



INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

TESIS

**POLINIZACIÓN Y EFICIENCIA EN LA
PRODUCCIÓN DE FRUTOS EN LA PLANTA
CLONAL GINODIOICA *FUCHSIA MICROPHYLLA***

**Para obtener el grado de
Maestro en Ciencias en Biodiversidad y Conservación**

PRESENTA

Biol. Diego Armando Meléndez Aguilar

Director (a)

Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco

Comité tutorial

Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega

Dr. Eduardo Cuevas García

M. en. C. Manuel Gonzales Ledesma

Mineral de la Reforma, Hidalgo, 2024



Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería

School of Engineering and Basic Sciences

Área Académica de Biología

Department of Biology

Mineral de la Reforma, Hgo., a 08 de agosto de 2024

Número de control: ICBI-AAB/519/2024

Asunto: Autorización de impresión.

MTRA.OJUKY DEL ROCIO ISLAS MALDONADO DIRECTORA DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH

El Comité Tutorial del nombre del producto que indique el documento curricular del programa educativo de posgrado titulado **“Polinización y eficiencia en la producción de frutos en la planta clonal ginodioica *Fuchsia Microphylla*”**, realizado por el sustentante **Diego Armando Meléndez Aguilar** con número de cuenta **335697** perteneciente al programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**, una vez que ha revisado, analizado y evaluado el documento recepcional de acuerdo a lo estipulado en el Artículo 110 del Reglamento de Estudios de Posgrado, tiene a bien extender la presente:

AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

Por lo que el sustentante deberá cumplir los requisitos del Reglamento de Estudios de Posgrado y con lo establecido en el proceso de grado vigente.

Atentamente
“Amor, Orden y Progreso”

El Comité Tutorial

Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco
Vocal

Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega
Presidente

Dr. Eduardo Cuevas García
Secretario

M en C. Manuel González Ledesma
Suplente



LFRP/CIAF

Ciudad del Conocimiento, Carretera Pachuca-Tulancingo Km. 4.5 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. C.P. 42184
Teléfono: 52 (771) 71 720 00 Ext. 40063, 40064 y 40065
aab_icbi@uaeh.edu.mx, maritzal@uaeh.edu.mx



TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	5
INTRODUCCIÓN	6
ANTECEDENTES	8
Crecimiento clonal en angiospermas	8
Contribución de la clonalidad al fitness	9
Repercusiones del crecimiento clonal en la reproducción sexual	9
Limitación por polen y ventaja femenina de hembras en especies ginodioicas	10
Limitación por polen en <i>Fuchsia microphylla</i>	12
JUSTIFICACIÓN	13
OBJETIVO GENERAL.....	14
OBJETIVOS PARTICULARES	14
MÉTODOS	15
Sitio de estudio	15
Especie de estudio.....	16
Tasa de visitas florales.....	17
Fecundidad de hembras y hermafroditas	18
Impacto del crecimiento clonal en el depósito de polen.....	19
Germinación y viabilidad de semillas	19
Análisis de datos	20
RESULTADOS	21
Cuantificación e identificación de visitantes florales y tasa de visitas.....	21
Fecundidad de hembras y hermafroditas	25
Crecimiento clonal y depósito de polen en estigmas florales.....	27
Germinación, viabilidad y calidad de la progenie	29
DISCUSIÓN	32
Visitantes florales	32
Tasa de visitas florales.....	33
Clonalidad y acumulación de flores	34
Fecundidad de hembras y hermafroditas	35

Viabilidad y calidad de la progenie	37
CONCLUSIONES	39
REFERENCIAS	41

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, al Colegio de Posgrado, al Centro de Investigaciones Biológicas y a la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación por permitirme ser parte de esta institución y continuar mi formación académica.

Al CONAHCYT por la beca de posgrado que fue parte fundamental para realizar mis estudios y trabajo en campo para elaborar y concluir esta tesis de Maestría.

Al Doctor Luis Fernando Rosas Pacheco por su gran ayuda y guía en la construcción de mi trabajo de tesis, por ser exigente y enseñarme a ser un buen y mejor estudiante. Le agradezco en sobremanera por que sin usted mi trabajo y mi formación como Maestro en Ciencias no habría sido posible, Gracias Doc Fer.

A los miembros de mi comité tutorial, por su disposición, sus comentarios y sugerencias que siempre fueron indispensables y acertado, pero, sobre todo, por su invaluable conocimiento que fue de mucha ayuda en la elaboración de mi trabajo de tesis. Agradezco a la Doctora Claudia Elizabeth Moreno Ortega, al Doctor Eduardo Cuevas García, al M. en C. Manuel González Ledesma, gracias a todos.

A mi familia, a mi madre, padre, hermanas, a mi tío Andrés y mi tío Gonzalo por siempre escucharme, por estar presentes durante todos mis estudios de Maestría, por enseñarme a alcanzar todo lo que me proponga, gracias porque ustedes son mi motivación para seguir todos los días.

A mi amigo Néstor Castillo por acompañarme a campo, por ser una persona que me ha enseñado la importancia de la amistad, gracias amigo por tu invaluable ayuda. A mi amiga Yoatzin por su amena compañía e interés en mi trabajo durante mis primeros semestres. A mis compañeros y amigos de laboratorio, a Alan y Pati, grandes compañeros, amigos y colegas que siempre tuvieron la disposición y ánimo para acompañarme a campo y por su amena compañía en el lab, a Ely por brindarme su apoyo, por compartir su conocimiento y sus buenos consejos, a Dayra por su gran apoyo y colaboración en el trabajo experimental, a Oly por su asistencia en campo y su amena compañía, a Irany por su invitación y hospitalidad a la ESAC.

RESUMEN

La coexistencia de plantas hembra y hermafroditas en una población se conoce como ginodioicismo. En esta condición el mantenimiento de hembras depende de que produzcan más y/o mejores semillas que las hermafroditas. *Fuchsia microphylla* es un arbusto ginodioico y clonal, cuyo el crecimiento vegetativo puede afectar la reproducción sexual de ambos morfos de diferente forma al incrementar el depósito de polen propio y la endogamia en hermafroditas, y reducir la disponibilidad de polen de entrecruza en las hembras. En este trabajo se exploró la influencia de la acumulación de flores la polinización y en la fecundidad de ambos morfos en una población de *F. microphylla* en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo. Se registró la identidad y la tasa de visita de polinizadores, la producción de botones, flores abiertas y frutos. Se evaluó el depósito de polen, la formación de frutos y el número de semillas por fruto en cada uno de 9 parches clonales de cada morfo sexual. Se compararon de las variables de respuesta entre ambos morfos. Se observaron 158 visitantes florales de dos órdenes: 151 Hymenoptera y 7 Diptera. La tasa de visita floral (número de flores por visita) no difiere entre hermafroditas (21) y hembras (22), pero las hermafroditas son visitadas por periodos más amplios (27 s) que las hembras (16 s) ($Z = 3.34$, $p < 0.05$), y el depósito de polen es mayor en estigmas de flores hermafroditas que en hembras (97 vs 59) granos de polen por flor ($Z = 3.86$ $p < 0.05$). El número de frutos por ramet no difiere significativamente entre hembras (11) y hermafroditas (9), pero si el número de semillas por fruto (media: 12 y 9, respectivamente, $t_{349} = 5.89$, $p < 0.05$). La dinámica de visitas a las plantas de ambos morfos es diferente e impacta de manera asimétrica el depósito de polen y el número de semillas maduras en cada fruto. Los resultados sugieren que la acumulación de flores en plantas clonales de *F. microphylla* resulta en la saturación de los estigmas y restringe la fecundación de óvulos disponibles en las flores hermafroditas, pero no en las hembras. Esto puede favorecer la fecundidad y la compensación femenina que se requiere para el mantenimiento de hembras en este sistema ginodioico.

Palabras clave: Compensación femenina, esterilidad masculina, sistemas reproductivos

INTRODUCCIÓN

Las angiospermas son el grupo de plantas más reciente en términos evolutivos, debido al desarrollo de estructuras complejas (Manetas, 2012) y diversas estrategias reproductivas que en conjunto les han permitido su diversificación y la colonización de los ecosistemas terrestres contemporáneos (Friis et al., 2011). La mayoría de las angiospermas (90%) tienen un sistema reproductivo hermafrodita, es decir se trata de plantas con flores que tienen ambas funciones sexuales (masculina y femenina). En el otro extremo de los sistemas reproductivos está el dioicismo, donde las funciones sexuales masculina y femenina están segregadas en plantas distintas. Entre estos dos extremos de expresión de la sexualidad existen distintas combinaciones de distribución de las funciones sexuales masculina y femenina en flores, en plantas y en poblaciones. Una de estas combinaciones relacionada con la segregación de las funciones sexuales, es el ginodioicismo donde tenemos plantas con flores hermafroditas y plantas con flores femeninas en la misma población. En este sistema la polinización es indispensable, principalmente para las plantas hembra pues los polinizadores fungen como vectores al mover el polen entre las plantas hermafroditas y de las hermafroditas a las hembras, en donde el éxito reproductivo y su continuidad en la población depende de este servicio (Shykoff et al., 2003).

En este sistema las hembras no producen polen y deben forzosamente recibirlo de los hermafroditas, mientras que estos pueden autofecundarse e intercambiar polen con otras plantas en la población (Richards, 1986). Debido a que el transporte de polen

depende de los polinizadores se puede esperar que las hembras en contraste con las hermafroditas tengan una mayor dependencia del servicio de los polinizadores para la polinización y producción de frutos y semillas (Schemske & Lande, 1985; Maurice & Fleming, 1995; Mc Cauley & Taylor, 1997; Ashman et al., 2000). Factores como el comportamiento y la eficiencia de los polinizadores, la composición de la comunidad y la densidad poblacional se han relacionado con la limitación por polen. En poblaciones ginodioicas el incremento de plantas y/o flores femeninas resulta en una disminución de polen de plantas hermafroditas que se requiere para la reproducción sexual (Ashman et al., 2000).

