



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA**

**ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA**

**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

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIADA EN BIOLOGÍA

P R E S E N T A:

OLIVIA TREJO ARTEAGA

DIRECTOR: DR. LUIS FERNANDO ROSAS PACHECO

MINERAL DE LA REFORMA HIDALGO. 2019



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
 Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería
 Centro de Investigaciones Básicas y Aplicadas
 Área Académica de Biología
 Department of Biology



M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR, UAEH.
P R E S E N T E

Por este conducto le comunico que el Jurado asignado a la pasante de Licenciatura en Biología **Olivia Trejo Arteaga** quien presenta el trabajo recepcional de tesis intitulado **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)**, después de revisarlo en reunión de sinodales ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Jurado:

PRESIDENTE: Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega

SECRETARIO M. en C. Manuel González Ledesma

PRIMER VOCAL: Dra, Maritza López Herrera

SEGUNDO VOCAL: Dr. Arturo Sánchez González

TERCER VOCAL: Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco

PRIMER SUPLENTE: Dra. María Teresa Pulido Silva

SEGUNDO SUPLENTE: Dra. Ana Paola Martínez Falcón

Sin otro particular, reitero a usted la seguridad de mi más atenta consideración.

A T E N T A M E N T E
"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"

Mineral de la Reforma, Hidalgo a 19 de febrero de 2019

M. en C. MAGDALENA MEZA SÁNCHEZ
COORDINADOR ADJUNTO DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA



Ciudad del Conocimiento
 Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5 Colonia Carbonera
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México C.P. 42184
 Teléfono: +52 (771) 71 720 00 ext. 6640. 6642 Fax 2112
 aab_icbi@uaeh.edu.mx

www.uaeh.edu.mx



Dedicatoria

A mis padres y a mi abuelita.

Agradecimientos

Al Doctor Fer.

Doctor, sobra decir que sin su apoyo y su dirección, esta tesis no hubiera sido posible realizarla. Me resulta difícil resumir lo mucho que le agradezco todas sus enseñanzas, regaños y cariño. Esas enseñanzas que contribuyeron en mi formación académica, y que además me contagiaron de esa pasión por la biología; y sobre todo por la curiosidad y emoción de explorar la vida íntima de las angiospermas.

En mi mente estarán presentes los momentos en los que conviví con usted. Por mencionar algunos, cuando salíamos a campo y realizamos muchas paradas en el camino, porque no dejaba de maravillarse con las flores que encontrábamos. Usted, siempre buscaba explicaciones a la biología reproductiva de las angiospermas (eso de verdad me motivaba). Era agradable estar en el laboratorio y verlo salir de su cubículo emocionado y platicando sobre nuevas investigaciones en la ecología reproductiva de las plantas. Como olvidar sus sabias palabras, donde mencionaba que para aprender hay que leer.

Le reitero mi agradecimiento, por permitirme conocer a una persona con muchas cualidades y con una gran calidad humana. Los recuerdos que tengo de usted, los voy a atesorar con mucho cariño (en mi cora). Muchas gracias, por brindarme la oportunidad de ser su estudiante Doctor (Docsito).

A mi papá y mamá.

Papá alguna vez me dijiste que mis vivencias y aprendizajes también eran tuyas porque aunque no estuvieras ahí, podías verlas a través en mí. Al leer mi tesis, sabrás que este logro es tuyo. Mamá, este trabajo ha terminado pero al paso de los años y con las cosas que estén por llegar, espero que tu cariño sea interminable, porque me motiva y siempre alegra mi vida. Agradezco la confianza de ambos y sobre todo su amor incondicional.

A Arlette.

A la mejor hermanita del mundo, quiero agradecerte por siempre estar conmigo, escucharme y aconsejarme. TÚ, seguiste todo el tiempo el proceso de mi trabajo y en las tardes y noches se alargaban para platicar. Por todo lo que hemos vivido y los momentos que faltan por llegar, estoy segura que estaremos siempre juntas. Te quiero muchísimo.

A Jóce.

