico, el ancestro silvestre debe poseer esencialmente caracteres botánicos muy semejantes a la especie

cultivada (Ohnishi, 1998). En este sentido, los resultados del análisis fenético demostraron mayor semejanza entre las poblaciones de *D. metel* y *D. inoxia* que entre la primera y *D. lanosa*, lo cual se evidenció aun más en las poblaciones de *D. inoxia* de la península de Yucatán que se agruparon muy cerca de las poblaciones de *D. metel*. Aunado a lo anterior, los estudios sistemáticos conocidos sobre el género *Datura* mencionan la estrecha relación taxonómica entre *D. metel* y *D. inoxia*, al grado de que en varios de ellos han existido confusiones al identificarlas (Satina y Avery, 1959). Las diferencias más evidentes entre estos dos taxa son las relacionadas con las estructuras que, en *D. metel*, han estado sujetas a selección por el hombre, en razón de ser una planta cultivada como ornamental, como son la coloración y el número de verticilos de la corola y la reducción del número y longitud de las espinas del fruto.

De acuerdo con Ohnishi (1998), el progenitor de una planta cultivada debe tener la capacidad de cruzamiento con ésta y producir híbridos fértiles. En nuestro estudio, no efectuamos cruzamientos entre especies de *Datura* y no tenemos información de eventos de hibridación natural entre *D. metel* y *D. inoxia*. Sin embargo, mediante cruzamientos artificiales, Satina (1959b) logró producir híbridos con semilla viable entre los taxa mencionados; de hecho, en el amplio estudio de cruzamientos con todas las especies del género *Datura* reconocidas en esa época, *D. metel* sólo produjo híbridos con *D. inoxia* y con *D. meteloides*, la cual es ahora reconocida como *D. inoxia*. Aun cuando no existen informes de hibridación natural entre *D. metel* y *D. inoxia*, debe mencionarse que un factor primario para que esto

ocurra es la simpatria entre las especies involucradas. Al respecto, *D. metel* y *D. inoxia* son simpátricas en muchas áreas de su distribución, tanto en México como en las Antillas, Centroamérica y el norte de Sudamérica (Figura 3.3). En el sur y sureste de México, ambas especies crecen en cercanía en los solares o huertos de casas en áreas rurales, bajo condiciones ecológicas comunes para ambas. Desde luego que esta condición no es sinónimo de éxito en los cruzamientos, pues existen otros factores precigóticos o postcigóticos (Grant, 1989), que pueden condicionar dicho éxito. Sin embargo, *D. metel* y *D. lanosa* son alopátricas (Figura 3.3) y habitan en condiciones ecológicas diferentes, de ahí que no existan las condiciones primarias que puedan favorecer el cruzamiento natural entre ellas. Estos hechos son relevantes en el sentido de que, tal como lo señalan Zohary y Hopf (1988), los posibles progenitores de las plantas cultivadas deben ocupar áreas geográficas y condiciones ecológicas semejantes a las de las especies cultivadas. Con base en lo antes mencionado, *D. lanosa* tiene menor probabilidad de ser la especie progenitora silvestre de *D. metel*, lo cual aumenta la posibilidad de considerar a *D. inoxia* como el ancestro de esta especie.

## CONCLUSIONES

El análisis de las relaciones genéticas entre las especies de *Datura* sección *Dutra* permitió establecer la semejanza genética, en nivel de loci enzimáticos,



entre las especies estudiadas. En relación con los taxa silvestres del grupo, la especie cultivada *D. metel*, está genéticamente más relacionada con *D. inoxia* y algo menos con *D. lanosa*, a juzgar por el menor valor de distancia genética encontrado entre ellas. Con base en el análisis conjunto de datos morfológicos, genéticos y fitogeográficos, *D. inoxia* debe ser considerada como la más probable especie progenitora de *D. metel*.

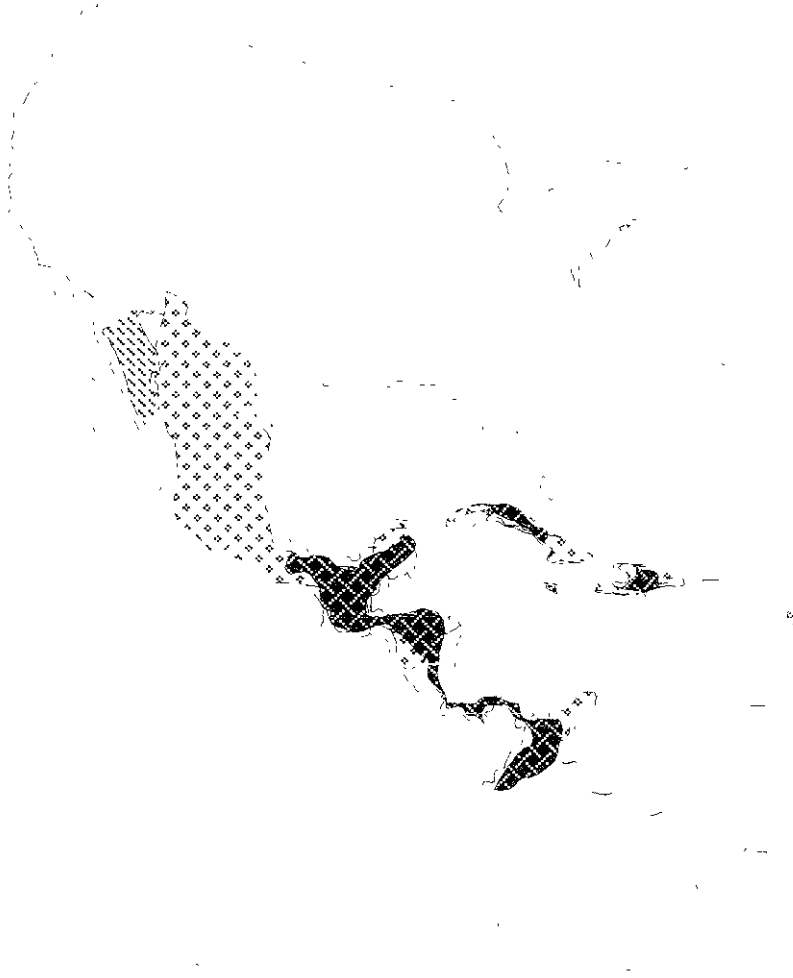





Figura 3.3 Mapa de distribución de las especies *D. inoxia* , *D. lanosa*  y *D. metel* . Los datos de la distribución geográfica de las especies consignadas se encuentran en una base de datos de CONABIO -Proyecto PO88, (Bye, 1996).

## CAPÍTULO 4

### ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE *Datura* SECCIÓN *Dutra*

#### RESUMEN

Se llevó a cabo un análisis cladístico de caracteres morfológicos entre las especies mexicanas de *Datura* sección *Dutra* con el propósito de generar una hipótesis de las relaciones de parentesco entre dichos taxa. Los taxa terminales de este estudio son *D. discolor*, *D. inoxia*, *D. kymatocarpa*, *D. lanosa*, *D. metel*, *D. pruinosa*, *D. reburra* y *D. wrightii*. Se seleccionaron 21 caracteres morfológicos que fueron polarizados por el método de comparación con el grupo externo, que para el caso se tomó al género *Brugmansia*, pues ha sido considerado como el grupo hermano de *Datura*. El análisis filogenético se realizó con el programa PAUP 3.1.

El análisis produjo dos árboles igualmente parsimoniosos con un índice de consistencia de 0.756. Ambos cladogramas mostraron la formación de dos ramas principales, una formada por los taxa perennes *D. inoxia*, *D. metel*, *D. wrightii* y *D. lanosa*, y otra por las anuales *D. discolor*, *D. kymatocarpa*, *D. pruinosa* y *D. reburra*. En el subgrupo de especies perennes, *D. inoxia* es el taxon hermano de *D. metel* y junto a ellas se ubica *D. wrightii*, mientras que *D. lanosa* es el taxon

basal del grupo. En el clado de las anuales, *D. discolor*, *D. kymatocarpa* y *D. pruinosa*, están estrechamente emparentadas, y *D. reburra* se ubica como el taxon basal de este conjunto. Los resultados demostraron que la sección *Dutra* es un grupo monofilético, en el cual, las herbáceas anuales presentan mayor número de caracteres avanzados respecto a las perennes.

Con base en los resultados se proponen dos áreas de evolución de las especies perennes, una ubicada en el sureste y Caribe mexicano, y otra en el noroeste de México y suroeste de Estados Unidos. Las anuales han evolucionado en la región de las costas del pacífico mexicano. *Datura inoxia* es la especie hermana de *D. metel*, lo cual apoya las consideraciones señaladas en capítulos anteriores, en el sentido de que *D. metel* se originó a partir de poblaciones silvestres de *D. inoxia*.

## INTRODUCCIÓN

La filogenia es la historia genealógica de un grupo de organismos y se refiere a la representación de las relaciones de parentesco entre un ancestro hipotético y sus descendientes (Radford, 1986). El patrón filogenético describe las relaciones ancestro-descendiente, así como las semejanzas y diferencias entre las especies, de manera que este patrón evolutivo explica el porqué de la aparición de nuevos linajes, así como la evolución de nuevas características (Sober, 1991).

La filogenética, también llamada cladística, es la rama de la sistemática concerniente a la reconstrucción de la filogenia o historia evolutiva de un grupo de individuos (Wiley, 1981; Radford, 1986; Eguiarte *et al.*, 1997). La cladística es el conjunto de conceptos y métodos para la determinación de patrones evolutivos ramificados y se basa en la teoría sobre la reconstrucción de la historia evolutiva. La idea básica del cladismo es la consideración de que las relaciones que permiten la cohesión entre organismos, y entre especies vivientes y extintas, son relaciones genealógicas (Llorente, 1989). Así, las relaciones pueden ser descubiertas al analizar la correspondencia entre los caracteres compartidos (homología filogenética) por dos organismos, debido a su descendencia a partir de un ancestro común (De Luna y Mishler, 1996). La cladística constituye una herramienta para la evaluación y comprensión de las relaciones filogenéticas entre las especies (Villaseñor y Dávila, 1992); para ello se deben analizar los caracteres en forma individual para tratar de encontrar caracteres representativos (homólogos y avanzados) y compartidos, que permitan hipotetizar la historia evolutiva del grupo y que definan las relaciones filogenéticas (Eguiarte *et al.*, 1997).

Los estudios filogenéticos parten de las siguientes premisas: a) que existe una historia genealógica única (árbol filogenético) para los organismos vivientes; y b) que la historia evolutiva de los taxa puede ser determinada por un análisis de los caracteres de esos taxa, y mediante la identificación de grupos monofiléticos que comparten uno o más estados de carácter derivados (Radford, 1986).

## Filogenia y clasificación biológica

Como disciplina de clasificación biológica, el cladismo intenta reconstruir el árbol genealógico de un grupo y explicar las divisiones de dicho árbol; así, la clasificación debe basarse en la historia evolutiva de los organismos, de ahí que el cladismo también se conoce como enfoque genealógico (Crisci y López, 1983). La idea básica del cladismo consiste en que la clasificación biológica debe expresar las relaciones filogenéticas con base en las ramificaciones del árbol genealógico, el cual es necesario reconstruir previamente a la clasificación (Crisci y López, 1983).

En el contexto de la clasificación biológica, la taxonomía filogenética es la disciplina concerniente a la representación de las relaciones filogenéticas, cuyo propósito es el de representar relaciones de descendencia común y la aplicación de un sistema nomenclatural (De Queiroz y Gauthier, 1992). Dado que las clasificaciones son útiles para organizar la información biológica de las especies, y también, que cada sistema de clasificación implica hipótesis particulares de relaciones filogenéticas entre los taxa así como sus orígenes, las clasificaciones son el marco histórico para interpretar los patrones de similitud entre taxa, sus interacciones ecológicas y su distribución geográfica (Mishler y De Luna, 1997).

