



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 26 – MES DE ENERO 2010

“SISTEMAS DE REPRODUCCIÓN DE TRES PLANTAS ANUALES DE LA FAMILIA COMPUESTAS”

AUTORÍA GEMA CRUZ MAZO
TEMÁTICA BIOLOGÍA VEGETAL
ETAPA ESO Y BACHILLERATO

Resumen

Se estudió la biología reproductiva de tres especies vegetales de la familia Compuestas: porcentajes de autogamia, geitonogamia y xenogamia, así como el tipo de sistema de autoincompatibilidad. Se discuten los resultados obtenidos relacionándolos con sus implicaciones ecológicas y evolutivas. Es un trabajo científico de tipo voluntario y de posible puesta en práctica con alumnos/as de la Educación Secundaria (4º de ESO y Bachillerato) y de una duración de un curso escolar.

Palabras clave

Biología reproductiva, sistemas de incompatibilidad, autogamia, geitonogamia, xenogamia, evolución, ecología, Compuestas, método científico.

1. INTRODUCCIÓN

El sistema reproductivo de las plantas contribuye a determinar los patrones de transmisión de los genes y con ello la organización de la variación genética. Por consiguiente, afecta a la adecuación biológica individual y poblacional (Barrett, 1988). Además establece las vías por las cuales se producirán las semillas, por agamospermia, autogamia, geitonogamia y xenogamia (Richards, 1986). La xenogamia permite una producción genéticamente variable de la progenie y evita por tanto la depresión endogámica. Además, el mayor tamaño efectivo de la población xenogámica, reduce la tasa de pérdida de alelos debida a la deriva génica, y contribuye al mantenimiento de la variación genética (Jarne y Charlesworth, 1993). Por otra parte, la autogamia o la geitonogamia se ven favorecidas cuando existe una selección natural de los genes implicados en este proceso, y a la vez suponen una garantía reproductiva en zonas donde la polinización alógama está muy limitada (Schoen et al, 1996; Holsinger, 2000). Diferentes poblaciones de una misma especie pueden evolucionar hasta alcanzar distintas tasas de xenogamia (Vogler y Kalisz, 2001; French et al., 2005) debido a que las condiciones ambientales locales, las características demográficas, la historia de vida y la genética de la población también influyen en ello (Barret y Eckert, 1990). Además, factores intrínsecos tales como el diseño floral, la longevidad floral o las tasas diarias de floración, podrían afectar a la evolución del sistema de



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 26 – MES DE ENERO 2010

reproducción a través del impacto en la disponibilidad y el comportamiento de los polinizadores (Barrett y Harder, 1996).

A través de la autoincompatibilidad (SI) o mecanismo por el cual se impide la autofecundación, se favorece también la xenogamia y el flujo de genes en las angiospermas (Hiscock y Kues, 1999). En general, los sistemas SI funcionan a través de la expresión de los genes del polen y del pistilo, (los cuales residen en un locus simple S), y de una reacción de incompatibilidad que ocurre cuando la planta expresa el mismo factor alélico en el polen y en el pistilo (Hiscock y Kues, 1999). Los sistemas SI se clasifican en gametofíticos (si el factor S del macho se expresa sólo en el polen) y esporofíticos (si el factor S del macho se expresa en la antera paternal diploide). En los sistemas SSI, las interacciones de dominancia del complejo de alelos S son posibles debido al control diploide de la incompatibilidad del polen, de modo que los S-alelos pueden mostrar dominancia completa, dominancia parcial o interacciones de dominancia específicas del tejido, tanto en el polen como en los estigmas (Brennan et al., 2002). El sistema de autoincompatibilidad homomórfico esporofítico (SSI) se ha encontrado en 40 géneros de la familia *Compositae* (Charlesworth, 1985).

Nuestro estudio se centra en tres especies estrechamente emparentadas del género *Scorzoneroidea*: *S. palisae*, *S. salzmani* y *S. mueleri*. Todas ellas son anuales, con una roseta basal y tallos ramificados que terminan en un capítulo con flores liguladas amarillas. Pasan el invierno en estado de roseta basal y florecen entre Febrero y Mayo. Los capítulos permanecen en anthesis entre seis y ocho días, dependiendo de la especie que se trate y de las condiciones de luz y temperatura a las que están sometidas las plantas cuando florecen. Cada día las flores del capítulo se abren avanzada la mañana y se cierran cuando cae la tarde. El movimiento de las flores durante el cierre diario del capítulo hace que el polen de las anteras de las flores en fase masculina se ponga en contacto con los brazos estilares de las flores de la periferia que están ya en fase femenina. Las flores son proterandras y la maduración dentro del capítulo es centrípeta, es decir, las primeras flores del capítulo que pasan a fase femenina son las periféricas y las últimas las del centro.