Por otro lado, la propagación clonal de plantas individuales es un aspecto común de las angiospermas que influye en la ecología y evolución de los sistemas reproductivos (Vallejo-Marin et al., 2010). Sin embargo, el impacto de la propagación clonal sobre la forma en que hembras y hermafroditas de especies ginodioicas se aparean y producen semillas ha sido muy poco estudiado. La propagación clonal incrementa el tamaño de parches clonales, la densidad de tallos y el número de flores en una planta individual (Goulson, 2000; Charpentier, 2002), lo cual tiene el potencial de afectar de manera asimétrica la polinización y la producción de frutos y semillas en hembras y hermafroditas de especies ginodioicas. La concentración de flores que no producen polen en parches clonales puede resultar en limitación por polen y en una baja eficiencia en la producción de frutos y semillas en hembras. En contraste, no se espera que la concentración de flores en hermafroditas limite la disponibilidad de polen ni la producción de semillas. Lo anterior estaría íntimamente relacionado con el papel de

los polinizadores y su servicio en ambos morfos sexuales. En este contexto el principal objetivo de este proyecto consiste en cuantificar a los visitantes florales y su tasa de visitas a flores de hembras y hermafroditas, con la finalidad de explorar cual es la influencia del servicio de polinización en la fecundidad de ambos morfos sexuales en una especie ginodioica con crecimiento clonal.

ANTECEDENTES

Crecimiento clonal en angiospermas

Muchas angiospermas tienen la capacidad de producir descendencia de manera sexual y asexual (Eckert, 2002). La forma más común de reproducción asexual en este grupo es el crecimiento clonal y se ha estimado que el 80% de las especies pueden reproducirse de este modo (Klimes et al., 1997). La estructura de los clones se compone de módulos vegetativos (ramets) que son producidos por un genotipo parental (genet) (Vallejo-Marin et al., 2010). El crecimiento clonal en angiospermas resulta en un incremento del número de flores en el mismo individuo, mayor probabilidad de polinización entre flores de la misma planta (geitonogamia) y por lo tanto en un incremento en la tasa de endogamia en plantas individuales, y una reducción en la exportación de polen que limita la tasa de entrecruza entre plantas en la población. El incremento de los apareamientos geitonogámicos en plantas clonales, se debe principalmente a que el forrajeo de los polinizadores ocurre con mayor frecuencia entre ramets florales del mismo genet o clon (Widen & Widen, 1990).

Contribución de la clonalidad al fitness

El crecimiento clonal como una estrategia de reproducción asexual permite a los individuos una mayor capacidad para adquirir y almacenar recursos, puede reducir el riesgo de mortalidad y aumenta el potencial de colonizar áreas perturbadas incrementando su adecuación (Eckert, 2002). Además, debido a que la propagación clonal produce un incremento del tamaño de plantas individuales, esto puede resultar en mayor atracción de los polinizadores una vez que el número de flores aumenta. Sin embargo, dichos efectos pueden tener consecuencias negativas en la reproducción sexual de las plantas clonales, debido principalmente a que el crecimiento clonal restringe la dispersión de polen en la población (Vallejo-Marin et al., 2010)

Repercusiones del crecimiento clonal en la reproducción sexual

El crecimiento clonal tiene repercusiones en la dispersión del polen y en la forma en la que ocurren los apareamientos. Por un lado, el incremento en el tamaño de las plantas se asocia con un aumento de la cantidad de polen propio que se captura como resultado de la dispersión de polen entre las flores del mismo clon (geitonogamia) (Handel, 1985 y Charpentier, 2002). Al mismo tiempo, esto reduce la cantidad de polen que puede exportarse a otras plantas y la probabilidad de obtener polen de entrecruza de otras plantas en la población. A pesar de que la geitonogamia puede proporcionar seguridad reproductiva y representar una ventaja para las plantas clonales, el incremento de la tasa de endogamia implica costos reproductivos que

resultan de la expresión de genes deletéreos que reducen la viabilidad de la progenie (depresión por endogamia). Además, el polen y los óvulos que se utilizan en apareamientos endogámicos y que resultan en progenie de baja calidad, no pueden ser empleados en apareamientos de entrecruza, lo cual se conoce como descuento de polen y semillas (Eckert, 2000).

Limitación por polen y ventaja femenina de hembras en especies ginodioicas

En sistemas ginodioicos el servicio de polinización es indispensable para la producción de frutos, particularmente para las plantas femeninas que producen frutos y semillas exclusivamente con polen de entrecruza (Ashman et al., 2000). La falta de polinizadores y/o bajas tasas de visitas florales pueden afectar el éxito reproductivo y la tasa de entrecruzamiento de plantas individuales. La falta de los polinizadores o bien la baja disponibilidad de polen de entrecruza, puede limitar la producción de semillas en ambos morfos florales, pero este efecto sucede con mayor intensidad en hembras que en hermafroditas, particularmente si estas últimas son autocompatibles y pueden fecundar sus óvulos con polen propio (Lewis, 1941 & Lloyd, 1974).

La restricción de la fecundidad de las hembras tiene importantes consecuencias en el mantenimiento del ginodioicismo, puntualmente debido a que la pérdida de la función masculina representa una desventaja reproductiva de las hembras frente a las hermafroditas. Para compensar dicha desventaja, las hembras deben producir más y o mejores semillas que las hermafroditas. Planteamientos teóricos indican que esta condición es fundamental para el mantenimiento de plantas con esterilidad masculina

en la población, y del ginodioicismo como sistema reproductivo estable (Charlesworth & Charlesworth, 1978 & Charlesworth, 1981).

En plantas ginodioicas se ha demostrado que la producción de frutos y semillas por parte de las hembras está íntimamente relacionada con su frecuencia y con la frecuencia de plantas que producen polen en la población. Puntualmente, como ya se mencionó, las hembras dependen en su totalidad de la disponibilidad de polen de entrecruza para la producción de frutos y semillas, y se ha mostrado (Widen & Widen 1990) que cuando la frecuencia de hembras es alta, la producción de frutos y semillas en estas plantas es baja como resultado de la limitación por polen. Es decir, una baja disponibilidad de polen puede representar una importante restricción para la reproducción sexual de las hembras de *Glechoma heredaceae*, una especie ginodioica con crecimiento clonal.

Limitación por polen en *Fuchsia microphylla*

En algunas localidades del estado de Hidalgo, se ha documentado que la planta ginodioica *Fuchsia microphylla* tiene crecimiento vegetativo que produce amplios parches clonales con numerosos tallos o ramets. Este crecimiento clonal resulta en la acumulación de flores del mismo morfo en cantidades considerables. El número promedio de ramets por parche clonal es de 61 y 47 en hembras y hermafroditas respectivamente. Dado que el número promedio de flores por ramet es de 27 y 18 respectivamente, el número total de flores en un parche clonal puede ir desde 850 hasta 1600 flores. En esta condición se ha mostrado que las hembras producen un menor número de semillas por fruto (Trejo-Arteaga, 2019), y que el suministro manual de polen a flores de polinización abierta incrementa significativamente el número de semillas por fruto, principalmente en las hembras (Pérez, 2023). En conjunto, esta información indica que la acumulación de recursos florales en parches clonales monomórficos puede resultar en una pobre disponibilidad de polen de entrecruza que limita la fertilización de óvulos disponibles, y la eficiencia en la producción de semillas y frutos en las plantas de ambos morfos. Sin embargo, se desconoce la dinámica de las visitas florales por parte de los polinizadores, su papel en el transporte de polen dentro y entre parches clonales de ambos morfos, y la relación que el servicio de polinización tiene en la asimetría en fecundidad entre hembras y hermafroditas de esta especie ginodioica con crecimiento clonal.

JUSTIFICACIÓN

En este trabajo se plantea explorar la influencia del servicio de polinización en la eficiencia en la producción de frutos y semillas de hembras y hermafroditas de la planta ginodioica y con crecimiento clonal *Fuchsia microphylla*. El estudio integrado de la clonalidad, la polinización y la reproducción sexual en plantas ginodioicas es relevante para conocer la influencia de la acumulación de recursos florales en la dinámica de polinización y en la fecundidad de ambos morfos florales. Puntualmente, este trabajo aportará información de ecología básica que contribuirá a comprender el papel de los polinizadores en la limitación por polen, y en la producción de semillas principalmente en hembras de sistemas ginodioicos. Además, el desarrollo de este proyecto brindará información que contribuirá a comprender la influencia del incremento de apareamientos geitonogámicos y su impacto en la calidad de la progenie de plantas hermafroditas. En conjunto, la información generada contribuirá a esclarecer las consecuencias ecológicas de la propagación clonal en la polinización y en la fecundidad de hembras y hermafroditas, que son aspectos fundamentales en el mantenimiento del ginodioicismo.

OBJETIVO GENERAL

Cuantificar los visitantes florales y la tasa de visitas en parches de hembras y hermafroditas, con la finalidad de explorar la influencia del servicio de polinización en la fecundidad de ambos morfos sexuales en *Fuchsia microphylla*, una especie arbustiva ginodioica con crecimiento clonal.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Cuantificar e identificar a nivel de orden a los visitantes florales mediante observación directa y registrar la tasa de visitas florales en hembras y hermafroditas para evaluar si la densidad de los parches florales impacta de manera asimétrica el servicio de polinización de ambos morfos sexuales.
- Evaluar la relación entre la tasa de visitas florales y la fecundidad de hembras y hermafroditas, utilizando como estimadores el número de semillas por fruto y la fracción de flores que producen frutos (fruit-set).
- Evaluar la influencia del crecimiento clonal en el depósito de polen en estigmas florales de ambos morfos sexuales, analizando la relación entre el número de flores, el número de visitas florales y la cantidad de polen depositado en flores expuestas a polinización abierta.
- Evaluar la germinación, crecimiento y supervivencia de las semillas de ambos morfos sexuales para evaluar el desempeño de la progenie

MÉTODOS

Sitio de estudio

Este estudio se realizó en el Parque Nacional el Chico, que se ubica en el Estado de Hidalgo en las coordenadas 20°10'10'' a 20°13'25'' latitud Norte, y 98°41'50'' a 98°46'02'' longitud Oeste. El clima que predomina en “el Chico” es templado-subhúmedo, con una temperatura media de 12 a 18°C y precipitación de 1479.5

milímetros anuales (CONANP, 2006). Debido a las distintas características altitudinales, geológicas, y climáticas en el Parque Nacional El Chico, se presenta un ecosistema forestal con seis de las nueve especies de coníferas del país. *Abies religiosa*



Figura 1. Bosque de *Abies religiosa* en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo.

(Medina & Rzedowski, 1981), el más abundante y ocupa la mayor superficie dentro del Parque, desde los 2 600 a los 3 086 msnm (Figura 1). El Parque tiene además una gran diversidad de flora, constituida por aproximadamente 545 especies de plantas, de las cuales 12 son gimnospermas y 533 son angiospermas. El grupo de las angiospermas se conforma de 423 especies de plantas dicotiledóneas y 110 de

monocotiledóneas que en conjunto incluyen árboles, epífitas, hierbas y arbustos, que predominan en el sotobosque y en áreas abiertas (Hernández, 1995).