El análisis de parsimonia es el método cladístico más usado (Radford, 1986; Villaseñor y Dávila, 1992; Brower *et al.*, 1996), el cual requiere de caracteres polimórficos e informativos. De los "n" árboles de relaciones filogenéticas que se generan con este método, el que mejor representa a la filogenia verdadera del

grupo es aquel árbol que requiere el menor número de cambios en los estados de los caracteres (Stuessy, 1990; Villaseñor y Dávila, 1992; Brower *et al.*, 1996; Eguiarte *et al.*, 1997).

### Importancia de los estudios filogenéticos

La reconstrucción de la historia evolutiva de las especies puede considerarse como un objetivo central en biología, pues la filogenia le da sentido y perspectiva a la información que generan las diferentes disciplinas biológicas (Eguiarte *et al.*, 1997).

El papel de la cladística en sistemática ha sido relevante, pues el enfoque cladista a ayudado a establecer que las clasificaciones puedan ser consideradas como hipótesis de parentesco entre organismos y ser examinadas en forma razonablemente rigurosa, lo cual le da consistencia a la taxonomía como disciplina científica (Stuessy, 1990). La cladística ofrece un procedimiento para construir filogenias por métodos objetivos y repetibles, que facilitan la discusión mediante una clara presentación de procedimientos y supuestos evolutivos (Funk y Stuessy, 1978; Stuessy, 1990). Por ello, se considera que los estudios filogenéticos constituyen un gran apoyo para la sistemática y la taxonomía, pues ayudan a resolver problemas de posición y de nomenclatura (Forey, 1992 citado por Eguiarte *et al.*, 1997). También, los estudios filogenéticos son una herramienta

básica en estudios ecológicos y evolutivos (Eguiarte *et al.*, 1997), pues mediante la reconstrucción de la filogenia puede establecerse el parentesco entre especies y además es posible trazar la historia biogeográfica de un grupo de taxa (Radford, 1986; Stevens, 1991). Las filogenias explícitas como resultado de un estudio cladístico proporcionan una base crítica para la clasificación, así como para estudios de especiación, biogeografía y ecología (Mishler y De Luna, 1997). En los estudios con fines de conservación de la biodiversidad se requiere no sólo dar nombres a las especies, sino conocer las relaciones de parentesco entre los grupos para incrementar el conocimiento de sus procesos evolutivos y de su biogeografía; así, cuando los estudios filogenéticos sean la base fundamental en la taxonomía, se proporcionarán los elementos para preservar al máximo la diversidad genética, morfológica y ecológica (Mishler y De Luna, 1997).

La metodología cladista ha sido empleada en numerosas investigaciones y en diversos grupos taxonómicos; de los cuales sólo mencionaremos algunos de los trabajos efectuados en solanáceas para resaltar la importancia de la cladística en estudios sistemáticos y evolutivos mediante el uso de caracteres morfológicos y genéticos. Como ejemplos de estudios cladísticos con caracteres morfológicos puede mencionarse el de Bernardello y Chiang-Cabrera (1998) en el género *Lycium*. En otros estudios cladísticos se han conjuntado datos morfológicos y genéticos como en el de Whalen y Caruso (1983) en *Solanum* sección *Lasiocarpa*. En muchos estudios cladísticos se han empleado sitios de restricción de ADN de cloroplastos como caracteres para reconstruir la filogenia de un determinado grupo de estudio, entre tales investigaciones pueden mencionarse



los trabajos de Olmstead y Palmer (1992) y Spooner *et al.*, (1993), en Solanáceas. Todos estos estudios resaltan la importancia de los análisis cladísticos para entender el parentesco y la evolución de las especies.

La reconstrucción de la historia filogenética frecuentemente proporciona las bases para conclusiones relacionadas con la evolución y biogeografía de grupos taxonómicos. Por ello, en este estudio se usaron los resultados de un análisis morfológico para hipotetizar el patrón de divergencia filogenética y la monofilia de las especies de *Datura* sección *Dutra*.

En México, el género *Datura* sección *Dutra* está representado por ocho especies: *D. discolor*, *D. inoxia*, *D. kymatocarpa*, *D. lanosa*, *D. metel*, *D. pruinosa*, *D. reburra* y *D. wrightii*. Estas especies, como grupo, se distribuyen en la mayor parte del territorio nacional, en diversas condiciones ecológicas. También son de importancia económica como fuente de alcaloides, por sus propiedades medicinales y la particularidad de *D. metel* como especie cultivada para propósitos ornamentales. A pesar de la información existente sobre los taxa de la sección *Dutra* y de las hipótesis que han sido formuladas respecto sus relaciones (Satina y Avery, 1959; Symon y Haegi, 1991), existe aún incertidumbre acerca de la genealogía de algunas especies; tal es el caso de *Datura metel*, cuyos progenitores se desconocen por carecerse de información sobre poblaciones propiamente silvestres de esta especie.

Dado que en *Datura* se desconoce la existencia de trabajos relacionados con la filogenia del grupo, en este estudio se pretende generar una hipótesis de las

relaciones de parentesco entre los taxa de la sección *Dutra* de *Datura*, con base en un análisis cladístico de caracteres morfológicos, y aportar información acerca de la domesticación y evolución de *D. metel*.

## OBJETIVOS

- 1) Proponer un esquema de la relación filogenética de las especies de la sección *Dutra* de *Datura*.
- 2) Conocer el parentesco de *Datura metel* con las especies silvestres del grupo y aportar información sobre el probable origen de esta especie

## MÉTODO

En concordancia con los procedimientos seguidos en los análisis fenéticos e isoenzimáticos tratados en capítulos anteriores, en el presente estudio filogenético se incluyeron las especies de *Datura* sección *Dutra* encontradas principalmente en México. Así, los taxa terminales de este estudio son *D. discolor*, *D. inoxia*, *D. kymatocarpa*, *D. lanosa*, *D. metel*, *D. pruinosa*, *D. reburra* y *D. wrightii*. Se seleccionaron 21 caracteres morfológicos para el análisis cladístico (Cuadro 4.1), de los cuales 17 son cualitativos y cuatro son cuantitativos continuos. Los

cualitativos incluyen nueve caracteres doble estado y ocho multiestado

Los estados de los caracteres cuantitativos continuos (6, 8, 12 y 16) se delimitaron con base en Stevens (1991). Así, primeramente se ordenaron los promedios de esos atributos para cada taxa terminal y, luego, aquellos que presentaron valores cercanos formaron un conjunto a los que se les asignó un mismo código (0,1,2 o 3). Las evidentes discontinuidades en los promedios fueron la base para establecer los códigos de los estado de caracter.

Los estados de caracteres fueron polarizados por el método de comparación con el grupo externo (Watrous y Wheeler, 1981). En este caso se eligió a *Brugmansia* como grupo externo, pues Olmstead y Palmer (1992) claramente lo identificaron como el grupo hermano de *Datura* y también porque posee algunas características consideradas más primitivas, como son el hábito arborescente, el ovario bilocular y la alogamia obligatoria (Lockwood, 1973).

Los caracteres incluidos en el análisis cladístico fueron recopilados de especímenes herborizados y de plantas recolectadas en condiciones naturales; los caracteres de anatomía de semillas (caracteres 16, 17, 18 y 21) fueron tomados del trabajo en preparación efectuado por la Biól. Lourdes Carmona en relación con la anatomía de semillas del género *Datura*. Los 21 caracteres fueron derivados de morfología foliar, floral, de frutos y semillas más el hábito de la planta. La matriz de datos de nueve taxa terminales (con el grupo externo) y 21 caracteres se presenta en el cuadro 4.2. El análisis cladístico se realizó con el programa PAUP versión 3.1 (Swofford, 1993) mediante el algoritmo de Wagner (Farris, 1970). De acuerdo con Villaseñor y Dávila (1992), el programa PAUP

presenta varias características que lo hacen recomendable en estudios cladísticos, como son: a) permite el uso de caracteres con más de dos estados; b) no impone restricción a las reversiones; c) no presupone la dirección de cambio de los estados de caracteres, pues considera todas las series de transformaciones como igualmente posibles; y d) acepta la polarización de los caracteres con base en la comparación con grupos externos. En este trabajo, los árboles filogenéticos fueron generados con el uso de la opción EXHAUSTIVE, dado el tamaño de la matriz de datos. También se aplicó el procedimiento BOOTSTRAP (Felsenstein, 1985) para proporcionar una medida de respaldo para los clados identificados en los cladogramas.

Cuadro 4.1. Caracteres y sus estados usados en el análisis cladístico de *Datura* sección *Dutra*, con *Brugmansia* como grupo externo.

1. Forma de vida	0= arbórea 1= herbácea perenne 2= herbácea anual
2. Raíz	0= engrosada 1= simple
3. Forma de la hoja	0= ovada 1= trulada
4. Margen de la hoja	0= entero 1= dentado
5. Pubescencia de la hoja	0= glabra o glabrada 1= pilosa 2= lanada
6. Longitud del cáliz	0= 8-12 cm 1= menos de 5 cm
7. nervadura del cáliz	0= no pronunciada 1= pronunciada
8. Longitud de la corola	0= 25-30 cm 1= 15-20 cm 2= 10-15 cm 3= menos de 10 cm
9. Limbo de la corola	0= acumen mayor al interacumen 1= acumen aproximadamente igual al interacumen 2= acumen menor al interacumen
10. Color de la garganta de la corola	0= blanca 1= pigmentada de azul

Cuadro 4.1. Continuación

11. Forma de la corola	0= hipocrateriforme 1= infundibuliforme 2= campanulada
12. Longitud de anteras	0= 30-35 mm 1= 10-16 mm 2= menos de 10 mm
13. Dehiscencia del fruto	0= indehiscente 1= irregular 2= regular
14. Cáliz del fruto	0= ausente 1= normal 2= reflexo
15. Pseudoseptum del fruto	0= de mayor tamaño que el septum 1= de igual tamaño que el septum
16. Longitud de la semilla	0= más de 5 mm 1= entre 4-5 mm 2= menos de 4 mm
17. Color de la semilla	0= negro 1= castaño oscuro 2= castaño pardo 3= amarillo pálido
18. Lóbulos de la testa de la semilla	0= poco definidos 1= bien definidos 2= ausentes
19. Reborde alrededor de la taza del hilo	0= presente 1= ausente

Cuadro 4.1. Continuación

20. Depresión lateral de la semilla	0= ausente 1= presente
21. Reticulos en la testa de la semilla	0= ausente 1= presente

Cuadro 4.2. Matriz de caracteres para el análisis cladístico de *Datura* sección *Dutra*

Taxa	Caracteres																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Terminales																					
<i>Brugmansia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	2	0	0	0	0
<i>D. discolor</i>	2	1	1	1	1	0	1	2	2	1	0	2	2	2	0	2	0	2	0	1	1
<i>D. inoxia</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>D. kymatocarpa</i>	2	1	1	1	0	1	0	3	2	1	0	2	2	2	0	1	3	0	0	0	0
<i>D. lanosa</i>	1	0	0	0	2	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0
<i>D. metel</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>D. pruinosa</i>	2	1	1	1	1	1	0	3	1	1	0	2	2	1	1	2	3	2	1	1	1
<i>D. reburra</i>	2	1	0	1	0	1	1	3	1	0	0	2	2	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>D. wrightii</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0

## RESULTADOS

El análisis cladístico de los 21 caracteres morfológicos para los taxa analizados, incluso el grupo externo, produjo dos árboles igualmente parsimoniosos, cada uno con una longitud de 45 pasos, un índice de consistencia de 0.756 y un índice de retención de 0.750 (Figuras 4.1 y 4.2).