Scorzoneroidea palisae y *S. salzmani* crecen en hábitats similares, y bajo la influencia del clima mediterráneo. La primera se encuentra en el suroeste de Andalucía (España), Islas Canarias y Marruecos, mientras que la segunda es endémica de Marruecos. Por otra parte *S. mueleri* subsp. *austromaroccana* se localiza en el sureste de Andalucía (España) y Marruecos, bajo el predominio del clima semiárido. Todas ellas tienen preferencia por suelos nitrificados y perturbados antropogénicamente.

A través de la presente investigación se pretende analizar la biología reproductiva de las tres especies, que comprende el sistema de reproducción (autogamia espontánea, geitonogamia y xenogamia) y la existencia de sistemas de incompatibilidad a nivel poblacional y específico.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Plantas y zona de estudio

Scorzoneroidea palisae y *S. salzmani* crecen en hábitats similares (campos abiertos, pinares, encinares, riberas de río y borde de cultivos), en general sobre suelos ácidos y hasta una altitud de 350



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 N° 26 – MES DE ENERO 2010

m.s.m. Por otra parte, *S. mueleri* se desarrolla en diferentes comunidades, tales como estepas, alcornocales, bordes de camino, bordes de cultivo, y en una gran variedad de tipos de suelos, a una altitud comprendida entre 30 y 1300 m.s.m. Los frutos utilizados en esta investigación fueron recolectados de las poblaciones indicadas en la tabla 1.

Tabla 1. Poblaciones estudiadas de *S. palisae*, *S. salzmani* y *S. mueleri*, especificándose la localización, la coordenada geográfica, la altitud, el tipo de suelo y la fecha de recolección.

Taxon	Población	Coordenada geográfica	Altitud	Hábitat	Sustrato	Fechas de recolección
<i>S. palisae</i>	P1. Villaverde del Río (Sevilla, Spain)	37° 35' N 5° 52' W	17 m.	Parcela abyonada entre cultivos y huertas.	Arcilla	29/02/2004
	P2. Alcalá de Guadaira, junto al Castillo (Sevilla, Spain)	37° 20' N 5° 51' W	35 m.	Zona muy perturbada por roturación del terreno, pisoteo de automóviles, cultivos.	Arcilla	06/03/2004
	P3. Hinojos, Finca de Coto Gelo (Huelva, Spain)			Pinares	Arenisca	02/03/04
	P4. Almodóvar del Río. Carretera hacia el pantano de Breña (Córdoba)			Alcornocal y borde de camino	Pizarra	04/04/04
	P5. Entre Monesterio y Santa Olalla del Cala. Venta del culebrín (Badajoz, Spain)			Cuneta de carretera	Arcilla	29/02/04
	P6. Pasyo Higuera de la Sierra, N 433, Km. 75.2. (Huelva, Spain).			Encinar	Pizarra	21/03/04
<i>S. salzmani</i>	P7. Larache. Carretera nacional de Larache. El ksar el Kbir. (Morocco)	35° 7' 23.6" N 6° 9' 30" W	50 m	Borde de camino y cultivo de cereales. A 500 m del acantilado costero.	Arenisca	17/04/2003
	P8. Bosque de la Mamora. Entre Sidi-Yahya-du-Gharb y Tiflèt (Morocco)	34° 8' 2.2" N 6° 9' 32.1" W		Alcornocal	Arena	17/04/2003
<i>S. mueleri</i>	P9. Alrededores de Tabernas (Almería, Spain)	37° 2' 10.2" N 2° 25' 5.2" W	400 m.	Cuneta de carretera. Estepa	Marga	21/05/2004
	P10. Kenitra. Medhiya Plage. Puerto (Morocco)	34° 15' 50", 6" N 6° 39' 30" W		Talud	Marga	17/04/03
	P11. Agadir. SE de Agadir, a 10 km de Biougra, en dirección a Tafraoute (Morocco)	30° 15' 28,5" N- 25° 33" W		Arenales con Argania espinosa	Arena	20/04/03
	P12. Antiatlás. Entre Agadir y Tafraoute. A 18 km al S. de Aid-Baha (Morocco)	30° 1' 41,4" N 2° 36" W	980		Esquisto	20/04/03
	P13. Gran Atlas. Carretera Taroudant-Marrakech. A 25 km al sur	30° 47' 14", 7" N-	950	Bosque de Argania	Caliza	21/04/03