Mi mejor amiga, gracias por darme tu amistad y cariño en todo este tiempo. Cuando iniciamos la carrera, recuerdo que platicábamos de todo lo que nos interesaba y motivaba de la biología. Tú entusiasmo y calidez de persona han influido de manera positiva en mí. Agradezco, todos los momentos felices y llenos de risas. Asimismo, por tu motivación y apoyo, elegí un hermoso trabajo de tesis.

Al Maestro Manuel González Ledesma.

Para mí el mejor profesor. Le agradezco por su apoyo, por la paciencia y por la oportunidad que tuve de tomar clases con usted. Sus enseñanzas en clase y en el herbario me dejaron un gran amor por el estudio de las angiospermas.

A mis sinodales.

A la Dra. Claudia Moreno Ortega, M. en C. Manuel González Ledesma, Dra. Maritza López Herrera, Dr. Arturo Sánchez González, Dra. Tere Pulido y Dra. Ana Paola Martínez Falcón, por su tiempo y aportaciones que hicieron a mi tesis para enriquecerla.

A mis amigos y compañeros gracias por hacer de los momentos más serios los más amenos y agradables. Elenis, Doctor Dante Alfredo, Luisito, Ely, Paty, Lupita y Yaz.

Elenis, gracias por tu compañerismo y amistad, me enseñaste mucho en campo, en el laboratorio y cuando convivíamos fuera del ámbito académico (siempre reíamos). Eres una gran persona.

Amigo Dr. Dante Alfredo, tus consejos y regaños me ayudaron a terminar mi tesis. El atributo más grande en ti, es la nobleza e inteligencia que expresas a tus alumnos y amigos (como yo), nunca cambies.

Luisito, siempre tan amable y responsable (eso es algo que admiro de ti), esas actitudes contagian a los demás para querer ser los mejores cada día, gracias.

Ely, tú siempre tan amable eres una persona que aunque no termina de trabajar siempre se esfuerza por mejor y ayudar a sus amigos. Con tu forma de ser tierna y positiva siempre vas por la vida, de verdad mil gracias.

Alfredo, gracias por tu amistad, por apoyarme y por estar conmigo. Eres una excelente persona y un futuro buen Doctor.

Carlos C. por ser mi compañero del laboratorio y mi amigo al inicio de este trabajo. Siempre pasamos momentos muy amenos en campo.

Acoltzin, por ser mi amigo y por acompañarme a campo (nunca te negaste a ir), te lo agradezco infinitamente.

CONTENIDO

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	2
2. ANTECEDENTES	6
2.1 Ventaja femenina de hembras en especies ginodioicas	6
2.2 Mecanismos de compensación femenina	7
2.2.1 Mecanismos genéticos de determinación masculina en plantas ginodioicas.....	9
2.3 Limitación por polen como mecanismo que acota la compensación femenina en hembras	10
2.4 Propagación clonal y efecto en la producción de semillas por fruto en especies ginodioicas.....	11
2.5 <i>Fuchsia microphylla</i> como modelo de estudio	12
2.5.1 Descripción taxonómica.....	12
2.5.2 Área de distribución	13
2.5.3 Historia natural.....	13
3. HIPÓTESIS	15
4. JUSTIFICACIÓN	15
5. OBJETIVO GENERAL.....	16
6. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	16
7. MÉTODOS	17
7.1 Sitio de estudio.....	17
7.2 Tamaño de los parches clonales y densidad de tallos.....	17
7.3 Caracterización del número de semillas por fruto	18
7.4 Germinación de semillas y supervivencia de la progenie.....	18
7.5 Análisis estadísticos	20
8.2 Caracterización del número de semillas por fruto	23
8.3 Germinación de semillas y vigor de la progenie de hembras y hermafroditas	25
9. DISCUSIÓN	28
9.1 Crecimiento clonal en <i>Fuchsia microphylla</i>	28
9.2 Ventajas y costos del crecimiento clonal.....	29
9.3 Crecimiento clonal y limitación por polen en hembras y hermafroditas...	30
9.4 Crecimiento clonal, endogamia y costos en adecuación.....	31

9.5 Influencia de la clonalidad en la evolución de los sistemas reproductivos	33
10. CONCLUSIONES.....	34
11. BIBLIOGRAFÍA	35