Para ambos árboles podemos destacar que el análisis mostró la formación de dos ramas principales. Una rama, moderadamente respaldada (77%), formada por las especies herbáceas perennes *D. inoxia*, *D. metel*, *D. lanosa* y *D. wrightii*, y otra rama bien fundamentada (84%) con las especies herbáceas anuales, como son *D. discolor*, *D. pruinosa*, *D. kymatocarpa* y *D. reburra*. En la subsecuente ramificación de cada uno de los grupos mencionados se observa que, en el de las especies perennes, *D. inoxia* forma un clado con *D. metel* (con soporte de 57%), que *D. wrightii* se relaciona con estas dos especies, mientras que *D. lanosa* se ubica en la base de esta rama en ambos cladogramas. En el grupo de las especies anuales, se observa que los dos cladogramas presentan conformación similar, con la única diferencia de que, en uno de ellos, *D. discolor* se une a *D. kymatocarpa* y, en el otro, dicha especie se une con *D. pruinosa*. El valor del soporte de este clado es alto (90%). En la base de esta rama y en ambos cladogramas siempre se encuentra *D. reburra*.

El árbol de consenso estricto (Figura 4.3) demostró que los dos cladogramas producto del análisis de parsimonia concuerdan en los siguientes aspectos: 1) la



sección *Dutra* de *Datura* es un grupo monofilético; 2) las especies anuales de la sección *Dutra* de *Datura* por un lado, y las herbáceas perennes, por otro lado, constituyen sendos grupos monofiléticos.

El árbol de consenso apoya fuertemente la relación de parentesco entre las especies como se indicó previamente. El grupo de las herbáceas perennes está unido principalmente por dos sinapomorfias definidas por los caracteres 11 (forma de la corola infundibuliforme en *D. inoxia* y *D. metel*, y campanulada en *D. wrightii* y *D. lanosa*) y 16 (semillas con una longitud de 4-5 mm). Por otro lado, el conjunto formado por *D. inoxia*-*D. metel*-*D. wrightii* se une por el carácter 15 (pseudosepto del fruto más largo que el septo), aunque es un carácter encontrado también en un grupo de especies anuales. *Datura inoxia* y *D. metel* comparten la sinapomorfia debida al carácter 11 (corola infundibuliforme) y 19 (ausencia de rebordes alrededor de la taza del hilo); el carácter 19 también se presenta en *D. pruinosa*.

Las especies anuales comparten varias sinapomorfias definidas por los caracteres 1 (forma de vida anual), 2 (raíz simple), 4 (margen dentado de la hoja), 6 (cáliz menor de 5 cm), 8 (corola menor de 10 cm), 9 (el acumen de los pétalos de la corola igual al interacumen), 12 (anteras menores de 10 mm de longitud) y 13 (fruto con dehiscencia regular). Después de la diferenciación de *D. reburra*, el grupo formado por *D. discolor*-*D. kymatocarpa*-*D. pruinosa*, comparte varias sinapomorfias determinadas por los caracteres 3 (hojas truladas), 10 (garganta de la corola pigmentada de azul) y 18 (ausencia de lóbulos en la testa de la semilla). En seguida, *D. discolor* y *D. kymatocarpa* aparecen como especies hermanas al

compartir dos sinapomorfias definidas por los caracteres 9 (limbo de la corola con el acumen de menor longitud que el interacumen) y 14 (cáliz del fruto reflexo). Por su parte, *D. discolor* presenta una autapomorfia producto del carácter 8 (corola con 15-20 cm de longitud). La sección *Dutra* de *Datura* es un grupo monofilético sustentado en las sinapomorfias siguientes: forma de vida herbácea (1), corola menor de 20 cm de longitud (8), anteras hasta 16 mm de longitud (12), fruto dehiscente (13), presencia de cáliz en el fruto ya sea normal o reflexo (14), y presencia de lóbulos en la testa de la semilla (18).

La Figura 4.4 muestra la distribución de las especies de la sección *Dutra*; en ella se observa que *D. reburra*, *D. kymatocarpa*, *D. pruinosa*, *D. lanosa* y *D. wrightii*, presentan distribución restringida en México. *Datura reburra* es endémica de Sinaloa, en las inmediaciones de Culiacán. *Datura kymatocarpa* está restringida a la cuenca del río Balsas, principalmente de Guerrero y Michoacán. *Datura lanosa* es endémica del noroeste de México, en los estados de Sonora y Sinaloa, mientras que *Datura wrightii*, en México sólo es conocida en el extremo noroeste del país, principalmente en Baja California. *Datura metel* tiene una distribución más amplia, que incluye la franja costera del Golfo de México, desde Veracruz hasta Yucatán, zonas del Caribe mexicano en Quintana Roo y prosigue por el istmo de Tehuantepec hasta las costas de Oaxaca. *Datura inoxia* tiene una distribución amplia en México, que abarca desde el centro-norte hacia el sur y sureste del país. *Datura discolor* se distribuye principalmente en ambas costas de México y en el sur del país.

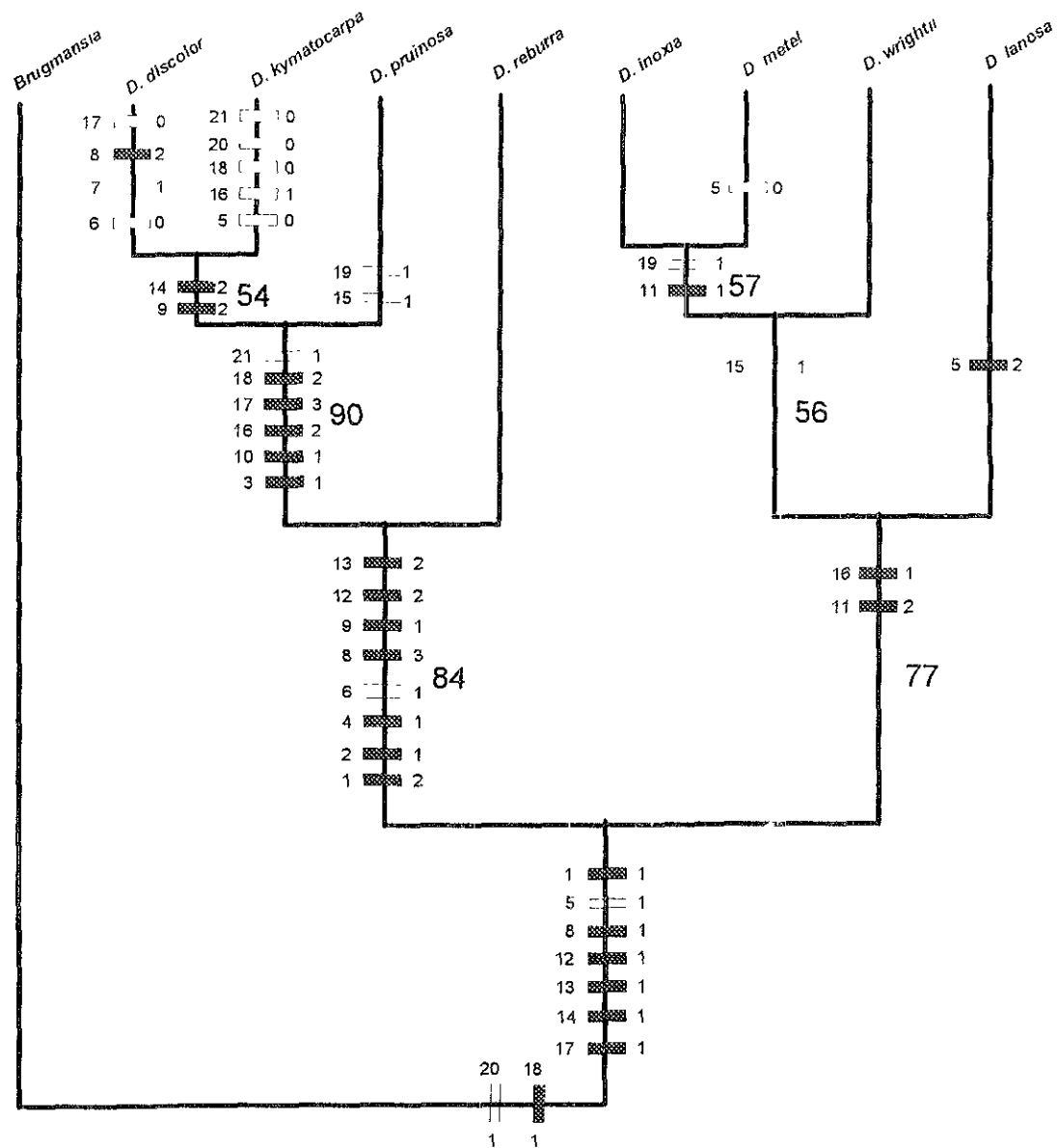


Figura 4.1. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas de las especies de *Datura* sección *Dutra* y *Brugmansia*. Los rectángulos oscuros indican sinapomorfías, las líneas paralelas caracteres homoplásicos y los rectángulos blancos representan reversiones. Los números de la izquierda se refieren a los caracteres del cuadro 4.1 y los de la derecha a los cambios en los estados de los caracteres. Índice de consistencia=0.756. Los valores de soporte de los clados se muestran a la derecha de la respectiva rama.

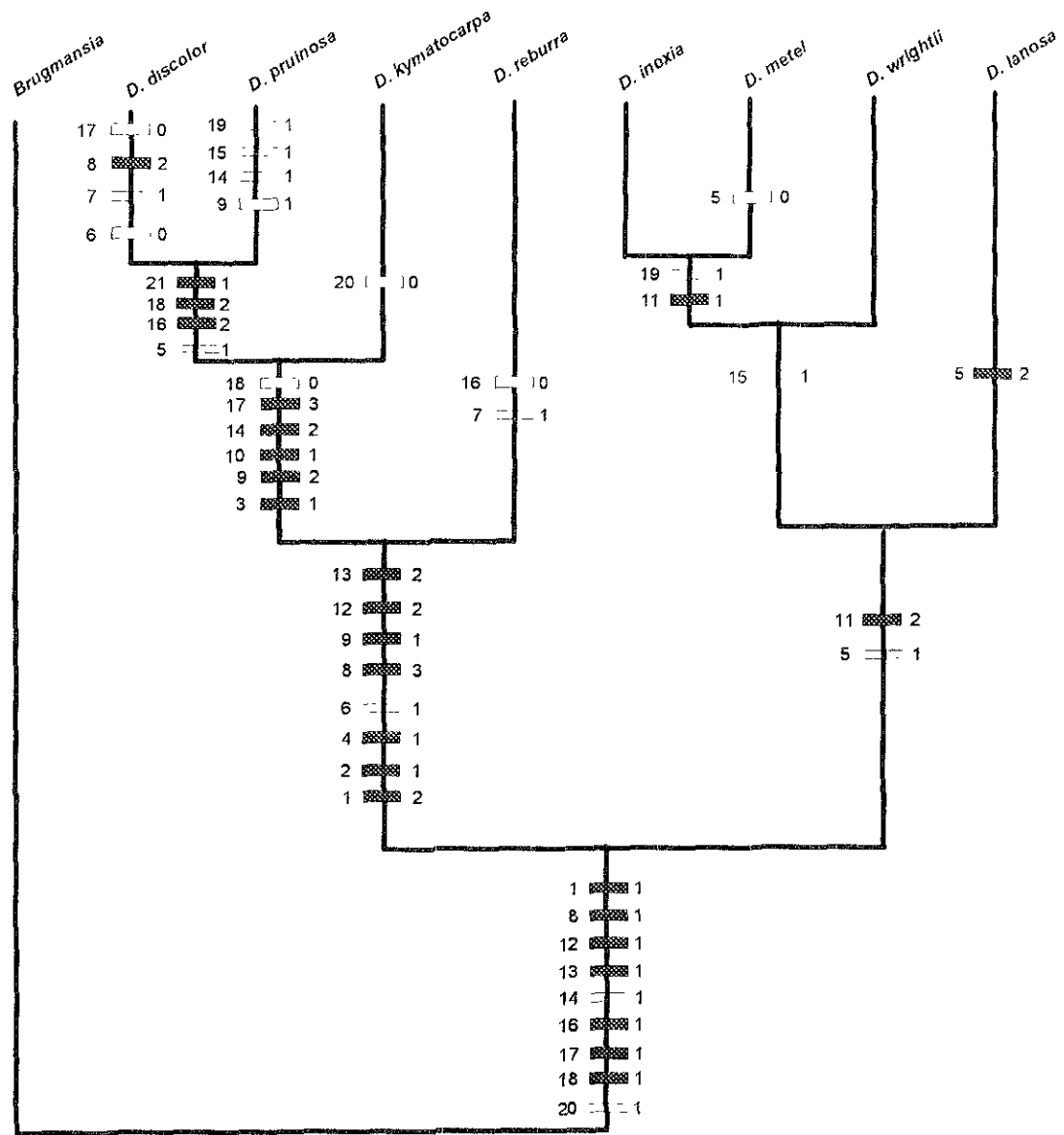


Figura 4.2 Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas de las especies de *Datura* sección *Dutra* y *Brugmansia*. Los rectángulos oscuros indican sinapomorfias, las líneas paralelas caracteres homoplasicos y los rectángulos blancos representan reversiones. Los números de la izquierda se refieren a los caracteres del cuadro 4.1 y los de la derecha a los cambios en los estados de los caracteres. Índice de consistencia=0.756