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 26 – MES DE ENERO 2010

	de Tizi N- Test (Morocco)	23°22'W		espinosa		
	P14. Atlas Medio. Entre Marrakech y Beni- mellal. El Kelaa-des-sirahna (Morocco)	32°3'31''N-7°22'56''		Lugares nitrófilos de los alrededores del pueblo	Arcilla	20/04/03
	P15. Sorbas (Almería, Spain)	30S 05617884103417			Yeso	21/05/04
	P16. Cóbdar, Sierra de Filabres Almería	30S 05726104127264	472			21/05/04
	P17. Entre Rioja y Benahadux (Almería, Spain)	30S 05477954087753	147			22/05/04
	P18. Carretera A323 de Arboleas a Albox (Almería, Spain)	30S 05882244135749	241 m.s.m			23/05/04

2.2. Sistemas de reproducción

En septiembre de 2003 y septiembre de 2004, se sembraron entre 10-15 aquenios por población en condiciones de fotoperiodo controlado (16h luz/8h oscuridad), temperatura (18°-22°C) y humedad (cada 4h) en un invernadero de la Universidad de Sevilla (España). Las plantas individuales se sembraron en macetas de plástico (18 x 15 cm) en un sustrato de turba y perlita (3:1 v/v).

Para todos los tratamientos y antes del momento de floración, se embolsó cada capítulo con una bolsa de té para evitar posibles contaminaciones. Las polinizaciones se hicieron en el estado de receptividad del estigma y se realizó mediante la frotación suave de los capítulos para facilitar la transferencia del polen a los estigmas. Esta operación se repitió al menos dos veces durante el periodo de antesis del capítulo. Finalmente, se contaron las flores y los frutos con embriones para estimar la razón de número frutos frente a número de flores (número de flores transformados en frutos) para cada capítulo cruzado.

Se tomaron como controles, los capítulos autopolinizados automáticamente, es decir, los capítulos embolsados antes de la antesis y no polinizados manualmente. Se estudiaron de 1 a 7 capítulos por individuo, con un total de 136 capítulos de 56 plantas de *S. palisae*, 82 capítulos de 34 plantas de *S. salzmani* y 238 capítulos de 102 plantas de *S. mueleri*.

Para analizar la geitonogamia forzada, se embolsaron entre 1-6 capítulos por individuo y se polinizó con polen de otro capítulo del mismo individuo. Concretamente se estudiaron 75 capítulos de 37 plantas de *S. palisae*, 56 capítulos de 28 plantas de *S. salzmani* y 112 capítulos de 60 plantas de *S. mueleri*.

Para probar la xenogamia, entre 2-12 capítulos por individuos fueron embolsados y polinizados con polen de capítulos de plantas de la misma población (xenogamia 1) o con polen de plantas de una población diferente (xenogamia 2). Para la xenogamia 1, 95 capítulos de 47 plantas de *S. palisae*, 117 capítulos de 41 plantas de *S. salzmani* y 130 capítulos de 68 plantas of *S. mueleri* fueron analizados. Para la xenogamia 2, 87 capítulos de 44 plantas de *S. palisae*, 51 capítulos de 29 plantas de *S. salzmani* y 175 capítulos de 75 plantas of *S. mueleri* fueron estudiados.



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 26 – MES DE ENERO 2010

Para comparar el comportamiento reproductivo de cada población por taxón, se calculó el índice: $I = \mu G / \mu X$, siendo μG = la media del porcentaje de fructificación de la población producida por geitonogamia forzada y μX = la media del porcentaje de fructificación de la población generada por xenogamia 1. Cuyo $I > 0,199$, la población es predominantemente auto-compatible.

2.3. Auto-incompatibilidad

Se llevó a cabo una serie de cruces dialélicos dentro de una población de cada taxón desde Enero a Mayo de 2005. Se estudiaron once individuos pertenecientes a la población P2 de *S. palisae*, catorce individuos de la población P7 de *S. salzmani* y diez individuos de la población P9 de *S. mueleri*; entre 1 y 4 capítulos de cada individuo se dejaron sin polinizar y se usaron como controles.