ÍNDICE DE FIGURAS

F1. Esquema de la propagación clonal de <i>Fuchsia microphylla</i>	5
F2. <i>Fuchsia microphylla</i> . (A) Planta hembra, (B) flores hermafroditas y pistiladas, (C) ramets unidos por rizomas	14
F3. Progenie de hembras y hermafroditas. (A) Charolas con plántulas de un mes de germinación, (B) plántulas después de 7 meses de germinación.....	19
F4. Densidad de ramets en parches clonales de hembras y hermafroditas.....	22
F5. Longitud del tallo de los ramets.....	22
F6. Número de flores por ramet.	23
F7. Peso de los frutos y número de semillas por fruto de hembras y hermafroditas.	24
F8. Distribución de la frecuencia del número de semillas por fruto	24
F9. Porcentaje de germinación en 10 semanas de progenies de hembras y hermafroditas.	26
F10. Porcentaje de supervivencia de plántulas de hembras y hermafroditas. .	26
F11. Longitud de los tallos y número de hojas por plántula.	27

ÍNDICE DE CUADROS

C1. Resumen de principales resultados.....	28
--	----

RESUMEN

El ginodioicismo es un sistema reproductivo que se caracteriza por la coexistencia de hembras (plantas con esterilidad masculina) y hermafroditas en la misma población. *Fuchsia microphylla* es un arbusto ginodioico donde se ha observado crecimiento clonal. En este trabajo se evaluó la influencia de la clonalidad y del género de la planta materna sobre la producción de semillas/fruto y la viabilidad de progenies de hembras y hermafroditas de *Fuchsia microphylla*. En el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, se caracterizó la cobertura de parches clonales, la densidad y tamaño de ramets individuales y la concentración de recursos florales de hembras y hermafroditas. Se registró la producción de semillas por fruto y la viabilidad de progenies de plantas de ambos morfos sexuales. Los parches clonales pueden cubrir desde 2 hasta abarcar 14 m². La densidad es de 47 a 61 ramets/m² y puede haber entre 850 y 1600 flores en parches discretos de ramets hermafroditas y femeninos respectivamente. El número de semillas/fruto de hembras (5) es menor en contraste con el observado en frutos de hermafroditas (8). Esto puede deberse a un incremento de polinización geitonogámica en plantas hermafroditas, y a la limitación por polen para fecundar óvulos y producir semillas en hembras. La tasa de germinación es 1.6 veces mayor para las semillas de hembras, y la supervivencia y el número de hojas de las plántulas en un periodo de once semanas son 1.2 y 1.3 veces superiores en progenies de hembras vs hermafroditas. Esta asimetría en la calidad de las semillas reflejaría el costo de adecuación resultado de depresión por endogamia en la progenie de plantas hermafroditas. El costo de la endogamia no se observa en las hembras, que producen semillas exclusivamente por entrecruzamiento. Los resultados de este trabajo contribuirán a esclarecer las consecuencias genéticas y evolutivas de la propagación clonal en el mantenimiento del ginodioicismo, o bien en la especialización funcional de las plantas hermafroditas como plantas masculinas donadoras de polen.

1. INTRODUCCIÓN

El ginodioicismo es un sistema reproductivo que se caracteriza por la coexistencia de hembras (plantas con esterilidad masculina) y hermafroditas en la misma población (Lewis, 1941). Este sistema reproductivo ha sido tema de estudios teóricos y empíricos que intentan comprender cómo es que se pueden seleccionar plantas que han perdido el componente de adecuación masculina (Crowe, 1964; Lloyd, 1975; Saumitou-Laprade et al., 1994; Sakai et al., 1997; Ehlers et al., 2005). Debido a la presencia de plantas unisexuales, el ginodioicismo representa un sistema modelo de estudio para comprender la evolución de la especialización sexual a partir de una condición hermafrodita (Ashman, 2006). Asimismo, el estudio de la biología reproductiva de plantas ginodioicas es relevante para comprender los factores y procesos relacionados con la evolución de la segregación de los sexos (dioicismo) en las angiospermas (Charlesworth y Charlesworth 1978; Charlesworth, 1999), una de las transiciones evolutivas clave en su historia (Barrett, 2002).