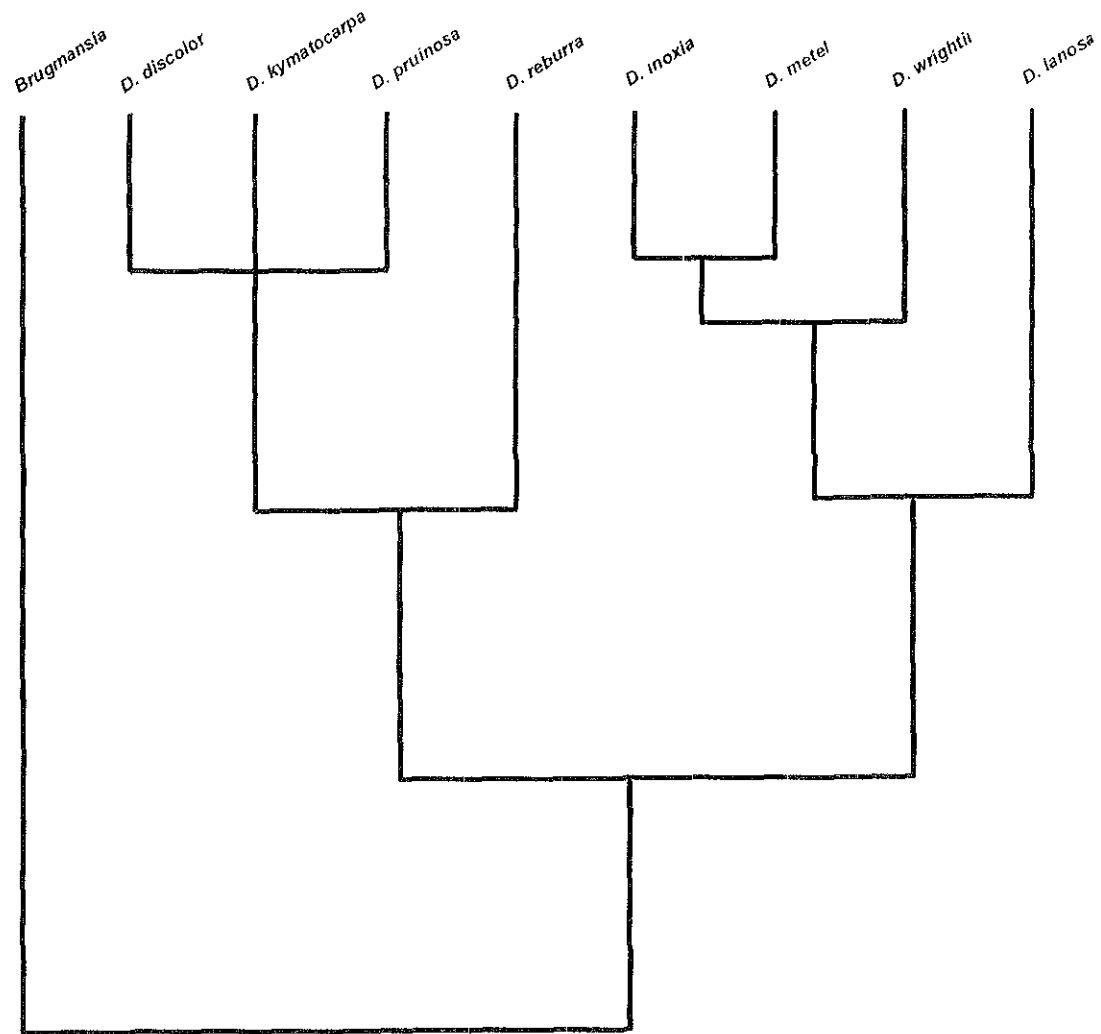


Figura 4.3. Árbol de consenso estricto para los dos cladogramas igualmente parsimoniosos, derivados del análisis de 21 caracteres morfológicos en las especies de *Datura* sección *Dutra*, y *Brugmansia* como grupo externo.



Figura 4.4. Mapa de distribución de las especies de *Datura* sección *Dutra*, en el continente americano. A: Distribución de las especies anuales, *D. discolor* [horizontal lines], *D. kymatocarpa* [vertical lines], *D. pruinosa* [dotted] y *D. reburra* [grid]. B: Distribución de las especies perennes, *D. inoxia* [crosses], *D. lanosa* [diagonal lines], *D. metel* [solid black] y *D. wrightii* [wavy lines]. Los datos de la distribución geográfica de las especies consignadas se encuentran en una base de datos de CONABIO -Proyecto PO88, (Bye, 1996).

## DISCUSIÓN

En los cladogramas derivados del presente estudio, las especies herbáceas anuales de la sección *Dutra* de *Datura* aparecen como el grupo con el mayor número de caracteres derivados; a la vez, el grupo de herbáceas perennes aparece separado del anterior. La posición de los taxa no varió en los dos cladogramas; en ambos se presentó constantemente la relación entre *D. inoxia* - *D. metel*-*D. wrightii*-*D. lanosa*. Por lo anterior y dada la consistencia de las relaciones mostradas por las especies anuales y la ubicación invariable de las perennes en los cladogramas, similar al cladograma mostrado por el árbol de consenso estricto (Figura 4.3), el cladograma de la Figura 4.1 parece la mejor hipótesis de las relaciones filogenéticas de la sección *Dutra* de *Datura*.

El árbol de consenso es congruente con la taxonomía convencional de las especies, con pocas variaciones. El clado formado por *D. inoxia*-*D. metel* es consistente con la semejanza mostrada en los análisis fenético y genético presentados en los capítulos anteriores de esta tesis. También, dicha relación es congruente con los resultados citogenéticos y de hibridación de Satina (1959b), en el sentido de que *D. metel* sólo produjo híbridos fértiles con *D. inoxia*. *Datura lanosa* y *D. wrightii* son muy semejantes entre sí y están estrechamente relacionadas con *D. inoxia*, tanto morfológica como citogenéticamente (Palomino *et al.*, 1988; Bye *et al.*, 1991), lo cual concuerda con su ubicación en un mismo grupo y ratifica su parentesco. La estrecha relación entre *D. discolor*, *D.*

*kymatocarpa* y *D. pruinosa*, tal como lo han señalado Hammer *et al.* (1983), queda evidenciado en este análisis cladístico. Por otro lado, a diferencia de lo mencionado por estos autores, consideramos que *D. reburra* más que un sinónimo de *D. discolor* es una especie distinta. *Datura kymatocarpa*, no obstante ser especie hermana de *D. discolor*, presenta diferencias notables con el resto de las especies anuales, principalmente en las características de la semilla (Barclay, 1959). Por su parte, *D. reburra* se diferencia de *D. discolor* por el mayor tamaño de sus semillas, su fruto puberulento y flores más pequeñas; por lo anterior, *D. reburra* merece reconocimiento como especie.

La mayor proporción de caracteres derivados mostrada por los taxa anuales es probablemente debida a su adaptación, por eventos de colonización, a diferentes condiciones de hábitat, como lo han sugerido Helenurm y Ganders (1985). Por el contrario, en las especies de *Datura* que ocupan hábitats semejantes donde ha habido poca presión del ambiente para cambios morfológicos, posiblemente la divergencia entre ellas ha ocurrido por otro tipo de factores. Este puede ser el caso de las poblaciones de *D. inoxia* y *D. metel* de las regiones cálidas húmedas del sur y sureste de México, donde las condiciones climáticas de su área son relativamente estables, por lo que posiblemente la divergencia morfológica entre ellas es debida más bien a procesos de selección artificial en las características de interés humano. En el caso de *D. metel*, las principales diferencias con *D. inoxia* son las modificaciones que ha sufrido en el tamaño, el color y la forma de la corola, que es el órgano de importancia



ornamental.

La evidente alopatría entre los taxa perennes de la sección *Dutra*, principalmente *D. lanosa* y *D. wrightii* del noroeste de México y suroeste de Estados Unidos con respecto a *D. inoxia* y *D. metel* del sureste de México, Centroamérica y el Caribe, es consistente con la propuesta de Lockwood (1973), de que el suroeste de los Estados Unidos de Norteamérica es un centro de origen y evolución de especies de *Datura* donde, en la era terciaria, estas especies sufrieron una rápida radiación adaptativa en respuesta al advenimiento de condiciones áridas.

Con base en el análisis filogenético del grupo, se propone la siguiente hipótesis de evolución de la sección *Dutra*. Una rama que incluye a las especies perennes y, dentro de ésta, un grupo originado en las regiones cálido húmedas de México y Centroamérica a partir de un ancestro de hábito bienal o perenne semejante al de *D. inoxia*. Como se observa en los cladogramas, *D. metel* está muy estrechamente emparentada con *D. inoxia*, de la cual se diferencia básicamente por la pubescencia y caracteres florales externos. Así, algunas poblaciones de *D. inoxia* posiblemente sufrieron mutaciones visibles en caracteres florales, consistentes en corolas "raras" (verticilos en dos o tres niveles) atractivas para los pobladores, quienes mediante tolerancia y auspicio (sexual y asexual), han desarrollado poblaciones de plantas cultivadas que corresponden con lo que ahora conocemos como *D. metel*. Esta hipótesis se ve apoyada por la estrecha semejanza morfológica y genética entre ambas especies, ya mencionada en los

capítulos 2 y 3 de esta tesis y por el hecho de que ambas aparecen como especies hermanas en el presente análisis filogenético. Lo anterior concuerda con lo observado por Colunga-García M. (1998) y Colunga-García M. *et al.* (1999), cuando analizaron el origen y evolución del henequén (*Agave fourcroydes* Lem.), quienes concluyeron que el ecotipo silvestre de la selva mediana subcaducifolia originó a las variantes cultivadas *Sac ki* y *Yaax ki*, pues se ubicaron como grupos hermanos en sus análisis filogenéticos.

El origen de las especies herbáceas anuales parece haberse dado en las costas de México, a juzgar por los patrones de distribución de las especies. *Datura reburra* es una especie endémica de la planicie de Sinaloa. *Datura kymatocarpa* se encuentra principalmente en las zonas cálido secas de Michoacán y Guerrero, en la cuenca del río Balsas. Esta región, de acuerdo con Leopold (1950), es una cuenca interior separada del mar por montañas hacia todos lados, que al parecer representa una área de endemismos semejante a una isla, probablemente bajo condiciones climáticas estables.