Plantas pseudoautocompatibles (PSC) son aquellas que producen una baja proporción de semillas con polen propio, porque dicho polen tiene una capacidad de germinación y un crecimiento del tubo polínico más lentos que el polen procedente de otras plantas. Por otra parte, las plantas auto-compatibles (SC) tienen una producción de semillas similar por autogamia o alogamia, ya que el polen en ambos casos presentan comportamientos similares (De Nettancourt, 1977; Levin, 1996). Un individuo se considera auto-incompatible (SI) cuyo la proporción entre número de frutos producidos frente al número de flores del capítulo es nulo, pseudo-autocompatible (PSC) cuyo la proporción se encuentra entre 0 y 0,12, y auto-compatible (SC) cuyo la proporción es mayor que 0,12 (Ortiz et al., 2006).

3. RESULTADOS

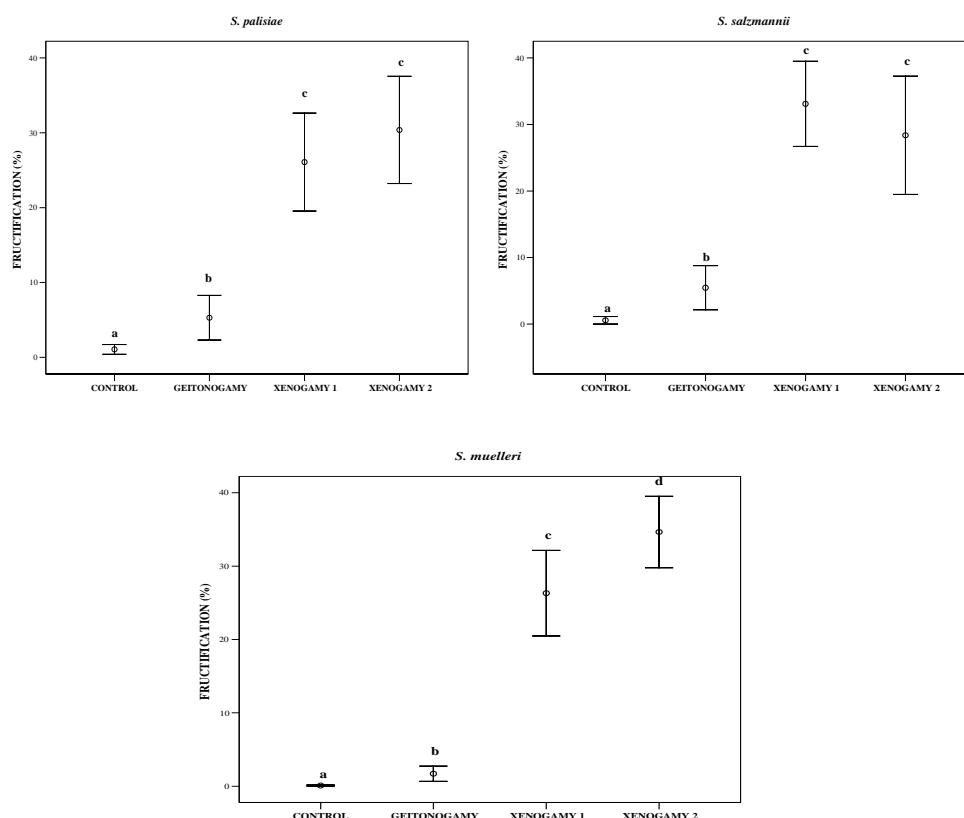
3.1. Sistema de reproducción

En *S. palisae* de 37 plantas estudiadas, 16 fueron PSC (43,24%), perteneciendo a todas las poblaciones estudiadas (P1, 43%; P2, 50%; P3, 37,5%; P4, 33%; P5, 33%; P6, 66%). Además se encontró una planta autocompatible en cada una de las poblaciones 2 y 5, las cuales tienen un índice (G/X) de 0,551 y 0,558 respectivamente, siendo por tanto predominantemente auto-compatibles. El resto de las poblaciones fueron auto-incompatibles. Los análisis estadísticos ANOVAs mostraron diferencias significativas entre los tratamientos control y los de geitonogamia forzada ($F = 16.943$, $p=0.000$); en ambos casos el porcentaje de fructificación fue bajo. Por otra parte, los tratamientos de xenogamia mostraron una fertilidad moderada, y no se encontraron diferencias estadísticas entre los tratamientos de xenogamia 1 y xenogamia 2 ($F=0.952$, $p=0.331$) (Figura 1).