Especie de estudio

Fuchsia microphylla (Onagraceae), es un arbusto ginodioico que se distribuye en Jalisco, Michoacán, Hidalgo y el Estado de México, hacia el sureste en Veracruz, Oaxaca y Chiapas; en Centroamérica se reporta desde el sur de Costa Rica hasta el norte de Panamá (Wagner & Hoch, 2005). Esta especie pertenece a la familia Onagraceae dentro del orden Myrtales y se ubica en la sección Encliandra en donde se conocen 14 especies de plantas ginodioicas y dioicas. Se ha reportado que es polinizada por colibríes (*Lampornis clamenciae*) (Jimeno-Sevilla, 2018) y por abejorros (*Bombus ephippiatus*) (León-Jacinto, 2016), lo cual coincide con los polinizadores del género *Fuchsia* que incluyen abejas comunes (*Apis mellífera*) y colibríes de diferentes especies (*Hylocharis leucotis* y *Eugenes fulgens*) (Álvarez-Baños, 2014). *F. microphylla* tiene un marcado dimorfismo floral. Las flores de las plantas hermafroditas son perfectas, tienen pétalos que miden de 1.5 - 5.8 mm de largo, 8 estambres y anteras blancas con polen fértil, el estilo mide de 8.4 - 17.7 mm y el estigma es exserto (Figura 2A). Por su parte, las flores pistiladas de las hembras son más pequeñas, tienen pétalos que miden de 0.7 - 3mm de largo, el estilo mide de 4.6 - 8.6 mm, el estigma es exserto en menor medida que en las hermafroditas y carecen de anteras o bien pueden tener anteras reminiscentes estériles (Figura 2C)

(Wagner y Hoch, 2005). Marcando un claro dimorfismo sexual entre hembras y hermafroditas (Figura 2B)



Figura 2. Flores de *Fuchsia microphylla*. A) Flor perfecta de planta hermafrodita. B) Dimorfismo sexual, hermafroditas en la parte superior y hembras en la parte inferior. C) Flor pistilada de planta hembra.

Tasa de visitas florales

Previo al inicio del periodo de floración se exploraron los sitios de muestreo, se seleccionaron un total de 18 individuos (parches) (9 hembras y 9 hermafroditas). Se estimó el área aproximada (m^2) que abarcaba cada parche clonal y en cada uno se identificaron 3 ramets donde se registró el número de botones y el número de flores abiertas. Estos registros brindaron información sobre la cantidad de flores y su densidad en la temporada reproductiva, un aspecto fundamental para registrar las visitas florales.

Durante el periodo de floración (agosto 2022 - enero 2023) se hizo el registro de los visitantes florales de manera directa en los parches, así como su identificación. La captura de datos de las observaciones se obtuvo en periodos de 20 minutos entre las 08:00 y 15:00 horas mediante una bitácora de registros y con apoyo de video. En cada

ronda de observación de visitas florales se registraron: fecha y hora del registro, morfo y número de planta, morfoespecie del visitante floral, si el visitante hace o no contacto con las estructuras reproductivas, número de flores visitadas y tiempo que interactúa el visitante floral en cada parche.

Fecundidad de hembras y hermafroditas

Durante el periodo de floración y en intervalos de 5 días se registró, el número de flores abiertas (Figura 3A), el número de botones (Figura 3B) y el número de frutos (Figura 3C) en 3 ramets de cada uno de los 18 parches clonales focales. Posteriormente, en cada uno de los parches clonales se colectaron 20 frutos para cuantificar el peso de los frutos y el número de semillas por fruto (Figura 3D).

Se colectaron 128 flores abiertas que habían estado expuestas a los visitantes florales por lo menos durante un día. Los estigmas de flores de ambos morfos sexuales se tiñeron con el protocolo modificado de Acetocarmin/Fuchsin básica (Prakash, 1986). Se hicieron preparaciones semipermanentes que se fotografiaron a 40 aumentos en el microscopio óptico, el conteo de polen en los estigmas florales se realizó con ayuda del software *ij*. de Java. La información de este apartado en conjunto se empleará para explorar la relación entre las visitas florales, el depósito de polen y la fecundidad de hembras y hermafroditas.

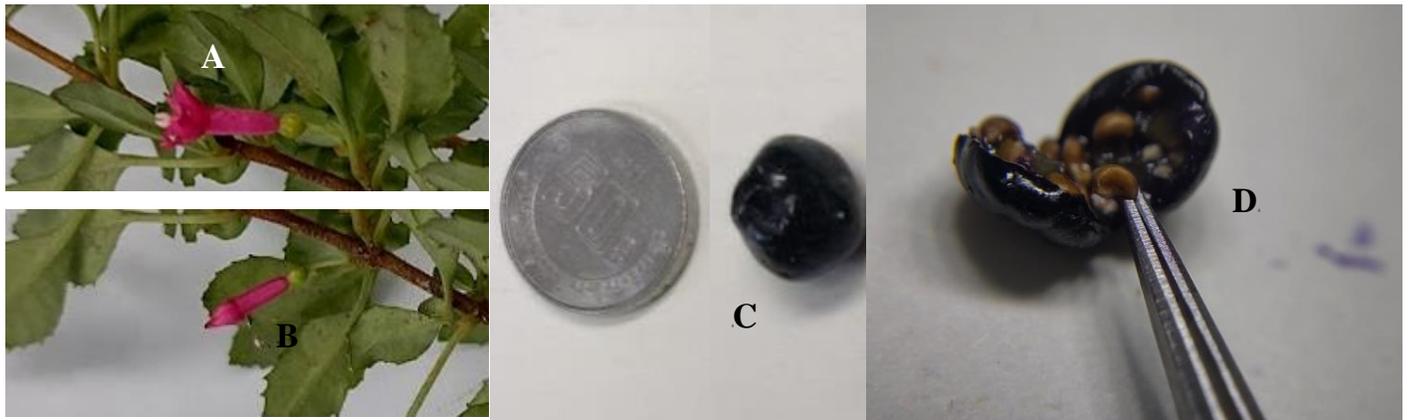


Figura 3. A) Flores, B) botones, C) frutos y D) semillas de *Fuchsia microphylla*

Impacto del crecimiento clonal en el depósito de polen

Para explorar si el crecimiento clonal tiene un efecto asimétrico en la disponibilidad de polen en hembras y hermafroditas se analizó el efecto del área, el número de ramets y/o número estimado de flores por planta y morfo, sobre el número de granos de polen depositados en estigmas de flores expuestas a polinización abierta.

Germinación y viabilidad de semillas

Se sembraron las semillas de 10 frutos de cada una de las 18 plantas con la finalidad de evaluar la viabilidad de la progenie. Previamente a la siembra las semillas fueron hidratadas con agua por 1 hora para posteriormente colocarlas en charolas de germinación con 50% tierra negra, 30% peat moss y 20% gravilla de tezontle. Todas las semillas de cada fruto fueron colocadas en pozos individuales, recuperando los datos del porcentaje de germinación de cada fruto. Un mes después de haber germinado cada plántula se trasplantó a un pozo individual en charolas de crecimiento con su respectiva identidad. Cada 5 días y por un periodo de 10 semanas se registró

el número de hojas/plántula, la altura de las plántulas y la sobrevivencia de cada individuo.

Análisis de datos

Los datos fueron analizados utilizando pruebas de comparación de dos grupos (*t* de Student) y correlaciones de Pearson. Para cada variable de respuesta se verificó la normalidad y homogeneidad de las varianzas. Cuando fue requerido se utilizó una transformación logarítmica de las variables de respuesta para cumplir los requisitos mencionados. Cuando no se cumplían dichos requisitos se utilizó una prueba no paramétrica análoga a la *t* de Student para muestras independientes (Wlixon test) y pruebas de Spearman, para correlaciones no paramétricas. Las pruebas de comparación de grupos se implementan para explorar el efecto del morfo floral (hembras vs hermafroditas) en las variables relacionadas con las visitas florales y con la fecundidad. Las correlaciones simples se utilizaron para explorar como se relaciona el depósito de polen en flores de hembras y hermafroditas con el número de flores por parche y por ramet (crecimiento clonal). Los resultados se describen reportando la media.

RESULTADOS

Cuantificación e identificación de visitantes florales y tasa de visitas

Se cuantificaron un total de 158 visitantes florales de dos órdenes de insectos, 151 pertenecen a Hymenoptera, 83 visitantes en plantas hermafroditas y 68 visitantes en plantas hembra; y 7 a Díptera con 5 visitantes en plantas hermafroditas y 2 visitantes en plantas hembra. Para los Hymenoptera se registraron un total de 1078 visitas florales de las cuales 717 fueron en plantas hermafroditas y 361 visitas en plantas hembra y de Díptera un total de 17 visitas florales con 14 visitas a plantas hermafroditas y 3 visitas a plantas hembra (Figura 4A-4C).