La pérdida de transmisión de genes vía polen constituye la desventaja reproductiva fundamental de las hembras frente a las hermafroditas. Por tanto, el mantenimiento de plantas con esterilidad masculina depende de que dicha desventaja sea compensada a través de la función femenina. El planteamiento teórico básico es que si las hembras producen más y/o mejores semillas que las hermafroditas, entonces pueden superar la desventaja selectiva relacionada con la esterilidad y mantenerse en poblaciones ginodioicas estables. Modelos teóricos y amplia evidencia empírica de estudios con diversas especies ginodioicas apoyan la hipótesis de una mayor adecuación femenina en hembras que en hermafroditas (Shykoff et al., 2003; Dufay y Billard, 2012).

En general, la ventaja femenina se ha vinculado a la reasignación de recursos de la función masculina hacia la femenina, y/o a que las hembras producen progenie (semillas) exclusivamente por entrecruzamiento y estarían evadiendo el costo de producir progenie endogámica que potencialmente puede presentar depresión por endogamia (Ashman, 1992; Thompson y Tarayre, 2000). Si las hembras producen más semillas o semillas más grandes que las hermafroditas, generalmente se alude a la reasignación de recursos. Una mayor viabilidad o vigor de la progenie de las hembras se relaciona con

mayores tasas de endogamia y con la expresión de sus efectos negativos en la progenie de plantas hermafroditas. Modelos teóricos muestran que el efecto de la autofecundación y de la depresión por endogamia son relevantes para el mantenimiento del ginodioicismo (Charlesworth, 1981; Delannay et al., 1981). El estudio de dichos mecanismos puede ser revelador debido a que en la mayoría de especies ginodioicas las hermafroditas son autocompatibles y potencialmente producen progenie que experimenta depresión endogámica (Dufay y Billard, 2012).

En sentido contrario a los mecanismos de la compensación femenina, la producción de semillas y la ventaja femenina de las hembras pueden estar acotadas por la disponibilidad de polen para fecundar los óvulos disponibles, lo cual se conoce como limitación por polen (Ashman et al., 2004). 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 (Knight et al., 2005; Aizen y Harder, 2007). En especies ginodioicas, el estudio de la limitación por polen se ha relacionado fundamentalmente con la proporción de sexos en la población (Cuevas et al., 2008). Específicamente se ha mostrado que una mayor frecuencia de hembras puede disminuir la disponibilidad de polen de entrecruza, y en consecuencia la producción de semillas en hembras, pero no en hermafroditas con capacidad de autofecundación (Mc Cauley y Brock, 1998). Sin embargo, otros factores diferentes a la proporción de sexos en la población, pueden afectar la distribución y abundancia de recursos florales e impactar en la cantidad de polen disponible para la producción de semillas.

La propagación clonal de plantas individuales es un aspecto común de las angiospermas que influye en la evolución de los sistemas de apareamiento (Renner y Ricklefs, 1995; Sakai et al., 1995). 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 (Widén y Widén, 1990), y por lo tanto sus consecuencias en el mantenimiento del dimorfismo floral se desconocen (Widén, 1992; Graff, 1999; Vallejo-Marín et al., 2010). La propagación clonal incrementa el tamaño de parches clonales, la densidad de tallos y el número de flores en una planta

individual (Figura 1), (Goulson, 2000; Charpentier, 2002), lo cual tiene el potencial de afectar de manera asimétrica el movimiento de polen y las oportunidades de apareamiento en hembras y hermafroditas. La concentración de un mayor número de flores en una planta hermafrodita puede incrementar el intercambio de polen y la fecundación entre flores del mismo individuo (geitonogamia). En contraste, en las hembras que dependen de polen externo para el entrecruzamiento, la misma concentración de flores en un parche puede resultar en limitación por polen es decir, mientras en hermafroditas un mayor tamaño y número de flores/individuo puede incrementar la endogamia por el flujo de polen entre flores de la misma planta, en hembras puede resultar en una menor oferta de polen de entrecruza, al restringir la fecundación de óvulos y el número de semillas por fruto. Bajo esta premisa se puede esperar que el número de semillas/fruto sea menor en hembras que en hermafroditas, pero en contraste, que la progenie de hembras tenga mayor viabilidad que la de plantas hermafroditas.