En *S. salzmani*, de 28 plantas se encontraron 8 individuos PSC (28,57%) procedentes de las dos poblaciones estudiadas (P7, 30%; P8, 25%). Además, dos plantas de la población 7 fueron autocompatibles, y dicha población tuvo un índice (G/X) de 0,307 (predominantemente autocompatible), mientras que la población 4 fue auto-incompatible. Se detectaron diferencias estadísticas entre los tratamientos control y de geitonogamia forzada (ANOVAs: $F= 15.692$, $p= 0.000$) (Figura 1). En ambos casos el porcentaje de fructificación fue bajo. Por otra parte, los tratamientos de xenogamia mostraron una fertilidad moderada y no se encontraron diferencias estadísticas entre xenogamia 1 y 2 (ANOVA, $F= 0.400$, $p=0.528$) (Figura 1).

En *S. muelleri*, de 60 plantas se encontraron 19 individuos PSC (31,66%) pertenecientes a cinco poblaciones (P10, 36%; P11, 25%; P12, 60%; P14, 42%; P15, 28%). Sólo se encontraron dos plantas auto-compatibles pertenecientes a las poblaciones 13 y 14. Todas las poblaciones fueron auto-incompatibles según el índice G/X. Se detectaron diferencias estadísticas entre los tratamientos control y geitonogamia forzada (ANOVAs, $F=33.16$, $p=0.000$); en ambos casos el porcentaje de fructificación fue muy bajo. Por otra parte, los tratamientos de xenogamia mostraron una fertilidad moderada, y se encontraron diferencias estadísticas significativas entre los tratamientos de xenogamia 1 y xenogamia 2 (ANOVAs, $F=6.361$, $p= 0.012$), con menores valores para el primero (Figura 1).

Figura 1. Porcentajes de fructificación (media \pm dos veces el error estándar) obtenidos para cada tratamiento realizado (control, geitonogamia forzada, xenogamia 1 y xenogamia 2) en cada especie. Las letras indican diferencias significativas según el test de Tukey.



3.2. Auto-incompatibilidad

En los cruces dialélicos de 11 plantas de *Scorzoneroida palisae*, 7 fueron auto-incompatibles, una auto-compatibles (nº 7) y una PSC (nº 9). Algunos de los cruces (1x8, 8x1; 2x8, 8x2; 2x10, 10x2; 8x9, 9x8; 8x10, 10x8; 5x8, 8x5; 5x10, 10x5; 5x11, 11x5; 8x11, 11x8) mostraron una desigual



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 26 – MES DE ENERO 2010

fructificación según la dirección del cruce, de modo que estos pares eran semi-incompatibles. Otros cruces mostraron una relación de inter-incompatibilidad (1x2, 2x1; 1x11, 11x1; 9x10, 10x9; 6x9, 9x6) porque la fructificación era muy baja o nula en ambas direcciones de cruce. El resto de los cruces produjeron bajos, moderados o altos porcentajes de fructificación (8.9 – 81.58%).

Los cruces dialélicos de catorce plantas de *Scorzoneroida salzmani*, generaron 9 plantas autoincompatibles y dos (nº 13 y 14) PSC. Algunos de los cruces (1x3, 3x1; 1x8, 8x1; 2x4, 4x2; 2x11, 11x2; 8x11, 11x8; 1x13, 13x1; 2x6, 6x2; 2x8, 8x2; 2x9, 9x2; 3x7, 7x3; 14x13, 13x14; 6x14, 14x6; 7x8, 8x7) mostraron una fructificación desigual según la dirección del cruce, siendo estos pares semi-incompatibles. Otros cruces mostraron una relación de inter-incompatibilidad (1x7, 7x1; 7x4, 4x7; 3x6, 6x3; 5x6, 6x5; 3x14, 14x3; 5x7, 7x5; 7x14, 14x7; 13x5, 5x13) porque la fructificación fue muy baja o nula en ambas direcciones de cruce. El resto de los cruces produjo fructificaciones bajas, moderadas o altas (2,04 – 98,46%).