Los grupos de especies hermanas definidos en los cladogramas presentan congruencia con su distribución geográfica, como se ilustra en la Figura 4.4. Así, *Datura inoxia*, una de las especies con área más amplia, cuya distribución abarca desde el centro hacia el sur y sureste de México, prolongándose por Centroamérica y las Antillas, comparte un ancestro común con *D. metel*, cuya distribución es muy semejante a la mostrada por *D. inoxia*, pues comprende el sur y sureste de México, Centroamérica, las Antillas y parte de Sudamérica. Ambas

especies conforman un clado que probablemente tuvo su origen en las regiones tropicales del sureste de México o en el Caribe, de donde *D. inoxia* ha extendido su área de distribución hasta las zonas secas del centro norte de México.

Uno de los objetivos de este estudio es conocer el parentesco de *D. metel* y elaborar una hipótesis de su probable origen y evolución como planta cultivada. Con base en los resultados podemos considerar, por un lado, que cualquiera de las especies herbáceas anuales estudiadas dista mucho de ser considerada como el ancestro directo de *D. metel*, y que el probable progenitor debe reunir características encontradas en el subgrupo de las herbáceas perennes. En este sentido, debemos conjuntar las evidencias provenientes del análisis cladístico con los patrones fitogeográficos de las especies para proponer un esquema apropiado del posible origen y evolución de *D. metel*. Así, con base en las evidencias mencionadas en capítulos anteriores, la especie más cercana tanto morfológica, como genéticamente a *D. metel*, es *D. inoxia*; asimismo, ambas especies muestran patrones de distribución simpátricos en la mayor parte de su distribución en México, condiciones que, de acuerdo con Ohnishi (1998) y Ohnishi y Matsuoka (1996), debe reunir un probable progenitor silvestre de una especie cultivada. Por lo anterior, es razonable considerar que, dado que *D. inoxia* y *D. metel* comparten un ancestro común, probablemente *D. metel* sea un conjunto de poblaciones derivadas por selección artificial a partir de poblaciones silvestres de *D. inoxia*.

## CONCLUSIONES

El análisis cladístico permitió establecer que la sección *Dutra* de *Datura* es un grupo monofilético sustentado por varias sinapomorfias. En la sección *Dutra* existen dos principales linajes de especies: uno formado por las especies perennes *D. inoxia*, *D. metel*, *D. wrightii* y *D. lanosa*, y otro constituido por las especies anuales *D. discolor*, *D. kymatocarpa*, *D. pruinosa* y *D. reburra*. Las especies perennes han evolucionado en áreas disyuntas, una en el sur-sureste de México y otra en el noroeste de México. Las especies anuales presentan un mayor número de caracteres avanzados dentro de la sección *Dutra*. Con base en el análisis cladístico, *D. inoxia* y *D. metel* son especies hermanas por lo que muy probablemente ésta última se originó como planta cultivada a partir de poblaciones silvestres de *D. inoxia*.

## DISCUSIÓN y CONCLUSIONES GENERALES

La carencia de registros arqueológicos y el desconocimiento de poblaciones propiamente silvestres de *Datura metel* dificulta el conocimiento sobre la domesticación de esta especie. Sin embargo, con la combinación de evidencias morfológicas, genéticas, fitogeográficas y del parentesco con parientes silvestres, es posible proponer su origen, así como explicar las tendencias evolutivas de este taxon bajo domesticación.

El análisis fenético permitió discernir que *D. inoxia* y *D. lanosa* son las especies silvestres morfológicamente más parecidas a *D. metel*, y que de ellas *D. inoxia* es la más cercana, pues algunas poblaciones de esta especie, encontradas en la península de Yucatán, se agrupan estrechamente con *D. metel*. Con base en la morfología, se puede postular que *D. metel* ha evolucionado como planta ornamental, en cuyo proceso de domesticación ha adquirido modificaciones morfológicas por selección artificial, como son la variación en el color y la disposición en dos o tres verticilos de la corola, la reducción en el tamaño y número de espinas del fruto, el carácter glabro a glabrescente de la planta en general y el tallo semileñoso y de color verde o rojizo.

El análisis de variación genética permitió conocer que *D. inoxia* y *D. lanosa* son las especies genéticamente más relacionadas con *D. metel*, dados sus menores valores de distancia genética. Sin embargo, en sentido estricto, *D. inoxia* resultó más cercana a *D. metel* pero las distancias genéticas encontradas no

permiten aseverar que alguna de ellas deba ser considerada indiscutiblemente como el progenitor silvestre de *D. metel*.

El análisis cladístico de las especies de la sección *Dutra* estudiadas ratifica el cercano parentesco entre *D. metel* y *D. inoxia*, pues comparten un mismo ancestro y se agrupan como especies hermanas. Sin embargo, los relativamente medianos o bajos valores de soporte del cladograma señalan la necesidad de incrementar el número de caracteres morfológicos, para aclarar mejor la relación filogenética de este grupo y las otras especies de *Datura*. Por otro lado, serán necesarios análisis filogenéticos de este grupo basados en datos moleculares, para incrementar la información generada en este trabajo, pues posiblemente produzcan cladogramas más robustos que complementen la historia genealógica de las especies de *Datura*. Por lo anterior, consideramos que el uso de métodos alternos, derivados de datos morfológicos y moleculares, y la combinación de los mismos, como en el caso de Whalen y Caruso (1983), junto con un mayor muestreo de poblaciones de *D. metel* y *D. inoxia* de Centroamérica y de las Antillas, posiblemente produzca resultados más precisos, pues, de acuerdo con Avise (1994) los estudios con marcadores moleculares serán más eficientes cuando sean empleados para analizar problemas de la historia natural y evolución de los organismos y sean un complemento de la información derivada de otras fuentes de datos. Los estudios que incorporan ambos tipos de datos -morfológicos y genéticos- pueden proporcionar mejores descripciones e interpretaciones de la diversidad biológica (Moritz y Hillis, 1996). En general se debe buscar la técnica

adecuada para cada caso de estudio en particular y no pensar que alguna técnica es superior bajo cualquier circunstancia de estudio; por ello, todos los enfoques proporcionan datos interesantes e importantes para interpretar la biodiversidad y la evolución, y sólo mediante la combinación de datos recabados de distintas técnicas será posible obtener una visión más amplia de los mecanismos de la evolución (Hillis *et al.*, 1996).

Así, la explicación acerca del origen de *D. metel* debe incluir un análisis conjunto de los datos morfológicos y genéticos a la par con la fitogeografía de las especies en cuestión. Aun cuando *D. lanosa* resultó morfológica y genéticamente cercana a *D. metel*, debe decirse también que siempre lo fue en un menor nivel de semejanza morfológica y mayor distancia genética que *D. inoxia*. Aunado a lo anterior, desde un punto de vista fitogeográfico, *D. lanosa*, por ser endémica del noroeste de México, tiene una distribución alopátrica respecto a *D. metel*, cuya distribución en México comprende el sur y sureste del país. Por otro lado, *D. inoxia* presenta una distribución simpátrica con *D. metel* en muchas áreas de su distribución, no sólo en México, sino también en Centroamérica y las islas del Caribe.

Los patrones fitogeográficos de las especies dan indicios de las relaciones entre ellas, pues ha sido demostrado que especies estrechamente relacionadas, morfológica y genéticamente, tienden a presentar distribuciones más semejantes que aquellas especies más diferentes o con parentesco menos estrecho. Esto ha sugerido que las características intrínsecas de los organismos, heredadas de sus

ancestros, determinan las interacciones ecológicas que limitan su distribución geográfica (Brown *et al.*, 1996). Estos hechos son importantes al considerar el origen de *D. metel* y su relación con las otras especies estudiadas, y posiblemente explican: a) la menor semejanza morfológica y genética de esta especie con *D. wrightii*, *D. reburra*, *D. kymatocarpa*, *D. pruinosa*, *D. discolor* y *D. lanosa*, con las cuales *D. metel* tiene una distribución alopátrica o menor simpatría; y b) su mayor semejanza con *D. inoxia*, con la cual es ampliamente simpátrica.

El análisis morfológico mostró a *D. inoxia* como la especie más semejante a *D. metel*, aun cuando *D. lanosa* se ubica cercana del grupo formado por las dos primeras. Pero la evidencia fitogeográfica separa completamente a *D. lanosa* de *D. metel*, pues la primera se encuentra únicamente en el noroeste de México, bajo condiciones climáticas diferentes a las del sureste de México. Genéticamente, *D. metel* está más relacionada con *D. inoxia*, tal como lo demostraron los resultados. En los análisis morfológicos, genéticos y fitogeográfico, *D. metel* apareció como más semejante a *D. inoxia*, lo cual es indicio de su estrecha relación. Esto concuerda con lo encontrado por Lester y Niakan (1986) y Lester *et al.* (1986) para las especies *Solanum aethiopicum* (cultivada) y su progenitor silvestre *S. anguivi*, las cuales son morfológica y genéticamente muy relacionadas y ampliamente simpátricas en su distribución. Con lo anterior queda de manifiesto el importante papel de la fitogeografía, junto con los análisis de parentesco y semejanza genética entre especies cultivadas y silvestres, para explicar los patrones evolutivos bajo domesticación de las especies cultivadas. Con base en



las evidencias conjuntas aquí mostradas, se puede postular que *D. metel* se originó a partir de poblaciones silvestres de *D. inoxia*, probablemente en la región del sureste de México. Cabe mencionar que la simpatria de *D. metel* y *D. inoxia* en México también abarca otras áreas de su distribución, como en las Antillas, Centro y Sudamérica, y en algunas regiones de Asia, como plantas introducidas. Estas observaciones pueden encuadrarse en los conceptos de Zeven y De Wet (1982), en el sentido de que la domesticación de plantas es una evolución simpátrica, ya que los progenitores silvestres generalmente se encuentran en las áreas de distribución de las especies cultivadas.

El conjunto de evidencias morfológicas, genéticas y de distribución geográfica de las especies de *Datura* sección *Dutra* de México ha permitido hacer un planteamiento general acerca del posible origen y tendencias evolutivas de *D. metel*, en función de sus semejanzas con especies emparentadas. Con base en los planteamientos antes señalados, puede ser razonablemente considerado que las poblaciones de *D. metel* han evolucionado, bajo domesticación, esto es, por selección artificial, de poblaciones silvestres de *D. inoxia* del sureste de México o de Las Antillas.

La información derivada de este trabajo de tesis debe ser considerada como una contribución al conocimiento biológico de *Datura*, al mejorar la comprensión de las relaciones entre las especies de este grupo, y quizá ser la base para otros trabajos que incrementen el conocimiento de la biodiversidad de *Datura*.