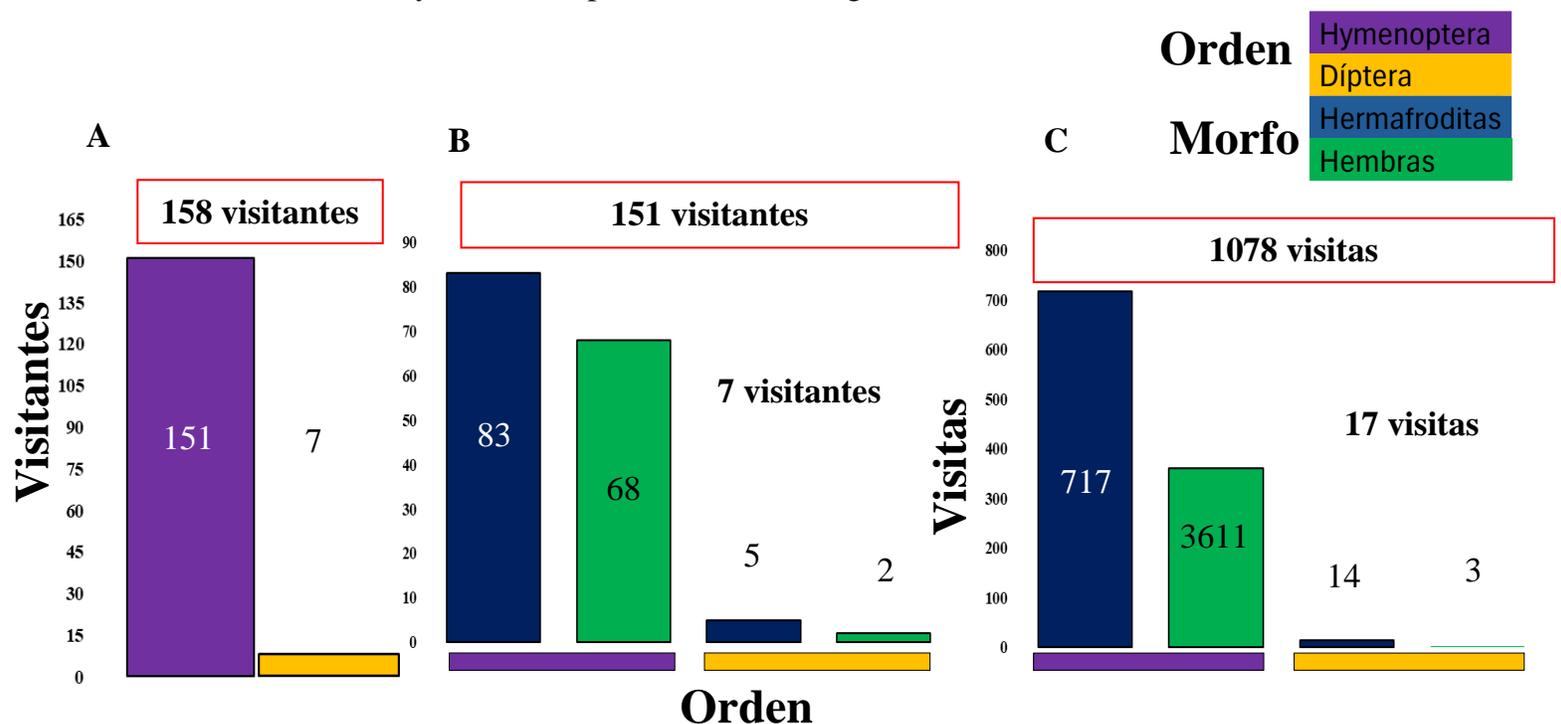


Figura 4. Visitas totales a plantas por orden (A), visitas a plantas por orden por morfo (B) y visitas a flores por orden por morfo (C); en hembras y hermafroditas, de la especie ginodioica *F. microphylla* Kunth (Onagraceae).

La tasa de visitas por planta (visitas por hora), y la tasa de vistas florales (flores visitadas por minuto) en hembras (3.9 y 22) y hermafroditas (3.7 y 21) (Figura 5A y 5 B) respectivamente, no difieren ($Z = 1.75$ $p > 0.05$ en ambos casos). En contraste, el tiempo de visita por planta es de (27.5 s) en hermafroditas y de (16.2 s) en hembras (Figura 5C), y por flor de (3.2 s) en hermafroditas y de (2.9 s) en hembras (Figura 5D) con diferencias estadísticas entre hembras y hermafroditas ($Z = 3.34$, $p < 0.05$ y $t_{155} = 2.06$, $p < 0.05$) respectivamente.

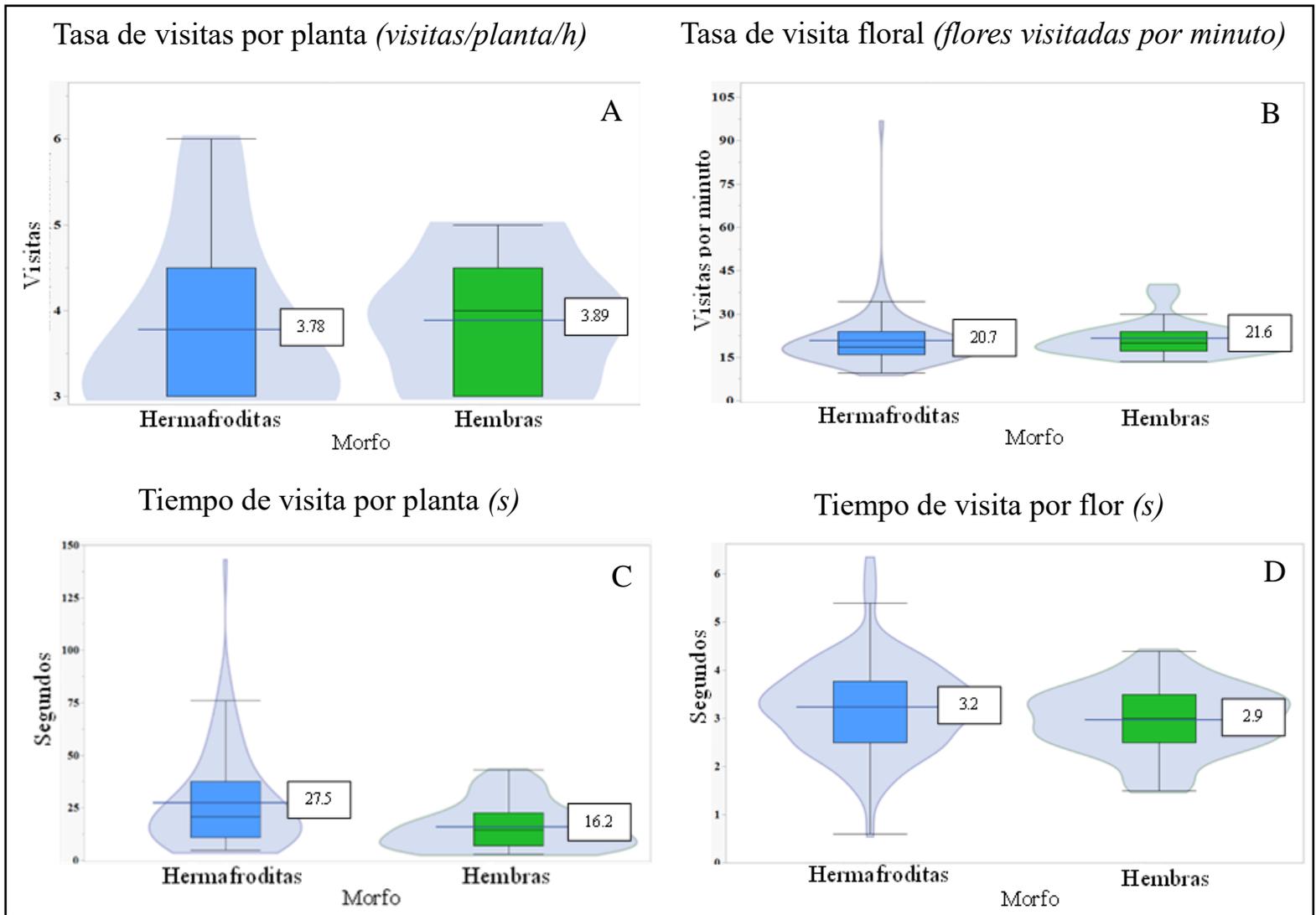


Figura 5. Tasa de visitas por planta (A), tasa de visita floral (B), tiempo de visita por planta (segundos) (C) y tiempo de visita por flore (D), en plantas de *Fuchsia microphylla*. La silueta en gris muestra la distribución de los datos, barra azul indica la posición del promedio

El número de flores visitadas por planta en cada visita difiere significativamente entre los morfos florales $Z= 3.44, p < 0.05$, en hermafroditas es de 8.2 y en hembras de 5.2 (Figura 6A). El número de flores por ramet es de 16.25 en hermafroditas y de 10.26 en hembras sin diferencias significativas ($Z= 1.79, p > 0.05$) (Figura 6B). El número de flores disponibles por planta fue de 7014 en las hermafroditas y de 5485 en hembras y no difiere significativamente entre los morfos florales ($Z= 3.44 p > 0.05$) (Figura 6C).

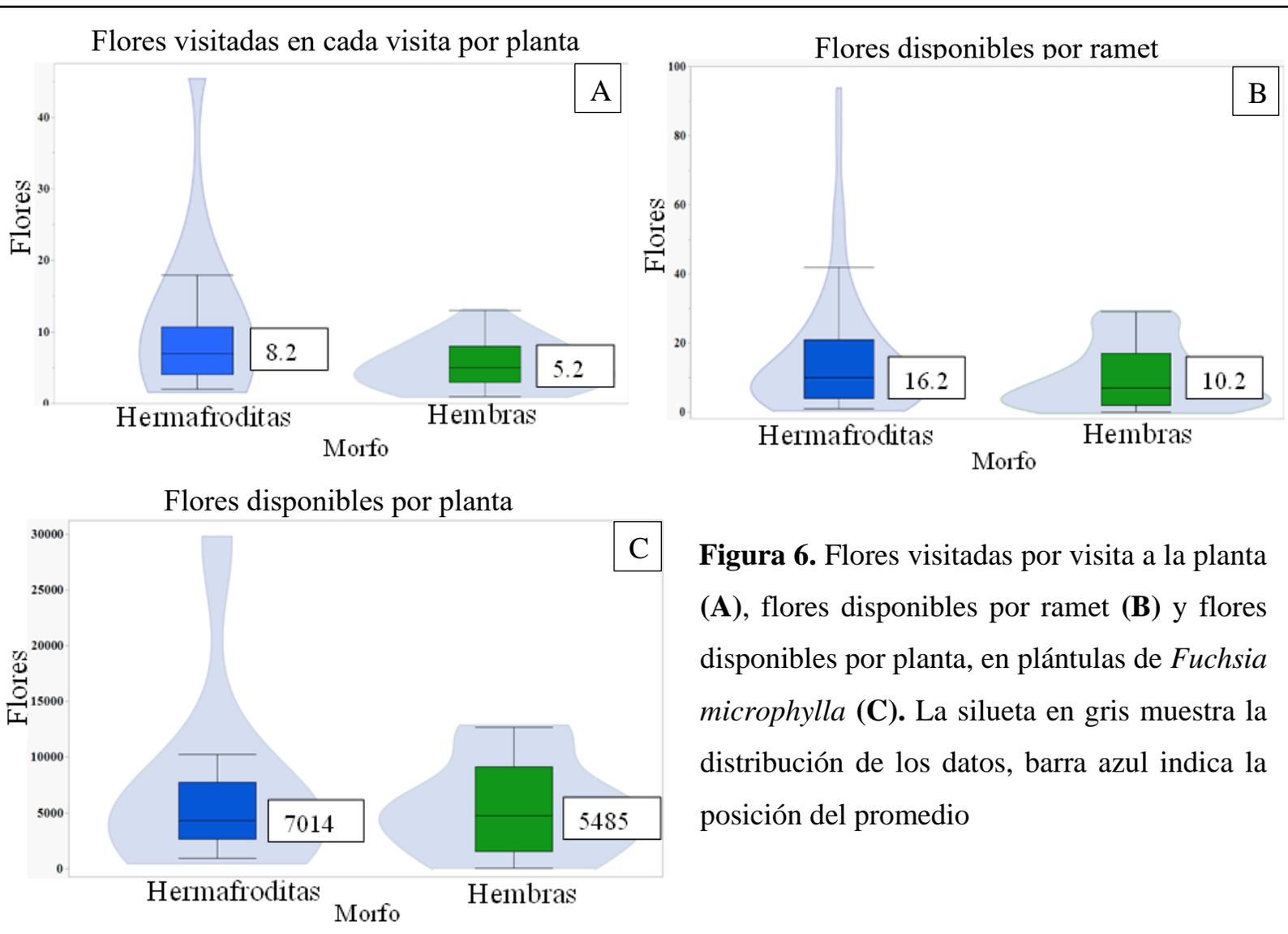
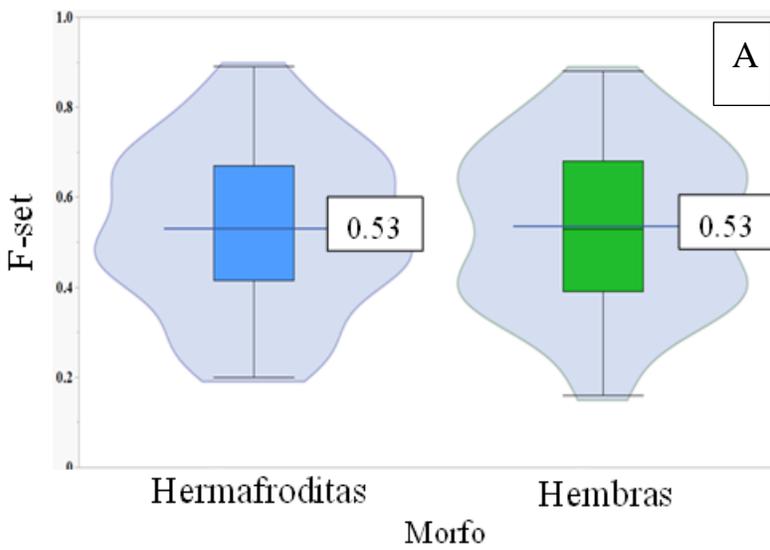