Además de influir sobre la dinámica de apareamientos, la propagación clonal tiene el potencial de influir en el género funcional de hembras y hermafroditas. Teóricamente la contribución materna de las hermafroditas a la producción de semillas viables puede reducirse y en el extremo anularse debido a los efectos nocivos de la endogamia (Lloyd, 1975; Charlesworth, 1981; Charlesworth y Charlesworth, 1987). Dado que las hermafroditas son las únicas plantas que producen polen y su contribución materna estaría restringida por la pobre viabilidad de sus semillas (debido a la depresión por endogamia) , las hermafroditas podrían especializarse en la función masculina donando polen. Al contrario y en correspondencia, las hembras podrían especializarse en la función femenina produciendo semillas viables de alta calidad producto de entrecruza. Teóricamente este proceso de especialización funcional representa un paso clave en la transición evolutiva al dioicismo a partir del ginodioicismo (Charlesworth y Charlesworth, 1978).

Fuchsia microphylla es una especie ginodioica donde se ha observado crecimiento clonal de plantas de ambos morfos sexuales (Figura 1). Sin embargo, las consecuencias ecológicas y reproductivas de esta forma de propagación clonal no han sido evaluadas. Por lo tanto en este estudio se exploran las consecuencias de la propagación clonal en el número de semillas/fruto y en la viabilidad de la progenie de ambos morfos sexuales, y se discuten las repercusiones evolutivas de las potenciales asimetrías reproductivas entre hembras y hermafroditas.

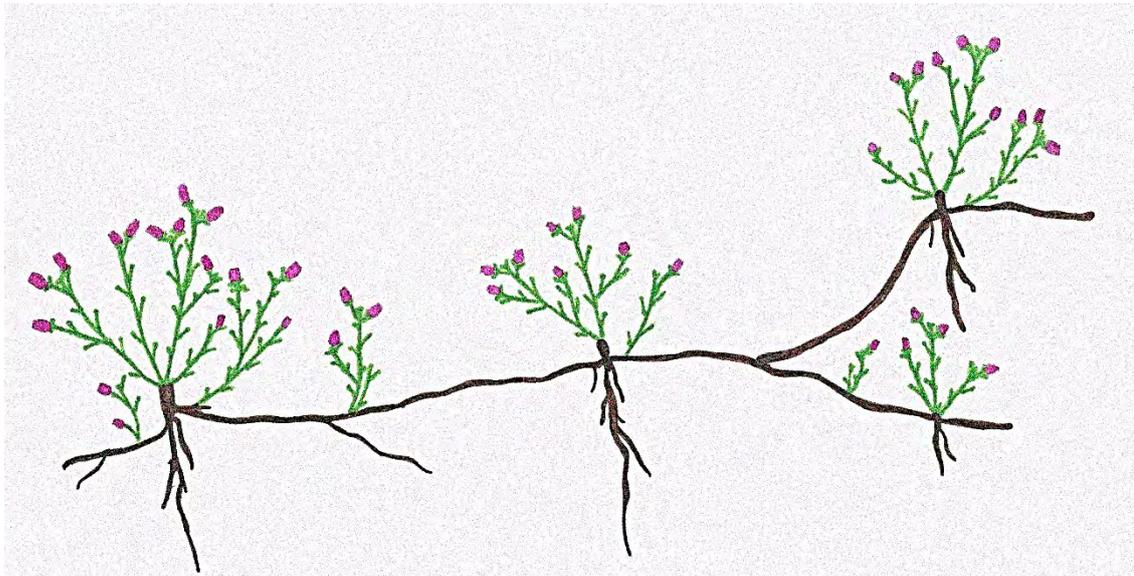


Figura 1. Esquema de la propagación clonal de *Fuchsia microphylla* (tomado y modificado de Winkler y Stocklin, 2002).