## LITERATURA CITADA

- Allred, K.W. 1984. Morphologic variation and classification of the North American *Aristida purpurea* complex (Gramineae). *Brittonia* 36(4): 382-395.
- Allred, K.W. & F.W. Gould. 1983. Systematics of the *Bothriochloa saccharoides* complex (Poaceae: Andropogoneae). *Syst. Bot.* 8: 168-184.
- Avery, A.G. 1959a. Historical review. In: Avery, A.G., S. Satina & J. Rietsema (eds.). *Blakeslee: the genus Datura*. The Ronald Press Co., New York. pp. 3-15.
- Avery, A.G. 1959b. Polyploidy. In: Avery, A.G., S. Satina & J. Rietsema (eds.). *Blakeslee: the genus Datura*. The Ronald Press Co., New York. pp. 71-85.
- Avise, J.C. 1974. Systematic value of electrophoretic data. *Syst. Zool.* 23: 465-481.
- Avise, J.C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman & Hall, New York.
- Ayala, F.J. & J.W. Valentine. 1983. *La evolución en acción*. Alhambra. Madrid.
- Barclay, A.S. 1959. New considerations in an old genus: *Datura*. *Bot. Museum Leaflet* (Harvard University) 18(6): 245-272.
- Barkworth, M.E., J. McNeill & J. Maze. 1979. A taxonomic study of *Stipa nelsonii* (Poaceae) with a key distinguishing it from related taxa in western North America. *Can. J. Bot.* 57: 2539-2553.
- Baverstock, P.R. & C. Moritz. 1996. Project design. In: Hillis, D.M., C. Moritz & B.K. Mable (eds.). *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. pp. 17-27.
- Bentham, G. & J.D. Hooker. 1876. *Genera Plantarum*. Reeve & Co., Covent Garden.
- Bernardello, L.M., C.B. Heiser & M. Piazzano. 1994. Karyotypic studies in *Solanum* section *Lasiocarpa* (Solanaceae). *Amer. J. Bot.* 81: 95-103.
- Bernardello, L. & F. Chiang-Cabrera. 1998. A cladistic study on the american species of *Lycium* (Solanaceae) based on morphological variation. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 68: 33-46.
- Bernhardi, J.J. 1833. Die Arten der Gattung *Datura*. *J. der Pharmazie* 26: 118-158.

- Bock, W.J. 1973. Philosophical foundations of classical evolutionary classification. *Syst. Zool.* 22: 375-400.
- Brace, J. 1986. The DNA of crop plants and their wild relatives. In: C. Barigozzi (ed.). *The origin and domestication of cultivated plants*. Elsevier. Amsterdam. pp. 121-128.
- Brower, A.V.Z., R. DeSalle & A. Vogler. 1996. Gene trees, species trees and Systematics: A cladistic perspective. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 423-450.
- Brown, A.H.D. & B.S. Weir. 1983. Measuring genetic variability in plant populations. In: Tanksley, S.D. & T.J. Orton (eds.). *Isozymes in plant genetics and breeding, part A*. Elsevier. Amsterdam. pp.219-239
- Brown, J.H., G.C. Stevens & D.W. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 597-623.
- Buth, D.G. 1984. The application of electrophoretic data in Systematics studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 501-522.
- Bye, R. 1979. Hallucinogenic plants of the Tarahumara. *J. Ethnopharm.* 1: 23-48.
- Bye, R. 1982. La taxonomía y la etnobotánica de *Datura*. Resúmenes del IV Congreso Nacional de Farmacología. Asociación Mexicana de Farmacología. Durango, México.
- Bye, R. 1986. *Datura lanosa*, a new species of *Datura* from Mexico. *Phytologia* 61: 204-206.
- Bye, R. 1987. *Datura* and Castañeda. *J. Ethnobiol.* 7: 121-122.
- Bye, R. 1993. The role of humans in the diversification of plants in Mexico. In: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.). *Biological diversity of Mexico, origins and distribution*. Oxford University Press, New York. pp. 707-731.
- Bye, R. 1996. Biodiversidad de *Datura* (Solanaceae) en México. Reporte final del proyecto PO88 a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México, D.F. 13p., 10 tablas y 4 mapas.
- Bye, R. & M.E. Linares. 1987. Usos pasados y presentes de algunas plantas

- medicinales encontradas en los mercados mexicanos. *América Indígena* 47(2): 199-230.
- Bye, R.A., R. Mata & J. Pimentel. 1991. Botany, ethnobotany and chemistry of *Datura lanosa* (Solanaceae) in Mexico. *Anal. Inst. Biol. U.N.A.M., Serie Botánica* 61(1): 21-42.
- Casas, A. 1998. Domesticación de plantas y recursos genéticos de México. *Bol. Soc. Bot. México* 62: 73-76.
- Casas, A.; J. Caballero; C. Mapes & S. Zárate. 1997. Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Bol. Soc. Bot. México* 61: 31-47.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet & J. Caballero. 1998. La domesticación de *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono (Cactaceae). *Bol. Soc. Bot. México* 62: 129-140.
- Castro R., A.E., E. Hernández X., J.R. Aguirre R. & E.M. Engleman. 1991. Proceso de domesticación y utilización artesanal de *Cyperus canus*, por los chontales de Nacajuca, Tabasco. *Agrociencia, serie Fitociencia* 2 (3): 7-20.
- Clausen, A.M. & J.V. Crisci. 1989. Análisis multivariado de la variación morfológica de poblaciones diploides y tetraploides de *Solanum gourlayi* (Solanaceae) y especies relacionadas. *Darwiniana* 29: 247-259.
- Colunga-García M., S.P. 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grado de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío guanajuatense. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- Colunga-García M., P. 1998. Origen, variación y tendencias evolutivas del henequén (*Agave fourcroydes* Lem.). *Bol. Soc. Bot. México* 62: 109-128.
- Colunga-García M., P., J. Coello-Coello, L.E. Eguiarte & D. Piñero. 1999. Isozymatic variation and phylogenetic relationships between henequen (*Agave fourcroydes*) and its wild ancestor *A. angustifolia* (Agavaceae), *Am. J. Bot.* 86 (1): 115-123.
- Conklin, M.E. & H.H. Smith. 1971. Peroxidase isozymes: A measure of molecular variation in ten herbaceous species of *Datura*. *Amer J. Bot.* 58: 688-696.

- Cribb, P.J. & J.G. Hawkes. 1986. Experimental evidence for the origin of *Solanum tuberosum* subspecies *andigena*. In: D'Arcy, W.G. (ed.). *Solanaceae: Biology and Systematics*. Columbia Univ. Press, New York. pp. 383-404.
- Crisci, J.V., J.H. Hunziker, R.A. Palacios & C.A. Naranjo. 1979. A numerical-taxonomic study of the genus *Bulnesia* (Zygophyllaceae): cluster analysis, ordination and simulation of evolutionary trees. *Amer. J. Bot.* 66: 133-140.
- Crisci, J.V. & M.F. López. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, D.C.
- Cronquist, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. The New York Botanical Garden, New York.
- Cheliak, W.M. & J.A. Pitel. 1984. *Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from forest tree species*. Petawa Forestry Inst., Canadian Forestry Service Agriculture Canada, Ontario.
- Danert, S. 1954. The medicinally used species of *Datura* and their nomenclature. *Pharmazie* 9: 349-362.
- Davis T. & R.A. Bye, Jr. 1982. Ethnobotany and progressive domestication of *Jaltomata* (Solanaceae) in Mexico and Central America. *Econ. Bot.* 36(2): 225-241.
- De Candolle, A. 1852. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*. Masson, Paris.
- De Luna, E. & B.D. Mishler. 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Bol. Soc. Bot. México*. 59: 1-11.
- De Queiroz, K. & J. Gauthier. 1992. Phylogenetic taxonomy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 23: 449-480.
- De Wet, J.M.J. 1981. Species concepts and Systematics of domesticated cereals. *Kulturpflanze* 29:177-198.
- De Wet, J.M.J. & J.R. Harlan. 1975. Weeds and domesticates: evolution in the man-made habitat. *Econ. Bot.* 29: 99-107.
- Deb, D.B. 1979. Solanaceae in India. In: Hawkes, J.G., R.N. Lester & A.D. Skelding

- (eds.). The biology and taxonomy of the Solanaceae. Academic Press, London. pp. 87-112.
- Dethier, M., K. Demeyer & Y. Cordier. 1993. Cultivation of *Datura* species for scopolamine and hyoscyamine production in Burundi. *Act. Hort.* 331: 39-48.
- Dobzhansky, T. 1982. Genetics and the origin of species. Columbia University Press, New York.
- Doebley, J. 1989. Isozymic evidence and the evolution of crop plants. In: Soltis, D.E. & P.S. Soltis (eds.). *Isozymes in plant biology*. Dioscorides Press, Portland, Oregon. pp. 165-191.
- Doebley, J.F., M.M. Goodman & C.W. Stuber. 1984. Isoenzymatic variation in *Zea* (Gramineae). *Syst. Bot.* 9: 203-218.
- Donald, C.M. & J. Hambling. 1983. The convergent evolution of annual seed crops in agriculture. *Adv. in Agron.* 36: 97-143.
- Dowling, T.E., C. Moritz, J.D. Palmer & L.H. Rieseberg. 1996. Nucleic acids III: Analysis of fragments and restriction sites. In: Hillis, D.M., C. Moritz & B.K. Mable (eds.). *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. pp. 249-320.
- Dunal, M.F. 1852. Solanaceae. In: De Candolle, A.P. (ed.). *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 13:1-690.
- Duncan, T. & B.R. Baum. 1981. Numerical phenetics: its uses in botanical systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 387-404.
- Dunn, G. & B.S. Everitt. 1982. An introduction to mathematical taxonomy. Cambridge University Press, Cambridge.
- Durand, T. 1888. *Generum Phanerogamorum*. Dulau & Co., London.
- Eguiarte, L.E., V. Souza, J. Nuñez-Farfán & B. Hernández-Baños. 1997. El análisis filogenético: métodos, problemas y perspectivas. *Bol. Soc. Bot. México* 60: 169-181.
- Eshbaugh, W.H. 1970. A biosystematic and evolutionary study of *Capsicum baccatum* (Solanaceae). *Brittonia* 22: 31-43.
- Evans, W.C. 1979. Tropane alkaloids of the Solanaceae. In: Hawkes, J.G., R.N.

- Lester & A.D. Skelding (eds.). The biology and taxonomy of the Solanaceae. Academic Press, London. pp. 241-254.
- Farris, S.J. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Syst. Zool.* 19: 83-92.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39(4): 783-791.
- Font Quer, P. 1953. Diccionario de botánica. Editorial Labor, Barcelona.
- Forey, P.L. 1992. Formal classification. In: Forey, P.L., C.J. Humphries, I.J. Kitching, R.W. Scotland, D.J. Siebert & D.W. Williams (eds.). *Cladistics. A practical course in systematics*. Clarendon Press, Oxford. pp. 124-136.
- Fuchs, L. 1542. *De historia stirpium commentarii insignes*. Basileae.
- Fuentes, V. 1980. Solanáceas de Cuba I. *Datura* L. *Rev. Jard. Bot. Nac. (Cuba)* 1: 61-81.
- Fuentes, V. & H. Lima. 1983a. Isoenzimas peroxidasa en especies del género *Datura* L. II. *Datura metel* L.- *Datura stramonium* L. *Rev. Jard. Bot. Nac. (Cuba)* 4(2): 37-47.
- Fuentes, V. & H. Lima. 1983b. Isoenzimas peroxidasa en el género *Datura* L. III. *Rev. Jard. Bot. Nac. (Cuba)* 4(2): 49-63.
- Fuentes, V., X. Xiqués, J. Sánchez, L. Lera, M.T. Cornide, H. Lima & M. Alvarez. 1986. Análisis multivariado en especies del género *Datura* L. s.l. *Rev. Jard. Bot. Nac. (Cuba)* 7(1): 19-29.
- Funk, V.A. & T.F. Stuessy. 1978. Cladistics for the practicing plant taxonomist. *Syst. Bot.* 3: 159-178.
- Gentry, J.L., Jr. & W.G. D'Arcy. 1986. Solanaceae of Mesoamerica. In: D'Arcy, W.G. (ed.). *Solanaceae: Biology and systematics*. Columbia University Press, New York. pp. 15-26.
- Giannattasio, R.B. & D.M. Spooner. 1994. A reexamination of species boundaries between *Solanum megistacrolobum* and *S. toralapanum* (*Solanum* sect. *Petota*, series *Megistacroloba*): morphological data. *Syst. Bot.* 19: 89-105.
- Gil, J. & J.I. Cubero. 1993. Multivariate analysis of the *Vicia sativa* L. aggregate. *Bot. J. Linn. Soc.* 113: 389-400.