Figura 6. Flores visitadas por visita a la planta (A), flores disponibles por ramet (B) y flores disponibles por planta, en plántulas de *Fuchsia microphylla* (C). La silueta en gris muestra la distribución de los datos, barra azul indica la posición del promedio

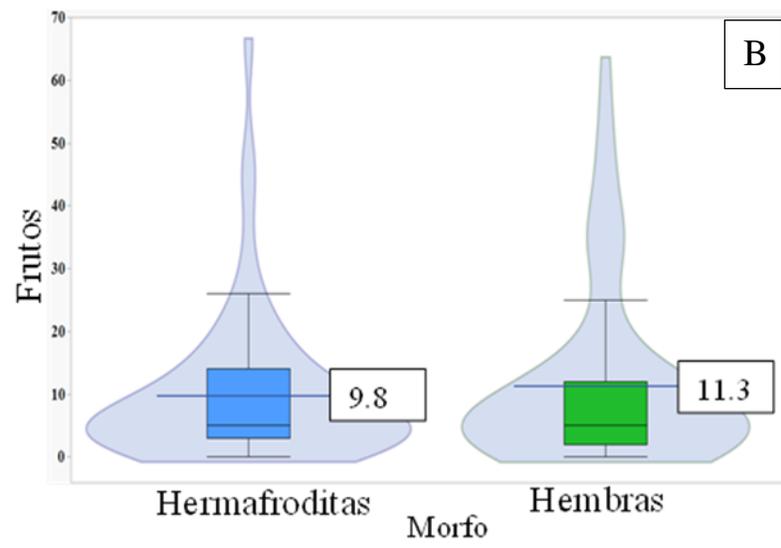
Fecundidad de hembras y hermafroditas

El Fruit-set en los parches clonales de ambos morfos es de 0.53 ($t_{(95)} = 0.12, p > 0.05$) (Figura 7A). La producción promedio de frutos por ramet no difiere significativamente entre hembras 11.3 y hermafroditas 9.8 ($t_{(120)} = 0.64, p > 0.05$) (Figura 7B). El número de semillas en frutos de polinización abierta difiere significativamente entre hembras 11.8 y hermafroditas 8.6 ($t_{(349)} = 5.89, p < 0.05$) (Figura 7C), pero el peso de los frutos no difiere significativamente, pues los frutos de las hermafroditas pesan 0.16 g vs 0.17 g en las hembras ($t_{(318)} = 1.4, p > 0.05$) (Figura 7D). Además, el número de granos de polen depositado en los estigmas de las flores difiere significativamente entre morfos, ya que las flores de las hermafroditas tienen casi el doble de granos de polen (97) vs (59) en las flores de hembras ($Z = 3.86, p < 0.05$) (Figura 7E).

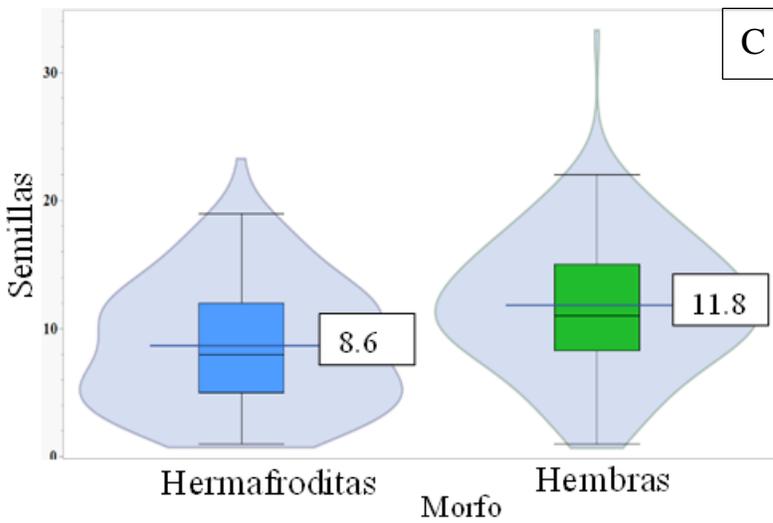
Fracción de flores convertidas en frutos F-set



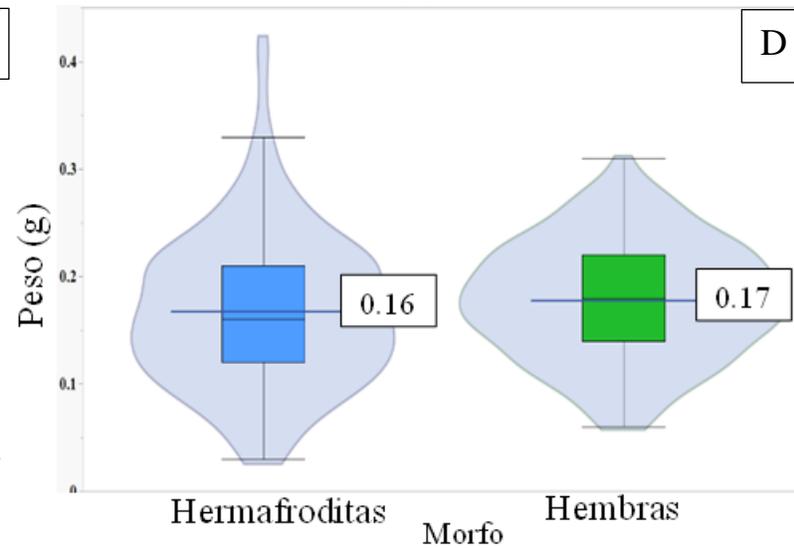
Producción promedio de frutos por ramet



Producción promedio de semillas por fruto



Peso promedio de los frutos



Promedio de granos de polen por flor

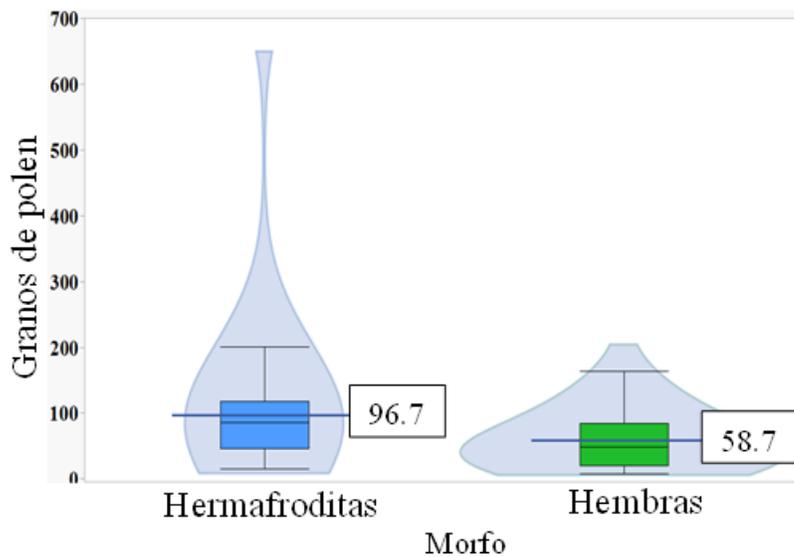


Figura 7. Fracción de flores que producen fruto (A), número de frutos por ramet (B), número de semillas por fruto (C), peso de frutos por morfo (D) y número de granos de polen por flor (E). La silueta en gris muestra la distribución de los datos, barra azul indica la posición del promedio.

Crecimiento clonal y depósito de polen en estigmas florales

No se encontraron correlaciones significativas entre el número de flores disponibles por planta y el número de granos de polen depositados en los estigmas, ni entre el número de visitas florales y el depósito de polen en los estigmas en hermafroditas ($p > 0.05$, $R^2 = 0.028$ y $R^2 = 0.012$) (Figura 8A y 8C) y hembras ($R^2 = 0.012$ y $R^2 = 0.033$ respectivamente) (Figura 8B y 8D).