En los cruces dialélicos de las plantas de *Scorzoneroida mueleri*, todas fueron auto-incompatibles. Algunos de los cruces (2x6, 6x2; 100x101, 101x100; 5x101, 101x5; 6x100, 100x6; 6x101, 101x6) mostraron una fructificación desigual según fuera la dirección de cruce, por tanto se trataban de pares semi-incompatibles. Otros cruces mostraron una relación de inter-incompatibilidad (2x5, 5x2; 4x5, 5x4; 10x5, 5x10; 9x40, 40x9; 7x10, 10x7; 9x101, 101x9; 40x100, 100x40) porque la fructificación era muy baja o nula en ambas direcciones. El resto de los cruces produjo una baja, moderada o alta fructificación (2,25 – 96,82%).

4. DISCUSIÓN

En las tres especies estudiadas encontramos un sistema de autoincompatibilidad esporófito (SSI), que por otra parte es típico en la familia Compositae (De Nettancourt, 1977; Fryxell, 1957; Patil et al., 1979; Proctor y Yeo, 1972; Stuessy et al., 1986; Caligari y Hind, 1994; Hughes y Babcock, 1950, Gerstel, 1950, Hiscock, 2000a; Brennan et al., 2002, 2003; Hiscock y Tabah, 2003; Crowe, 1954; Imrie y Knowles, 1971; Imrie et al., 1972), Young et al., 2000; Friar y LaDoux, 2002; Ortiz, 2006). Según la dirección del cruce realizado en la serie de cruces dialélicos, obtuvimos resultados positivos o negativos en una frecuencia que indica la existencia de una gran cantidad de individuos en la población con un alelo común en el locus S. Además se encontraron diferentes patrones de dominancia en el pistilo y en el grano de polen (Hiscock y Tabah, 2003).

Aunque nuestras especies son predominantemente auto-incompatibles, se reconoce una variación en la expresión de la autoincompatibilidad, ya que se han encontrado individuos auto-compatibles y pseudo-autocompatibles en las tres especies, con los mayores porcentajes registrados en *S. palisae*. Se trata de un hecho interesante que puede ser relativamente frecuente en las poblaciones naturales, como demuestra que lo hayamos detectado en un número reducido de individuos de la población (Young et al., 2002). Esta situación se ha observado en otras Compuestas como *Helianthus* (Caligari y Hind, 1994), *Crepis Sancta* (Cheptou et al., 2002), *Hypochaeris* (Ortiz, 2006), *Aster furcatus* (Reinartz y Les, 1994), *Stephanomeria exigua* (Brauner y Gottlieb (1987) o *Senecio squalidus* (Hiscock, 2000).



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 26 – MES DE ENERO 2010

El cambio desde un sistema de reproducción auto-incompatible a otro autocompatible permite una mejora en la capacidad de colonización de las plantas, pero por otra parte aumenta la uniformidad genética de las poblaciones, y limita por tanto la capacidad de respuesta ante posibles cambios medioambientales con el consecuente aumento de la tasa de extinción. Por todo ello, las poblaciones auto-incompatibles son más persistentes que las auto-compatibles (Solbrig y Rollins, 1977).

El segundo elemento de flexibilidad existente en el sistema de reproducción de *S. palisae*, *S. salzmani* y *S. mueleri* es la pseudoauto-compatibilidad. Se trata de un evento relativamente frecuente en especies con el mecanismo SSI (Byers, 1995; Hiscock, 2000a; Picó et al., 2004; Spencer, 2003; Ortiz et al., 2006; Cheptou et al., 2002). Levin (1996) sugirió que supone una estrategia reproductiva clave que permite a las especies con sistemas de auto-incompatibilidad, superar las situaciones de cuello de botella de las poblaciones (Hiscock, 2000). Además, podría ser la única forma de generar una progenie de origen sexual cuando los vectores de polinización estuvieran limitados y/o la diversidad alélica de los genes S fuera demasiado baja (Levin, 2000). Los individuos PSC se producen por causas genéticas o ambientales (aumento de la temperatura, un largo fotoperiodo o la senilidad de la planta) (Levin, 1996). Por ejemplo, *Crepis sancta* (Compositae) presentó una pseudofertilidad que se relacionó con el momento de la estación en que se encontraron las poblaciones (Spencer, 2003).