2. ANTECEDENTES

2.1 Ventaja femenina de hembras en especies ginodioicas

La pérdida de la función masculina es la principal desventaja reproductiva de las plantas estériles (hembras) frente a las hermafroditas. Esta desventaja reproductiva debe ser compensada por las hembras a través de la función femenina (Charlesworth, 1981). Si las plantas estériles no compensan la adecuación perdida, tendrían una obvia desventaja reproductiva frente a plantas hermafroditas (que se reproducen por la vía femenina y masculina) y serían eliminadas por selección natural (Darwin, 1877; Lewis, 1941). La ventaja femenina puede deberse a un aumento en la producción de frutos y semillas, o a la producción de progenie con mayor capacidad de germinación y supervivencia (Shykoff et al., 2003). Esta ventaja determina la permanencia de plantas femeninas en poblaciones de plantas hermafrodita, es decir el mantenimiento del ginodioicismo (Lewis, 1941; Charlesworth y Charlesworth, 1978). En general las hembras pueden incrementar su frecuencia en la población cuanto mayor sea su ventaja reproductiva sobre hermafroditas (Lloyd, 1974; Jacobs y Wade, 2003). Debido a que la invasión de plantas unisexuales en poblaciones hermafroditas representa un evento de especialización sexual, se ha planteado que el ginodioicismo es una ruta evolutiva desde el hermafroditismo al dioicismo (Lloyd, 1975; Barrett, 2002). Acorde a este planteamiento, la presencia de diferentes especies ginodioicas y dioicas se ha documentado en diversos linajes de plantas con flores, incluido el género *Fuchsia* (Breedlove, 1969). En este contexto, el estudio de la biología reproductiva de plantas ginodioicas del género *Fuchsia*, puede ser relevante para entender no solo los factores que afectan el éxito reproductivo y mantenimiento de las hembras en las poblaciones, sino las consecuencias de la especialización reproductiva en la evolución de la segregación de los sexos.

Acorde a planteamientos teóricos, una revisión de la evidencia empírica señala que las hembras de especies ginodioicas tienen en general una ventaja reproductiva frente a las plantas hermafroditas (Shykoff et al., 2003). La compensación femenina se asocia con frecuencia a una mayor producción de flores, frutos y/o semillas, o bien a progenie de mayor calidad por parte de las hembras. Se proponen dos mecanismos a través de los cuales las hembras de

poblaciones ginodioicas compensan la pérdida de la función masculina: debido a que evaden la endogamia y los costos potenciales relacionados con esta forma de apareamientos, y/o a la reasignación de recursos que no son invertidos en la función masculina sino a la función femenina. Si las hembras producen más semillas o semillas más grandes que las hermafroditas, generalmente se alude a la reasignación de recursos. Una mayor viabilidad y vigor de la progenie de las hembras, se relaciona con mayores tasas de endogamia y con la expresión de sus efectos negativos en la progenie de plantas hermafroditas.

Los trabajos con algunas de las especies ginodioicas más estudiadas donde se incluyen *Thymus vulgaris* L., (Dommée et al., 1978), *Cucurbita foetidissima* Kunth., (Kohn, 1989), *Geranium maculatum* Dum. Cours., (Agren y Wilson, 1991; Chang, 2006), *Prunus mahaleb* Koehne., (Jordano, 1993), *Schiedea adamantis* H. St. John., (Sakai et al., 1997), *Geranium sylvaticum* L., (Asikainen y Mutikainen, 2003) y *Silene vulgaris* (Moench) Garcke., (Olson et al., 2005), proporcionan evidencia no solo de la compensación femenina, sino además han mostrado que la magnitud de la ventaja reproductiva de las hembras varía entre poblaciones de la misma especie y entre especies. En *G. sylvaticum* se ha mostrado que las hembras producen entre 1.2 y 1.7 veces más semillas que las hermafroditas (Asikainen y Mutikainen, 2003). Similarmente, en *S. adamantis* se ha documentado que las hembras pueden producir hasta 2.3 veces más semillas que las hermafroditas (Sakai et al., 1997). Incluso, un estudio con diferentes poblaciones de *Daphne laureola* L., ha mostrado que la producción de flores y frutos no difiere significativamente entre hembras y hermafroditas (Alonso y Herrera, 2001). Debido a que el mantenimiento de poblaciones ginodioicas depende estrechamente de la compensación femenina de las hembras (Dufay y Billard, 2012), es conveniente revisar evidencia relacionada con los mecanismos de compensación que les confieren a las hembras una ventaja reproductiva frente a las hermafroditas.