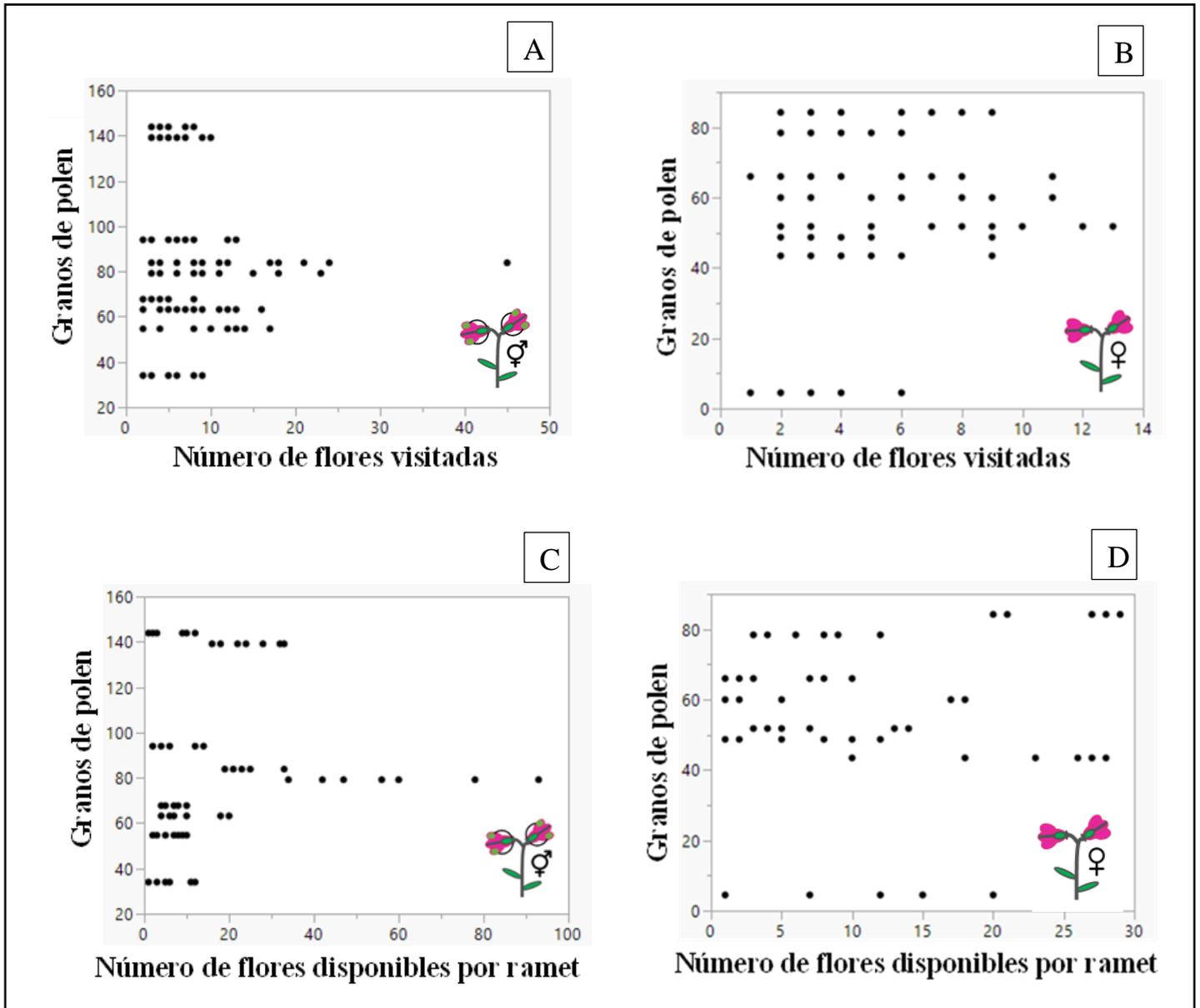


Figura 8. Relaciones no significativas entre el número de flores visitadas y granos de polen en estigmas de flores hermafroditas, (A) y flores hembra, (B), así como entre el número de flores disponibles por ramet y el número de granos de polen en flores hermafroditas (C) y flores hembra (D) de *F. microphylla*.

Germinación, viabilidad y calidad de la progenie

Los frutos de hembras tienen en promedio más semillas que las hermafroditas; sin embargo, la proporción de germinación (0.21 vs 0.16) y la proporción de supervivencia (71.9 vs 74.8) en hermafroditas y hembras respectivamente no difieren ($Z = 0.28$, $p > 0.05$) (Figura 9A y 9B). En la cuarta semana de registro la totalidad de las semillas viables habían germinado, después de este periodo no se observaron nuevos eventos de germinación. Al final de las 10 semanas de registro, el porcentaje de semillas que germinaron fue similar en hembras y hermafroditas.

Como indicadores del vigor de la progenie se registró el número de hojas y la longitud del tallo de las plántulas cada 5 días por un periodo de 10 semanas; teniendo como resultado que el crecimiento de las plántulas (altura y número de hojas) no mostró diferencias estadísticas significativas hermafroditas (2.5 y 17.5) y hembras (2.9 y 17.7), respectivamente, ($t_{1338} = 1.32$, $p > 0.05$) (Figura 9C y 9D).

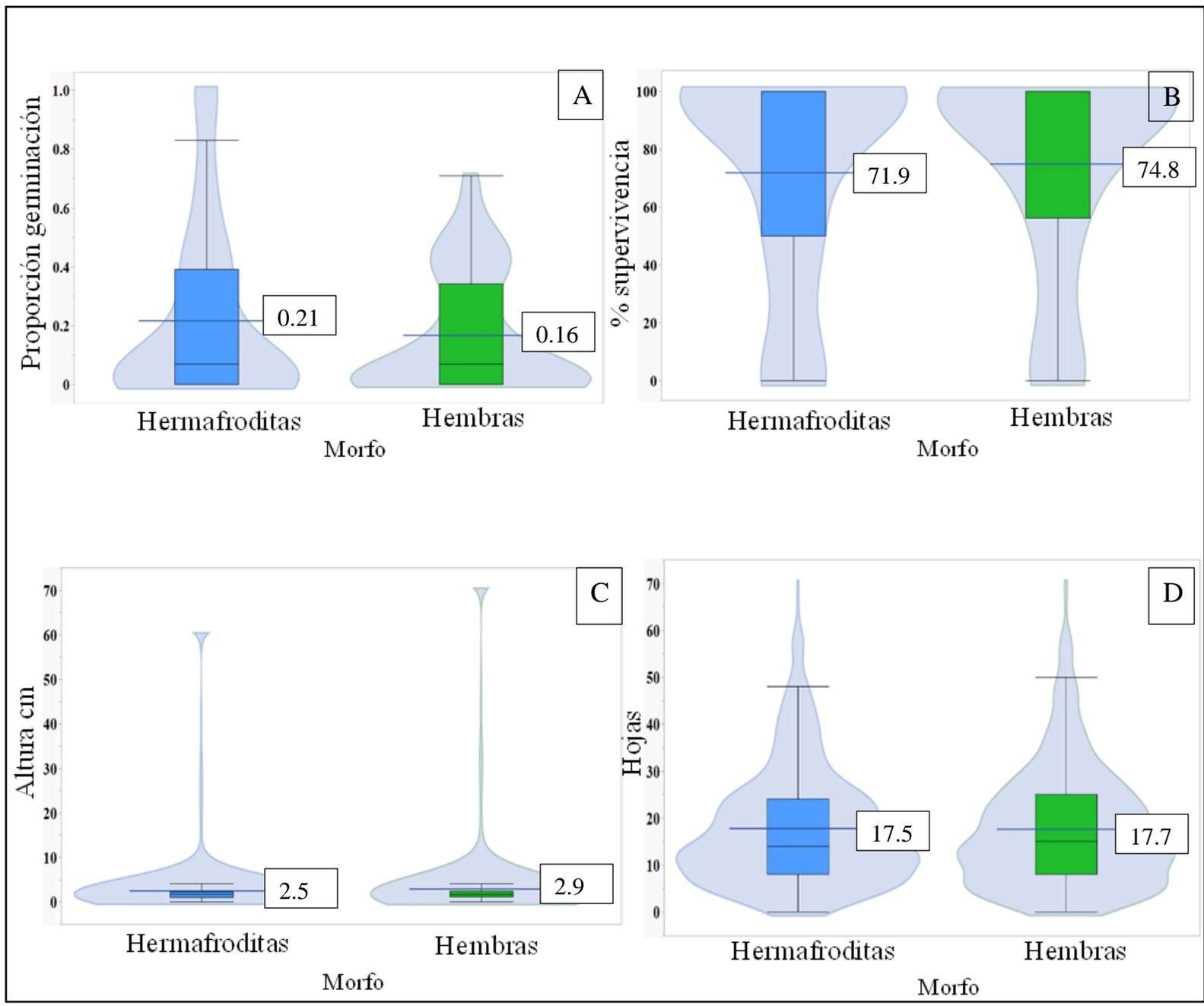


Figura 9. Proporción de germinación (A), porcentaje de supervivencia (B), altura promedio de las plántulas (C) y promedio de nuevas hojas por plántula (D), en plántulas de *Fuchsia microphylla*. La silueta en gris muestra la distribución de los datos, barra azul indica la posición del promedio

Tabla 1. Resumen de resultados. Se incluye contraste entre hembras y hermafroditas de las variables analizadas y las secciones de resultados se indican por color. Las diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) en los contrastes se indican con *

Atributos	Hembras	Vs	Hermafroditas	Contraste	Sección
Tamaño de los parches (m ²)	8.76	<	9.18	ns	
Flores disponibles por planta	5485	<	7014	ns	
Flores disponibles por ramet	10.36	<	16.25	ns	
Tasa de visitas por planta (visitas/planta/hora)	3.9	>	3.7	ns	Visitas florales
Tasa de visita floral (flores visitadas por minuto)	22	>	21	ns	
Tiempo de visita por planta (s)	16.2	<	27.5	*	
Tiempo de visita por flor(s)	2.9	<	3.2	*	
Flores visitadas en cada visita a la planta	5.2	<	8.2	*	
Fracción de flores convertidas en frutos (F-set)	0.53	=	0.53	ns	Fecundidad
Producción promedio frutos por ramet	11.3	>	9.8	ns	
Peso promedio de los frutos	0.17	>	0.16	ns	
Producción promedio de semillas por fruto	11.8	>	8.6	*	
Promedio de granos de polen por flor	58.7	<	96.7	*	
Germinación (%)	0.16	<	0.21	ns	Viabilidad y desempeño de la progeie
Supervivencia (%)	74.8	>	71.9	ns	
Longitud de tallos (cm)	2.9	>	2.5	ns	
Núm. hojas por plantula	17.7	>	17.5	ns	

DISCUSIÓN

Visitantes florales

Los resultados indican que los visitantes florales más comunes en *Fuchsia microphylla* pertenecen al orden Hymenoptera, principalmente diversas especies de abejas donde sobresalen abejorros con más del 98% de las observaciones. El alto nivel de registros de abejas como principal visitante floral se ha documentado en otros estudios con *F. microphylla* (Cuevas-García et al., 2014). En otras investigaciones donde se ha realizado la observación de visitantes florales de *Fuchsia*, *Bombus ephippiatus* ha sido reportado como el único visitante floral. También se ha reportado como principal visitante floral de *F. microphylla* a abejas del género *Deltoptila* (Leon-Jacinto, 2016). Es probable que las abejas que visitan las flores *F. microphylla*, sean atraídos por el néctar y el polen que conforman una parte esencial de la dieta de estos polinizadores y sus larvas (Martínez de Castro, 2019). En el Parque Nacional El Chico se han reportado varias especies de abejorros (*Bombus medius*, *Bombus diligens* y *Bombus ephippiatus*) (García-Rodríguez et al., 2021), por lo que probablemente la mayoría de las visitas florales observadas y los principales polinizadores de *F. microphylla* en el sitio de estudio sean abejas del género *Bombus*. Además, se observaron algunos colibríes visitando las flores de *F. microphylla*, pero estas visitas ocurren con baja frecuencia y no se documentaron visitas de colibríes durante el registro de visitas florales. En trabajos previos se ha reportado que *Hylocharis leucotis*

es una especie de colibrí que visita comúnmente las flores de *F. microphylla* en localidades de Metztitlán (Martínez-García, 2006).