5. BIBLIOGRAFÍA

- Barrett, S.C. y Eckert, C.G. (1990). *Variation and evolution of mating systems in seed plants*. London, United Kingdom: Academic Press.
- Barrett S.C.H. y Harder, L.D. (1996). Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution*, número 11 (73-79).
- Barrett, S.C.H. (1998). The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science*, número 3 (335-341).
- Brauner, S. y Gottlieb, L. D. (1987). A self-compatible plant of *Stephanomeria exigua* subsp. *coronaria* (Compositae) and its relevance to the origin of its self-pollinating derivative *S. malheurensis*. *Systematic Botany*, número 12 (299–304).
- Brennan, A. C., Harris S. A., Tabah D. A. y Hiscock S. J. (2002). The population genetics of sporophytic self-incompatibility in *Senecio squalidus* L. (Compositae). I. S allele diversity in a natural population. *Heredity*, número 89 (430–438).
- Brennan, A. C., Harris, S. A. y Hiscock, S. J. (2003). The population genetics of sporophytic self-incompatibility in *Senecio squalidus* L. (Compositae): avoidance of mating constraints imposed by low S allele number. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences*, número 358 (1047–1050).
- Brennan, A.C., Harris, S.A., Tabah, D.A. y Hiscock S.J. (2002). The population genetics of sporophytic self-incompatibility in *Senecio squalidus* L. (Compositae) I: S allele diversity in a natural population. *Heredity*, número 89 (430–438).



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 26 – MES DE ENERO 2010

- Byers, D. L. y Meagher, T. R. (1992). Mate availability in small populations of plant species with homomorphic sporophytic self-incompatibility. *Heredity*, número 68 (353–359).
- Charlesworth, D. (1985). *Distribution of dioecy and self-incompatibility in angiosperms*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Cheptou, P.O., Berger A., Blanchard A., Collin C. y Escarre, J. (2000). The effect of drought stress on inbreeding depression in four populations of the Mediterranean outcrossing plant *Crepis sancta* (Compositae). *Heredity*, número 85 (294–302).
- Cheptou, P.O., Lepart, J. y Escarre, J. (2002). Mating system variation along a successional gradient in the allogamous colonizing plant *Crepis sancta* (Compositae). *Journal of Evolutionary Biology*, número 15, 753–762.
- Crowe, L. K. (1954). Incompatibility in *Cosmos bipinnatus*. *Heredity* 8: 1 – 11.
- De Nettancourt, D., (1977). *Incompatibility in angiosperms*. New York, USA: Springer-Verlag.
- Finch, R. A. (1967): Natural chromosome variation in *Leontodon*. *Heredity*, número 22 (359-386).
- French, G. C., Ennos, R. A., Silverside, A. J., y Hollingsworth, P. M. (2005). The relationship between flower size, inbreeding coefficient and inferred selfing rate in British *Euphrasia* species. *Heredity*, número 94 (44–51).
- Friar, E. A. y Ladoux T. (2002). Genetic control of self-incompatibility in *Centromadia* (*Hemizonia*) *pungens* subsp. *laevis* (*Madiinae*, *Compositae*). *Aliso*, número 21 (1–6).
- Fryxell, P.A. (1957). Mode of reproduction in higher plants. *The New York Botanical Garden (London)*, número 23 (135-233).
- Gerstel, D. U. (1950). Self-incompatibility studies in guayule. *Genetics*, número 35 (482–506).
- Hiscock S.J. y Kues U. (1999). Cellular and molecular mechanisms of sexual incompatibility in plants y fungi. *International Review of Cytology*, número 193 (165–295).
- Hiscock, S. J. (2000a). Genetic control of self-incompatibility in *Senecio squalidus* L. (*Compositae*): a successful colonizing species. *Heredity*, número 85 (10–19).
- Hiscock, S. J. (2000b). Self-incompatibility in *Senecio squalidus* L. (*Compositae*). *Annals of Botany*, número 85 (181–190).
- Hiscock, S. J. y Tabah, D. A. (2003). The different mechanisms of sporophytic self-incompatibility. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences*, número 358 (1037–1045).
- Hiscock, S. J. y Tabah. D. A. (2003). The different mechanisms of sporophytic self-incompatibility. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences*, número 358 (1037–1045).
- Holsinger, K.E. (2000). Reproductive systems y evolution in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, número 97 (7037–7042).