- Goncharenko, G.G., A.E. Silin & V.E. Padutov. 1995. Intra and interspecific genetic differentiation in closely related pines from *Pinus* subsection *Sylvestres* (Pinaceae) in the former Soviet Union. *Plant Syst. Evol.* 194: 39-54.
- Gottlieb, L.D. 1971. Gel electrophoresis: new approach to the study of evolution. *BioScience* 21: 939-944.
- Gottlieb, L.D. 1977. Electrophoretic evidence and plant systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64: 161-180.
- Gottlieb, L.D. 1981. Electrophoretic evidence and plant populations. In: Reinhold, L., J.B. Harborne & T. Swain (eds.). *Progress in phytochemistry*. Pergamon Press, Oxford. pp. 1-46.
- Grant, V. 1971. *Plant speciation*. Columbia University Press, New York.
- Grant, V. 1989. *Especiación vegetal*. LIMUSA, México.
- Hadkins, E.S., R. Bye, W.A. Brandenburg & C.E. Jarvis. 1997. Typification of Linnaean *Datura* names (Solanaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 125: 295-308.
- Hammer, K., A. Romeike & C. Tittel. 1983. Vorarbeiten zur monographischen Darstellung von Wildpflanzensortimenten: *Datura* L., sections *Dutra* Bernh., *Ceratocaulis* Bernh. et *Datura*. *Kulturpflanze* 31: 13-75.
- Hanelt, P. 1986. Pathways of domestication with regard to crop types (grain legumes, vegetables). In: Barigozzi, C. (ed.). *The origin and domestication of cultivated plants*. Elsevier, Amsterdam, pp. 179-199.
- Harborne, J.B. & B.L. Turner. 1984. *Plant chemosystematics*. Academic Press, London.
- Harlan, J.R. 1992. *Crops and man*. American Society of Agronomy & Crop Science Society of America, Madison, Wisconsin.
- Harrison, R.G. 1991. Molecular changes at speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 22: 281-308.
- Hawkes, J.G. 1983. *The diversity of crop plants*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Heiser, C.B., Jr. 1984. The ethnobotany of the neotropical Solanaceae. *Adv. Econ. Bot.* 1: 48-52.



- Heiser, C.B. 1988. Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica* 37: 77-81.
- Heiser, C.B., J. Soria & D.L. Burton. 1965. A numerical taxonomic study of *Solanum* species and hybrids. *Amer. Nat.* 99: 471-488.
- Heiser, C.B., D.L. Burton & E.E. Schilling. 1979. Biosystematic and taxometric studies of the *Solanum nigrum* complex in eastern North America. In: Hawkes, J.G., R.N. Lester & A.D. Skelding (eds.). *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. Academic Press, London. pp. 513-527.
- Helenurm, K. & F.R. Ganders. 1985. Adaptive radiation and genetic differentiation in Hawaiian *Bidens*. *Evolution* 39: 753-765.
- Hernández X., E. 1993. Aspects of plant domestication in Mexico: a personal view. In: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, New York. pp. 733-753
- Hillis, D.M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:23-42.
- Hillis, D.M., B.K. Mable & C. Moritz. 1996. Applications of molecular systematics: the state of the field and look to the future. In: Hillis, D.M., C. Moritz & B. K. Mable (eds.). *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. pp. 515-543.
- Hoffman, D.L., D.E. Soltis, F.J. Muehlbauer & G. Ladizinsky. 1986. Isozyme polymorphism in *Lens* (Leguminosae). *Syst. Bot.* 11: 392-402.
- Hoffman, D.L., F.J. Muehlbauer & G. Ladizinsky. 1988. Morphological variation in *Lens* (Leguminosae). *Syst. Bot.* 13: 87-96.
- Holmgren, P.K., N.H. Holmgren & L.C. Barnett. 1990. *Index Herbariorum*. Part I: The Herbaria of the world, New York Botanical Garden, New York.
- Hudson, W.D. 1986. Relationships of domesticated and wild *Physalis philadelphica*. In: D'Arcy, W.G. (ed.). *Solanaceae: Biology and systematics*. Columbia University Press, New York. pp. 416-432.
- Iltis, H.H. & J.F. Doebley. 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae).II. subspecific

- categories in the *Zea mays* complex and a generic synopsis. *Amer. J. Bot.* 67: 994-1004.
- Jain, S.K. & S.K. Borthakur. 1986. Solanaceae in Indian tradition, folklore, and medicine. In: D'Arcy, W.G. (ed.). *Solanaceae: Biology and systematics*. Columbia University Press, New York. pp. 577-583.
- James, F.C. & C.E. McCulloch. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: Panacea or Pandora's box? *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 129-166.
- Johns, T., Z. Huaman, C. Ochoa & P.E. Schmediche. 1987. Relationships among wild, weed and cultivated potatoes in the *Solanum x ajanhuiri* complex. *Syst. Bot.* 12: 541-552.
- Juned, S.A., M.T. Jackson & J.P. Catty. 1988. Diversity in the wild potato species *Solanum chacoense* Bitt. *Euphytica* 37: 149-156.
- Kachigan, S.K. 1986. *Statistical analysis*. Radius Press, New York.
- Lawrence, G.H.M. 1969. *Taxonomy of vascular plants*. Oxford & IBH Publishing Co., Oxford.
- Leete, E. 1959. The alkaloids of *Datura*. In: Avery, A.G., S. Satina & J. Rietsema (eds.). *Blakeslee: The genus Datura*. The Ronald Press, New York. pp. 48-56.
- Leopold, A.S. 1950. Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31: 507-518.
- Lester, R.N. & L. Niakan. 1986. Origin and domestication of the scarlet eggplant *Solanum aethiopicum* from *S. anguivi* in Africa. In: D'Arcy, W.G. (ed.). *Solanaceae: Biology and systematics*. Columbia University Press, New York. pp. 433-456.
- Lester, R.N., J.J.H. Hakiza, N. Stravropoulos & M.M. Teixeira. 1986. Variation patterns in the African scarlet eggplant *Solanum aethiopicum* L. In: Styles, B.T. (ed.). *Infraspecific classification of wild and cultivated plants*. Clarendon, Oxford. pp. 283-307.
- Linneo, C. 1753. *Species Plantarum*. Holmiae.
- Lira, R., J. Caballero & P. Dávila. 1997. A contribution to the generic delimitation of *Sechium* (Cucurbitaceae, *Sicyinae*). *Taxon* 46: 269-282.
- Lockwood, T.E. 1973. Generic recognition of *Brugmansia*. *Bot. Museum Leaflet*.

- (Harvard University) 23 (6): 273-284.
- Lu An-ming. 1986. Solanaceae in China. In: D'Arcy, W.G. (ed.). *Solanaceae: Biology and systematics*. Columbia University Press, New York. pp. 79-85.
- Luna C., M. 1997. Variación morfológica de poblaciones silvestres y arvenses de *Solanum ehrenbergii* (Solanaceae). *Bol. Soc. Bot. México* 61: 85-94.
- Luna C., M. MeiJun Jiao & R. Bye. 2000. Phenetic analysis of *Datura* section *Dutra* (Solanaceae) in Mexico. *Bot. J. Linn. Soc.* 133: 493-507.
- Llorente B., J. 1989. Algunas ideas de la teoría sistemática contemporánea: conceptos en cladismo. *Ciencias*, No. especial 3:26-39.
- Mace, E.S., C.G. Gebhardt & R.N. Lester. 1999. AFLP analysis of genetic relationships in the tribe *Datureae* (Solanaceae). *Theor. Appl. Genet.* 99: 634-641.
- Martinez-Zapater, J.M. & J.L. Oliver. 1986. Identification of potato varieties: An isozyme approach. In: D'Arcy, W.G. (ed.). *Solanaceae: Biology and systematics*. Columbia University Press, New York. pp. 457-467.
- Matteucci, S. & A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación, Monografía Científica No. 22, serie de biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C..
- Maxted, N. 1993. A phenetic investigation of *Vicia* L. subgenus *Vicia* (Leguminosae, Viciae). *Bot. J. Linn. Soc.* 111: 155-182.
- McLeod, M.J., S.I. Guttman, W.H. Eshbaugh & R.E. Rayle. 1983. An electrophoretic study of evolution in *Capsicum* (Solanaceae). *Evolution* 37: 562-574.
- McNeill, J. 1984. Numerical taxonomy and biosystematics. In: Grant, W.F. (ed.). *Plant biosystematics*. Academic Press, Canada. pp. 395-415.
- Mehra, K.L. 1979. Ethnobotany of Old World Solanaceae. In: Hawkes, J.G., R.N. Lester & A.D. Skelding (eds.). *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. Academic Press, London. pp. 161-170.
- Mettler, L.E., T.G. Gregg & H.E. Schaffer. 1988. *Population genetics and evolution*. Prentice Hall, New Jersey.
- Mishler, B.D. & E. De Luna. 1997. *Sistemática filogenética y el concepto de especie*.

- Bol. Soc. Bot. México. 60: 45-57.
- Mitton, J.B. 1994. Molecular approaches to population biology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 25: 45-69.
- Montes H., S., J.R. Aguirre R., E. García M. & F.V. González C. 1991. Algunos efectos de la domesticación sobre la morfología del tomate (*Physalis philadelphica*). *Agrociencia serie Fitociencia* 2(2): 7-26.
- Moritz, C. & D.M. Hillis. 1996. Molecular systematics: context and controversies. In: Hillis, D.M., C. Moritz & B.K. Mable (eds.). *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. pp. 1-16.
- Murphy, R.W., J.W. Sites, Jr., D.G. Buth & C.H. Haufler. 1996. Proteins: isozyme electrophoresis. In: Hillis, D.M., C. Moritz & B.K. Mable (eds.). *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. pp. 51-120.
- Nei, M. 1971. Interspecific gene differences and evolutionary time estimated from electrophoretic data on protein identity. *Amer. Nat.* 105: 385-398.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Nat.* 106: 283-292.
- Nei, M. 1983. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 80: 3321-3323
- Núñez-Farfán, J.S. 1991. *Biología evolutiva de Datura stramonium L. en el centro de México: selección natural de la resistencia a los herbívoros, sistema de cruzamiento y variación genética intra e interpoblacional*. Tesis Doctoral. Centro de Ecología-UACP y P/CCH, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Ohnishi, O. 1998. Search for the wild ancestor of buckwheat III. The wild ancestor of cultivated common buckwheat, and of tatar buckwheat. *Econ. Bot.* 52(2): 123-133.
- Ohnishi, O. & H. Matsuoka. 1996. Search for the wild ancestor of buckwheat. II. Taxonomy of *Fagopyrum* species based on morphology, isozymes and cp-DNA variability. *Genes & Genetic Systems* 71: 383-390.
- Oliver, J.L. & J.M. Martínez-Zapater. 1984. Allozyme variability and phylogenetic relationships in the cultivated potato (*Solanum tuberosum*) and related species.