Tasa de visitas florales

El tiempo de visita por flor y el número de flores visitadas por planta fueron mayores en las hermafroditas. Se ha documentado que las flores de ambos morfos producen néctar como recompensa para sus polinizadores (Martínez de Castro, 2019). Por lo tanto, una de las posibles causas detrás de esta asimetría en la dinámica de visitas florales es que las flores hermafroditas en contraste con las flores pistiladas de las hembras producen polen. Esta recompensa floral, es la principal fuente de proteínas, lípidos, minerales y vitaminas para las abejas, que fueron registradas como los principales visitantes florales de *Fuchsia* en el sitio de estudio (Martínez de Castro, 2019). Además, la acumulación de recursos florales incrementa la cantidad de polen que los visitantes florales pueden encontrar y recolectar en parches de hermafroditas. Los resultados de esta sección sugieren que la amplia oferta de polen en plantas hermafroditas puede constituir un recurso relativamente más redituable en relación con la dinámica de forrajeo, que implicaría mayor número de flores visitadas/parche y mayor tiempo invertido en cada flor visitada.

Clonalidad y acumulación de flores

El crecimiento vegetativo de las plantas de *Fuchsia microphylla* resulta en un alto nivel de extensión de los parches clonales que va de 1 hasta 39 m² (Trejo-Arteaga, 2019). La extensión de los parches clonales puede favorecer la captura de recursos en ambientes perturbados (Hutchings & Wijesinghe 1997), el mantenimiento de las poblaciones en condiciones ambientales subóptimas (Kudoh et al. 1999; Eriksson y Ehrién, 2001) y un incremento en la atracción de los polinizadores por el aumento del despliegue floral (Harder & Barrett, 1996). Las consecuencias del crecimiento clonal en la atracción de polinizadores y en la reproducción sexual de las plantas se han estudiado fundamentalmente en poblaciones sexualmente monomórficas de plantas con flores hermafroditas (Vallejo et al., 2010), pero no en poblaciones de plantas con sistemas reproductivos sexualmente polimórficos como el ginodioicismo. Los resultados de este trabajo muestran que la acumulación de flores en parches clonales puede influir de manera asimétrica en la dinámica de visitas florales en hembras y hermafroditas. Además de este efecto en las visitas florales, se detectaron diferencias significativas en la cantidad de granos de polen que se deposita en los estigmas de flores de hembras y de hermafroditas. Específicamente se encontró que el depósito de polen en las flores hermafroditas es casi el doble del registrado en las flores pistiladas de las hembras. Lo cual sugiere que la concentración de flores que producen polen incrementa tanto el tiempo de visita como el número de flores visitadas por los polinizadores, y en consecuencia resulta en un incremento de polen propio depositado

en los estigmas. Los resultados indican que este efecto ocurre exclusivamente en las plantas hermafroditas, pues las visitas florales son menos frecuentes y el depósito de polen es mucho menor en las hembras.

Fecundidad de hembras y hermafroditas

La diferencia observada en la cantidad de polen depositado en los estigmas florales puede impactar la fecundidad en ambos morfos. Por un lado, el número de frutos que se producen por ramet y la proporción de flores que resultan en frutos (fruit set), no difieren entre morfos florales. Sin embargo, el número de semillas en los frutos producidos por las hembras es 30% mayor al observado en frutos de hermafroditas. Este par de resultados que en primera instancia parecen inconsistentes, podrían relacionarse con la asimetría en el depósito de polen observada en las flores de ambos morfos. Por un lado, la eficiencia (fruit set) para transformar flores en frutos es igual en hembras y hermafroditas, lo cual indica que la polinización mediada por los visitantes florales durante la temporada fue relativamente efectiva para la producción de frutos. Por otra parte, el número de semillas en los frutos de hermafroditas es significativamente menor, a pesar de que el depósito de polen de polinización abierta es mayor en las flores de las plantas hermafroditas.

Los resultados indican que el depósito de polen de entrecruza es suficiente para fecundar los óvulos disponibles en flores pistiladas. Pero en contraste, la baja producción relativa de semillas (70%) en frutos de hermafroditas, sugiere que la

producción de semillas puede estar limitada por polen de entrecruza, si la mayor parte del polen depositado en las flores de plantas hermafroditas es polen propio. Este planteamiento puede apoyarse si consideramos que la acumulación de flores/planta resultaría en una alta frecuencia de polinización por geitonogamia (Vallejo-Marin et al., 2010). En esta circunstancia, el polen propio podría saturar los estigmas, obstruir el depósito de polen de entrecruza y/o impedir el crecimiento de tubos polínicos del polen de entrecruza, limitando la producción de semillas en las plantas hermafroditas. En el árbol ginodioico *Fuchsia excorticata* se ha documentado que la producción de semillas en hermafroditas puede estar limitada por la disponibilidad de polen (Halsey-Bell., 2010). En la población de *Fuchsia microphylla* de “El Chico” en Hidalgo, no se ha logrado producir frutos y semillas después de implementar cruza manual con polen propio (Trejo-Arteaga, 2019 y Pérez, 2023). Lo que indicaría que en esta localidad las plantas hermafroditas son autoincompatibles, y requieren polen de entrecruza para producir semillas. Un caso semejante ocurre en *Fuchsia fulgens*, una especie hermafrodita donde se ha documentado limitación por polen para el número de semillas, a pesar de la presencia de autofecundación autónoma (González et al., 2018).

Para corroborar este planteamiento en *F. microphylla* se requiere; evidenciar que las plantas hermafroditas son autoincompatibles (i.e., no pueden fecundar sus óvulos con polen propio), y probar que la mayoría del polen depositado en los estigmas de flores hermafroditas es propio. Los dos aspectos pueden abordarse con base en un diseño de cruza controlada, y con base en un análisis genético que permita determinar la tasa

de entrecruza en hermafroditas. Debido a que la producción de frutos no difiere entre morfos sexuales, los resultados de esta sección indican que las hembras pueden tener una ventaja en fecundidad produciendo más semillas (30%) que las hermafroditas, a pesar de que el depósito de polen en las últimas es mayor.

Viabilidad y calidad de la progenie

En cuanto a la viabilidad y vigor de la progenie de ambos morfos sexuales se observó que la germinación, la sobrevivencia y el crecimiento temprano de plántulas no difieren significativamente. En diversos estudios con especies ginodioicas se ha reportado que la progenie de las hermafroditas es de menor calidad debido a mayores tasas de endogamia y sus efectos negativos en la adecuación de la progenie (Ashman, 1992; Puterbaugh et al., 1997; Ramsey & Vaughton, 2002, Ambriz et al., 2021). Sin embargo, este efecto de la endogamia no se detectó en componentes de la adecuación de la progenie de hermafroditas de *F microphylla*. Además de producir una cantidad considerable de semillas, las hermafroditas son por necesidad los donadores de polen y los progenitores paternos de las semillas que producen las hembras. Aunado a lo anterior, en la población estudiada la proporción de hembras y hermafroditas es muy cercana a 1:1. Lo cual sugiere que las plantas de ambos morfos tienen una contribución genética relativamente equitativa a las siguientes generaciones. En esta circunstancia, se predice el mantenimiento de hembras en las poblaciones, y en

consecuencia el ginodioicismo representaría un sistema reproductivo relativamente estable.

Un aspecto interesante es que los resultados de este trabajo contrastan claramente con los de otros estudios con la misma especie. En poblaciones de *F. microphylla* ubicadas en el occidente de México, se ha documentado una baja o casi nula producción de semillas viables por parte de las hermafroditas, lo cual originaría un sistema reproductivo funcionalmente subdioico, con plantas hermafroditas altamente especializadas como donadores de polen (Cuevas et al., 2014). La variación geográfica relacionada con el crecimiento vegetativo de las plantas, y con la estrategia reproductiva de los diferentes morfos sexuales en las poblaciones, indica el potencial de estudiar este sistema para explorar procesos y mecanismos que influyen en la especialización sexual, y en la segregación de las funciones sexuales en plantas individuales.

En otros trabajos con especies ginodioicas se ha asociado una desventaja reproductiva de las hermafroditas por autofecundación (Ashman, 1992; Puterbaugh et al., 1997; Ramsey & Vaughton, 2002). Sin embargo, para comprobar el supuesto en donde los niveles de endogamia por geitonogamia (autofecundación) en plantas hermafroditas de *F. microphylla* no son suficientes para afectar de manera negativa la progenie es necesario realizar análisis genéticos que permitan estimar y evaluar la tasa de autofecundación en plantas hermafroditas.