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 N° 26 – MES DE ENERO 2010

- Hughes, M. B. y Babcock E. B. (1950). Self-incompatibility in *Crepis foetida* L. subsp. *rhoeadifolia* Bieb. Schinz et Keller. *Genetics*, número 35 (570–588).
- Imrie, B. C., Kirkman C. J. y Ross, D. R. (1972). Computer simulation of a sporophytic self-incompatibility breeding system. *Australian Journal of Biological Sciences*, número 25 (343–349).
- Imrie, B. C. y Knowles, P. F. (1971). Genetic studies of selfincompatibility in *Carthamus flavescens* Spreng. *Crop Science*, número 11 (6–9).
- Izuzquiza, A. y Nieto Feliner, G. (1991). A new species y two new combinations of *Leontodon* (Compositae, Hypochaeridinae). *Nordic Journal of Botany*, número 11 (33–40).
- Jarne, P. y Charlesworth D. (1993). The evolution of the selfing rate in functionally hermaphrodite plants y animals., *Annual Review of Ecology y Systematics*, número 24 (441–466).
- Levin, D. A. (1996). The evolutionary significance of pseudo-self-fertility. *American Naturalist*, número 148 (321–332).
- Levin, D. A. (1996). The evolutionary significance of pseudo-self-fertility. *American Naturalist*, número 148 (321–332).
- Levin, D. A. (2000). *The origin, expansion y demise of plant species*. New York, USA: Oxford University Press.
- Ortiz, M.A., Talavera, S., García-Castaño, J.L., Tremetsberger, K., Stuessy, T., Balao, F. y Casimiro-Soriguer, R. (2006). Self-incompatibility and floral parameters in *Hypochaeris* sect. *hypochaeris* (Compositae). *American Journal of Botany*, volume 2, número 93 (234–244).
- Patil, B.N., Deshmukh, S.D., Kasture, M.R. y Raut, J.G. (1979). A note on natural cross pollination in sunflower. *Seed Science y Technology*, número 7 (157-159).
- Caligari P.D.S. y Hind, D.J.N. (1994). Compositae: Biology & Utilization. Proceedings of the International Compositae conference. *The Royal Botanic Gardens*, Volumen 2.
- Picó , F. X., Ouborg, N. J. y Van Groenendael, J. (2004). Influence of selfing and maternal effects on life-cycle traits and dispersal ability in the herb *Hypochaeris radicata* (Compositae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, número 146 (163–170).
- Proctor, L. y Yeo, P. (1973). *The pollination of Flowers*. London:Taplinger,.
- Reinartz, J. A. y Les. D. H. (1994). Bottleneck-induced dissolution of self-incompatibility and breeding system consequences in *Aster furcatus* (Compositae). *American Journal of Botany*, número 81 (446–455).
- Richards, A.J. (1986). *Plant Breeding Systems*. London: Chapman & Hall.
- Rousi A., (1973). Studies on the cytotaxonomy and mode of reproduction of *Leontodon* (Compositae). *Anales Botanici Fennici*, número 10 (201-215).



ISSN 1988-6047 DEP. LEGAL: GR 2922/2007 Nº 26 – MES DE ENERO 2010

Schoen, D.J. Morgan, M.T. y Batallion, T. (1996). How does selfpollination evolve? Inferences from floral ecology y molecular genetic variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences*, número 351 (1281–1290).

Solbrig, O.T. y Rollins R.C. (1977). The evolution of autogamy in species of the mustard genus *Leavenworthia*. *Evolution*, número 31 (265-281).

Spencer, C. y Barrett H. (2003). Mating strategies in flowering plants: the outcrossing–selfing paradigm. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences*, número 358 (991–1004).

Stuessy, T.F., Spooner, D.M. y Evans, K.A. (1986). Adaptive significance of ray corollas in *Helianthus grosseserratus* (Compositae). *The American Midly Naturalist*, número 115 (191-197).

Vogler, D.M. y Kalisz, S. (2001). Sex among the flowers: the distribution of plant mating systems. *Evolution. International Journal of Organic Evolution*, número 55 (202–204).

Young, A., Miller C., Gregory E. y Langston A. (2000). Sporophytic self-incompatibility in diploid y tetraploid races of *Rutidosis leptorrhynchoides* (Compositae). *Australian Journal of Botany*, número 48 (667–672).

Young, A.G., Hill, J.H., Murray y B.G., Peakall, R. (2002). Breeding system, genetic diversity y clonal structure in the subalpine forb *Rutidosis leiolepis* F. Muell. (Compositae). *Biological Conservation*, número 106 (71-78).

Autoría

- Nombre y Apellidos: GEMA CRUZ MAZO
- Centro, localidad, provincia: I.E.S. “Sierra de San Jorge”, Villanueva del Trabuco, Málaga.
- E-mail: gcrumaz@upo.es
-