- Pl. Syst. Evol. 148: 1-18.
- Olmstead, R.G. & J.D. Palmer. 1992. A chloroplast DNA phylogeny of the Solanaceae: subfamilial relationships and character evolution. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 346-360.
- Olmstead, R.G. & J.A. Sweere. 1994. Combining data in phylogenetic systematics: an empirical approach using three molecular data set in the Solanaceae. *Syst. Biol.* 43: 467-481.
- Omidiji, M.O. 1986. The role of hybridization in the evolution of species in *Solanum* subgenus *Leptostemonum*. In: D Arcy, W.G. (ed.). *Solanaceae: Biology and systematics*. Columbia University Press, New York. pp. 468-476.
- Palomino, G., R. Viveros & R.A. Bye, Jr. 1988. Cytology of a five Mexican species of *Datura* L. (Solanaceae). *Southwest. Nat.* 33: 85-90.
- Pandeya, S.C. & A.B. Bhatt. 1989. Ecotaxonomic considerations of *Datura metel* complex. *Beitr. Biol. Pflanzen* 64: 253-268.
- Pehu, E., R.E. Veilleux & K.W. Hill. 1987. Cluster analysis of anther-derived plants of *Solanum phureja* (Solanaceae) based on morphological characteristics. *Amer. J. Bot.* 74: 47-52.
- Pickersgill, B. 1969. The domestication of chili peppers. In: Ucko, P.J. & W. Dimbleby (eds.). *The domestication and exploitation of plants and animals*. Gerald Duckworth & Co., London. pp. 443-450.
- Pickersgill, B. 1986. Evolution of hierarchical variation patterns under domestication and their taxonomic treatment. In: Styles, B.T. (ed.). *Intraspecific classification of wild and cultivated plants*. The Systematics Association special volume 29. Clarendon, Oxford. pp. 191-207.
- Pickersgill, B., C.B. Heiser, Jr. & J. McNeill. 1979. Numerical taxonomic studies on variation and domestication in some species of *Capsicum*. In: Hawkes, J.G., R.N. Lester & A.D. Skelding (eds.). *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. Academic Press, Londres. pp. 679-700.
- Pla, L.E. 1986. Análisis multivariado: método de componentes principales: Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Programa

Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, D.C.

- Potter, D. & J.J. Doyle. 1992. Origins of the African yam bean (*Sphenostylis stenocarpa*, Leguminosae): evidence from morphology, isozymes, chloroplast DNA, and linguistics. *Econ. Bot.* 46(3): 276-292.
- Purseglove, J.W. 1968. *Tropical crops: Monocotyledons and dicotyledons.* Longman, London.
- Raamsdonk, L.W.D. 1993. Wild and cultivated plants: the parallelism between evolution and domestication. *Evolutionary Trends in Plants* 7: 73-84.
- Radford, A.E. 1986. *Fundamentals of plant systematics.* Harper & Row, New York.
- Ramírez K., I. 1999. Comparación de cariotipos de cinco especies de dos subgéneros de *Datura* en México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Rietsema, J. 1959. Barriers to crossability: prefertilization. In: Avery, A.G., S. Satina & J. Rietsema (eds.). *Blakeslee: The genus Datura.* The Ronald Press Company, New York. pp. 235-244.
- Rietsema, J. & S. Satina. 1959. Barriers to crossability: postfertilization. In: Avery, A.G., S. Satina & J. Rietsema (eds.). *Blakeslee: The genus Datura.* The Ronald Press Company, New York. pp. 245-262.
- Rindos, D. 1984. *The origins of agriculture, an evolutionary perspective.* Academic Press, New York.
- Ringius, G.S. & J.G. Chmielewski. 1987. Morphological variation within and among six populations of *Trillium erectum* in southern Ontario. *Can. J. Bot.* 65: 2450-2457.
- Rohlf, F.J. 1993. *NTSYS-pc, numerical taxonomy and multivariate analysis system, version 1.8.* Applied Biostatistics, Inc., New York.
- Rojas R., T. 1991. La agricultura en la época prehispánica. En: Rojas, T. (coord.). *La agricultura en tierras mexicanas desde sus orígenes hasta nuestros días.* Editorial Grijalbo, México. pp. 15-138.
- Romesburg, H.C. 1984. *Cluster analysis for researchers.* Lifetime Learning Publications. Belmont, California.

- Safford, W.E. 1921. Synopsis of the genus *Datura*. J. Washington Acad. Sci. 11(8): 173-189.
- Sakata, Y., T. Nishio & P.J. Matthews. 1991. Chloroplast DNA analysis of eggplant (*Solanum melongena*) and related species for their taxonomic affinity. Euphytica 55: 21-26.
- Sánchez, J.J. & M.M. Goodman. 1992. Relationships among the Mexican races of maize. Econ. Bot. 46(1): 72-85.
- Satina, S. 1959a. Chromosome number and morphology. In: Avery, A.G., S. Satina & J. Rietsema (eds.). Blakeslee: The genus *Datura*. The Ronald Press, New York. p.p. 57-70.
- Satina, S. 1959b. Segmental interchanges and the species problem. In: Avery, A.G., S. Satina & J. Rietsema (eds.). Blakeslee: The genus *Datura*. The Ronald Press, New York. p.p. 220-234.
- Satina, S. & A.G. Avery. 1959. A review of the taxonomy history of *Datura*. In: Avery, A.G., S. Satina & J. Rietsema (eds.). Blakeslee: The genus *Datura*. The Ronald Press, New York. pp. 16-47.
- Schilling, E.E. 1981. Systematics of *Solanum* sect. *Solanum* (Solanaceae) in North America. Syst. Bot. 6: 172-185.
- Schilling, E.E. & C.B. Heiser. 1976. Re-examination of a numerical taxonomic study of *Solanum* species and hybrids. Taxon 25: 451-462.
- Schultes, R.E. 1979. Solanaceous hallucinogens and their role in the development of New World cultures. In: Hawkes, J.G., R.N. Lester & A.D. Skelding (eds.). The biology and taxonomy of the Solanaceae. Academic Press, London. pp. 137-160.
- Schultz, O.E. 1933. Beitrage zur Kenntnis der Flora Westindiens. Fedde Rep. Spec. Nov. 32:89.
- Schwanitz, F. 1966. The origin of cultivated plants. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Semple, J.C., J.G. Chmielewski & C. Leeder. 1991. A multivariate morphometric study and revision of *Aster* subg. *Doellingeria* sect. *Triplopappus* (Compositae:

- Astereae): the *Aster umbellatus* complex. Can. J. Bot. 69: 256-276.
- Small, E. 1984. Hybridization in the domesticated weed-wild complex. In: Grant, W.F. (ed.). Plant biosystematics. Academic Press, Toronto. pp. 195-210.
- Smith, P.G. & J.B. Phipps. 1988. Studies in *Crataegus* (Rosaceae: *Maloide*), XV. Patterns of morphometric variation in *Crataegus* series *Rotundifoliae* in Ontario. Syst. Bot. 13: 97-106.
- Sneath, P.H.A. 1976. Phenetic taxonomy at the species level and above. Taxon 25: 437-450.
- Sneath, P.H.A. & R.R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Sober, E. 1991. Reconstructing the past: Parsimony, evolution, and inference. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Massachusetts.
- Sokal, R.R. 1986. Phenetic taxonomy: theory and methods. Ann. Rev. Ecol. Syst. 17: 423-442.
- Soria, J. & C.B. Heiser. 1961. A statistical study of relationships of certain species of the *Solanum nigrum* complex. Econ. Bot. 15: 245-255.
- Spooner, D.M. & R.G. van den Berg. 1992. Species limits and hypotheses of hybridization of *Solanum berthaultii* Hawkes and *S. tarijense* Hawkes: morphological data. Taxon 41: 685-700.
- Spooner, D.M., G.J. Anderson & R.K. Janzen. 1993. Chloroplast DNA evidence for the interrelations of tomatoes, potatoes, and pepinos (Solanaceae). Amer. J. Bot. 80: 676-688.
- Stace, C.A. 1980. Plant taxonomy and biosystematics. Arnold, London.
- Statistical Analysis System. 1982. SAS User's guide: Statistics. SAS Institute Inc. Cary, North Carolina.
- Stebbins, G.L. 1978. Procesos de la evolución orgánica. Prentice Hall, Madrid.
- Stevens, P.F. 1991. Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: A review. Syst. Bot. 16: 553-583.
- Stuber, C.W., J.F. Wendel, M.M. Goodman & J.S.C. Smith. 1988. Techniques and scoring procedures for starch gel electrophoresis of enzymes from maize



- (*Zea mays* L). Technical bulletin 286, North Carolina Agricultural Research Service. North Carolina State University, Raleigh.
- Stuessy, T.S. 1990. Plant taxonomy, The systematic evaluation of comparative data. Columbia Univ. Press, New York.
- Swofford, D.L. 1993. PAUP, phylogenetic analysis using parsimony version 3.1. The Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- Symon, D. & L.A.R. Haegi. 1991. *Datura* (Solanaceae) is a new world genus. In: Hawkes, J.G., R.N. Lester, M. Nee & N. Estrada (eds.). Solanaceae III: taxonomy, chemistry, evolution. Royal Bot. Gard. Kew. pp. 197-210.
- Van den Berg, R.G. & D.M. Spooner. 1992. A reexamination of infraspecific taxa of a wild potato, *Solanum microdontum* (*Solanum* sect. *Petota*: Solanaceae). Plant Syst. Evol. 182: 239-252.
- Vavilov, N.I. 1951. Phylogeographic basis of plant breeding. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Chronica Bot. 13: 1-366.
- Villaseñor, J.L. & P. Dávila. 1992. Breve introducción a la metodología cladista. Instituto de Biología, U.N.A.M., México, D.F.
- Watrous, L. & Q. Wheeler. 1981. The outgroup method of phylogeny reconstruction. Syst. Zool. 30: 1-16.
- Watson, L.E. & J.R. Estes. 1990. Biosystematics and phenetic analysis of *Marshallia* (Asteraceae). Syst. Bot. 15: 403-414.
- Weeden, N.F. & J.F. Wendel. 1989. Genetics of plant isozymes. In: Soltis, D.E. & P.S. Soltis (eds.) Isozymes in plant biology. Dioscorides Press, Portland, Oregon. pp. 40-72.
- Wendel, J.F. & N.F. Weeden. 1989. Visualization and interpretation of plant isozymes. In: Soltis, D.E. & P.S. Soltis (eds.). Isozymes in plant biology. Dioscorides Press, Portland, Oregon. pp. 5-45.
- Wendel, J.F., C.L. Brubaker & A.E. Percival. 1992. Genetic diversity in *Gossypium hirsutum* and the origin of upland cotton. Amer. J. Bot. 79: 1291-1310.

- Whalen, M.D. & E.E. Caruso. 1983. Phylogeny in *Solanum* sect. *Lasiocarpa* (Solanaceae): Congruence of morphological and molecular data. *Syst. Bot.* 8: 369-380.
- Whitton, J. & J.F. Bain. 1992. An analysis of morphological variation in *Senecio cymbalaria* (Asteraceae). *Can. J. Bot.* 70: 285-290.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics, the theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley, New York.
- Xiques, X., V. Fuentes, L. Lera, J. Sánchez, M.T. Cornide, H. Lima & M. Alvarez. 1986. Análisis multivariado en híbridos y progenitores del género *Datura* L. *s.l.* *Rev. Jard. Bot. Nac. (Cuba)* 7(3): 81-92.
- Zárate P., S. 1998. La domesticación de *Leucaena* (Fabaceae, Mimosoideae) en México. *Bol. Soc. Bot. México* 62: 141-155.
- Zeven, A.C. & J.M.J. De Wet. 1982. *Dictionary of cultivated plants and their regions of diversity*. Puduc, Wageningen, The Netherlands.
- Zohary, D. 1969. The progenitors of wheat and barley in relation to domestication and agricultural dispersal in the Old World. In: Ucko, P.J. & G.W. Dimbleby (eds.). *The domestication and exploitation of plants and animals*. Gerald Duckworth & Co., London. pp. 47-66.
- Zohary, D. 1970. Centers of diversity and centers of origin. In: Frankel, O.H. & E. Bennett (eds.). *Genetic resources in plants- their exploration and conservation*. Blackwell, Oxford. pp. 33-42.
- Zohary, D. 1984. Modes of evolution in plants under domestication. In: Grant, W.F. (ed.). *Plant biosystematics*. Academic Press, Canada. pp. 579-586.
- Zohary, D. & M. Hopf. 1988. *Domestication of plants in the old world*. Clarendon Press, Oxford.