CONCLUSIONES

- No se encontraron evidencias de que en este sistema ginodioico el servicio de polinización influya en la fecundidad de hembras y hermafroditas pues el fruit-set es igual en ambos morfos. Sin embargo, es posible que las hembras estén compensando su desventaja reproductiva con una mayor producción de semillas, pero con similar calidad
- Los resultados sugieren que no hay una repercusión en la producción de frutos pero si en la producción de semillas, pues los frutos de las hembras tienen más semillas que los de las hermafroditas. Esto podría indicar que la producción de semillas en las hembras no está restringida por el servicio de polinización.
- Aunque las plantas hembra tienen una mayor producción de semillas, no existen diferencias estadísticas en la viabilidad y calidad de la progenie entre morfos sexuales, teniendo un desarrollo similar postgerminación, lo que probablemente se deba a bajas tasas de endogamia en plantas hermafroditas y comprobarse con estudios genéticos.
- Aunque el tiempo de visita por planta y el número de flores visitadas en cada visita son casi el doble en hermafroditas que en hembras no hay diferencias en las tasas de visitas por planta ni florales, pero si en el depósito promedio de granos de polen por flor.
- La dinámica de visitas a las plantas de ambos morfos es diferente e impacta de manera asimétrica el depósito de polen y el número de semillas maduras en

cada fruto. Lo que sugiere que la acumulación de flores en plantas clonales de *F. microphylla* resulta en la saturación de los estigmas y restringe la fecundación de óvulos disponibles en las flores hermafroditas, pero no en las hembras. Lo que puede favorecer la fecundidad y la compensación femenina que se requiere para el mantenimiento de las hembras en la población de este sistema ginodioico

- Se requiere evaluar si las plantas hermafroditas de *F. microphylla* son autoincompatibles y de este modo comprobar que el polen es de apareamientos geitonogámicos; así se comprobaría que el polen propio podría saturar los estigmas, obstruir el depósito de polen de entrecruza e impedir el crecimiento de tubos polínicos, limitando la producción de semillas en las plantas hermafroditas.

REFERENCIAS

- Álvarez-Baños, A. 2014. Biología floral y reproductiva de especies del género *Fuchsia* con sistemas reproductivos contrastantes. [Tesis de Maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo]. Repositorio institucional – Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Ambriz, J. S., González, C., & Cuevas, E. 2021. Sex ratio and life history traits at reaching sexual maturity in the dioecious shrub *Fuchsia parviflora*: field and common garden experiments. *Journal of Tropical Ecology*, 37(1), 10–15. doi:10.1017/S0266467421000043
- Ashman, T. L., Knight, T. M., Steets, J. A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D. R., Dudash, M. R., Johnston, M. O., Mazer, S. J., Mitchell, R. J., Morgan M. T., y Ashman, T. L., Swetz, J., y Shivitz, S. 2000. Understanding the basis of pollinator selectivity in sexually dimorphic *Fragaria virginiana*. *Oikos*, 90(2): 347-356
- Ashman, T. L. 1992. The relative importance of inbreeding and maternal sex in determining progeny fitness in *Sidalcea oregana* ssp. *spicata*, a gynodioecious plant. *Evolution* 46 (6): 1862-1874
- Charlesworth, B. & D. Charlesworth. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *The American Naturalist* 112: 975 - 997.

- Charlesworth, D. & B. Charlesworth. 1981. Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biological Journal of the Linnean Society* 15: 57 - 74.
- Charpentier, A. 2002. Consequences of clonal growth for plant mating. *Evolutionary Ecology* 15: 521 - 530.
- CONANP. 2006. Programa de Conservación y manejo Parque Nacional el Chico. Dirección General de manejo para la conservación, México DF.
- Cuevas-García E, Jiménez R, Lopezaraiza-Mikel M. 2014. Sex-specific reproductive components and pollination ecology in the subdioecious shrub *Fuchsia microphylla*. *Plant Biology* 1: 1 - 8.
- Eckert CG. 2000. Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass flowering, clonal plant. *Ecology* 81:532-42
- Eckert CG 2002. The loss of sex in clonal plants. *Evol. Ecol.* 15:501-20
- Eriksson, O. y J. Ehrlén. 2001 Landscape fragmentation and the viability of plant populations. In: *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context*. Silvertown, J. y J. Antonovics. (eds.). Blackwell Publishing, Oxford, pp 157-175
- Friis, E. M., P. R. Crane & K. R. Pedersen. 2011. *Early flowers and angiosperm evolution*. New York: Cambridge University Press.
- Garcia-Rodriguez, A., Luna-Vega, I., Yáñez-Ordóñez, O., Ramírez-Martínez, J. C., Espinosa, D., y Contreras-Medina, R. (2021). *Patrones de Distribución*

de las Abejas¹ del Bosque Mesófilo de Montaña de la Sierra Madre Oriental, México. *Southwestern Entomologist*, 46(4), 1021-1035.

- González, C., Álvarez-Baños, A., & Cuevas, E. 2018. Floral biology and pollination mechanisms of four Mexico-endemic *Fuchsia* species with contrasting reproductive systems. *Journal of Plant Ecology*, 11(1), 123-135.
- Goulson, D. 2000. Why do pollinators visit proportionally fewer flowers in large patches?. *Oikos* 91: 485 - 492.
- Halsey-Bell, J. R. 2010. Is *Fuchsia excorticata* (Onagracea) seed limited? Master of Science in Ecology Thesis, University of Canterbury – University of Canterbury- New Zeland
- Handel SN. 1985. The intrusion of clonal growth patterns on plant breeding systems. *Am. Nat.* 125:367-83
- Harder, L. D., S. Barrett. 1996. Pollen dispersal and mating patterns in animal pollinated plants. In *Floral Biology: Studies of Floral Evolution in Animal Pollinated Plants*. Lloyd, D. G. y S. C. H. Barrett. (Eds). Chapman and Hall, New York p. 140-190.
- Hernández-Rosales, M. 1995. Estudio florístico-fanerogámico del Parque Nacional El Chico, Estado de Hidalgo, Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de estudios profesionales Iztacala. UNAM. México. 73 p.
- Hutchings, M. J. y D.K. Wijesinghe. 1997 Patchy habitats, division of labor and growth dividends in clonal plants. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 390-394.

- Jimeno-Sevilla, D, H. 2018. Visitantes florales y morfología floral de dos especies de *Echeveria* DC (Crassulaceae) epífitas del centro de Veracruz. [Tesis de Maestría, Universidad Veracruzana]. Repositorio institucional – Universidad Veracruzana.
- Klimes L, Klimesova J, Hendriks R, & Groenendael J. 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*, ed. H de Kroon, J van Groenendael, pp. 1-29. Leiden: Backhuys
- Kudoh, H., H. Shikbaike, H. Takasu, D. F. Whigham y S. Kawano. 1999. Genet structure and determinants of clonal structure in a temperate deciduous woodland herb *Uvularia perfoliata*. *Journal of Ecology* 87:244-257
- León-Jacinto, A. 2016. Evaluación de barreras reproductivas en dos especies del género *Fuchsia* (Onagraceae) [Tesis de Maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo]. Repositorio institucional – Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Lewis, D. 1941. Male sterility in natural populations of hermaphrodite plants. The equilibrium between females and hermaphrodites to be expected with different types of inheritance. *The New Phytologist*, 40(1), 56 - 63.
- Lloyd, D. 1974. Theoretical sex ratios of dioecious and gynodioecious angiosperms. *Heredity* 32, 11 - 34.
- Manetas, Y. 2012. *Alice in the land of plants. Biology of plants and their importance for planet Earth*. Springer Science & Business Media.

- Maurice S., & Flemming. 1995. The effect of pollen limitation on plant reproductive systems and the maintenance of sexual polymorphisms. Wiley on behalf of Nordic Society Oikos 74: 55
- Martínez de Castro-Dubernard, A. 2019. Evaluación del efecto de dos dietas en el desarrollo de microcolonias del abejorro *Bombus ephippiatus* (Hymenoptera: Apidae) y el uso reproductivo de los zanganos producidos. [Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México]. Repositorio institucional – Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martínez-García, V. 2006. Interacciones Colibrí-Planta en tres tipos de vegetación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo]. Repositorio institucional – Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Mc Cauley, D. E. & D. R. Taylor. 1997. Local population structure and sex ratio: Evolution in gynodioecious plants. *The American Naturalist* 150 (3): 406 - 419.
- Medina, J. M., J. Rzedowsky. 1981. Guía botánico-forestal de la parte alta de la Sierra de Pachuca. En: Guías Botánicas de Excursiones en México. Sociedad Botánica de México, (IV):1 - 19.
- Pérez-Ocampo, P- 2023. Asimetría en limitación por polen y en fecundidad de hembras y hermafroditas de la planta ginodioica y clonal *Fuchsia microphylla* kunth (Onagraceae). [Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado

de Hidalgo]. Repositorio institucional – Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

- Puterbaugh, M. N., A. Wied y C. Galen. 1997. The functional ecology of gynodioecy in *Eritrichum aretioides* (Boraginaceae), the alpine forget-me-not. *Americal Journal of Botany* 84 (3): 393-400
- Prakash, N. 1986. *Methods in plant microtechnique*. University of New England Department of Botany, Armidale, N. S. W., Australia
- Ramsey, M. y G. Vaughton. 2002. Maintenance of gydioecy in *Wurmbea biglandulosa* (Colchinaceae): gender differences in seed production and progeny success. *Plant systematics and evolution* 232: 189-200
- Richards, A. 1986. *Plant Breeding Systems*. Cambridge University Press, Cambridge
- Schemske, D. W., & R. Lande. 1985. The evolution of self – fertilization and inbreeding depression in plants. II Empirical observations. *Evolution* 39(1): 41 - 52.
- Shykoff, J. A., Kolokotronis, S.O., Collin, C. L., & López-Villavicencio, M. 2003. Effects of male sterility on reproductive traits in gynodioecious plants: a meta-analysis. *Oecologia*, 135(1), 1–9. doi:10.1007/s00442-002-1133-z
- Trejo-Arteaga, O. 2019. Consecuencias de la propagación clonal y del género en el número de semillas por fruto y su viabilidad en la planta ginodioica *Fuchsia microphylla* Kunth (Onagraceae).[Tesis de Licenciatura, Universidad

Autónoma del Estado de Hidalgo]. Repositorio institucional – Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

- Vallejo-Marín, M., M. E. Dorken., S. Barret. 2010. The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. *Annual Review of Ecology, Evolution and systematics* 41: 193 – 2013.
- Wagner, W. L. & P. C. Hoch. 2005. Onagraceae, The Evening Primrose Family website. <http://botany.si.edu/onagraceae/index.cfm> [Consultado el 01-09-2022]
- Wang H., Barrett S.C., Li X.Y., Niu Y., Duan Y.W., Zhang Z.Q. y Li Q.J. 2020. Sexual conflict in protandrous flowers and the evolution of gynodioecy. *Evolution*, 75(2): 278-293.
- Widen, B. & Widen, M. 1990. Limitación de polen y fecundidad dependiente de la distancia en hembras de la hierba ginodioica clonal *Glechoma hederacea* (Lamiaceae). *Ecología*, 83(2), 191 – 196.