2.2 Mecanismos de compensación femenina

Uno de los mecanismos por los que las hembras pueden compensar la pérdida de la función masculina es a través de la reasignación de recursos. Es decir, si pueden reasignar los recursos de la función masculina (polen) a la femenina e

incrementar el tamaño y/o el número de frutos y semillas en contraste con las plantas hermafroditas (Darwin, 1877; Shykoff, 2003; Dufay y Billard, 2012). Un estudio donde se analizó la fertilidad de dos poblaciones de *Geranium maculatum* mostró que las hembras producen más semillas (13 y 50 %) de mayor peso (6 y 10 %) que las hermafroditas, y ello se ha interpretado como resultado de la reasignación de recursos (Chang, 2006). En *Prunus mahaleb* Jordano (1993) encontró que las semillas de las hembras son más pesadas que las de hermafroditas (71.33 vs 66.05 mg). En *Silene acaulis* (L.) Jacq., (Shykoff, 1988) y *Phacelia linearis* (Pursh) Holz., (Eckhart, 1992) se ha mostrado que las hembras pueden producir 2.5 y hasta 3 veces más frutos respectivamente en contraste con las plantas hermafroditas, supuestamente como un mecanismo de reasignación de recursos.

El otro mecanismo de compensación femenina es la evasión de la depresión por endogamia. Las plantas hermafroditas autocompatibles tienen la capacidad de producir progenie por endogamia y por entrecruzamiento. En contraste, la progenie de hembras es producida estrictamente por entrecruza, por lo que pueden escapar de los costos asociados con la depresión por endogamia, y producir semillas de mayor calidad que las hermafroditas (Lewis, 1941; Lloyd, 1975; Charlesworth y Charlesworth, 1978; Dufay y Billard, 2012). La diferencia en la “calidad” de la progenie se ha documentado con frecuencia evaluando la tasa de germinación, la supervivencia y el crecimiento de plántulas. Diversos estudios de especies ginodioicas como *Sidalcea oregana* (Nutt. ex Torr. & A. Gray) A. Gray., (Ashman, 1992), *Eritrichum aretiodes* (Cham.) A. DC., (Puterbaugh et al., 1997), *Wurmbea biglandulosa* (R. Br.) T. D. Macfarl., (Ramsey y Vaughton, 2002) y *Geranium sylvaticum* (Asikainen y Mutikainen, 2003) han mostrado que las semillas de hembras en contraste con las de hermafroditas tienen mayor capacidad de germinación. El porcentaje de germinación de la progenie de hermafroditas en *S. oregana* y *G. sylvaticum* es de 73 % y 82 % respectivamente, en relación a la germinación de la progenie de las hembras (Ashman, 1992; Asikainen y Mutikainen, 2003). Además, se ha documentado amplia variación en este componente de la fecundidad entre especies. En *E. aretiodes* se ha reportado que la tasa de germinación de las semillas de las hermafroditas es de 45 % mientras que en *Silene acaulis*

únicamente es de 23 % en relación a la observada en las semillas de hembras (Shykoff, 1988; Puterbaugh et al., 1997). Así mismo se ha documentado que la tasa de germinación también puede variar entre poblaciones de la misma especie. En *Wurmbea biglandulosa* se evaluaron dos poblaciones de la misma especie y se encontró que la tasa de germinación para las hermafroditas es de 85 % y 78 % en relación con la tasa de germinación para hembras (Ramsey y Vaughton, 2002).

Estudios de la calidad de la progenie donde se incluyen evaluaciones del crecimiento y la supervivencia de las progenes muestran una ventaja general de las hembras sobre las hermafroditas. En *Silene acaulis* se ha reportado que la progenie de hembras puede sobrevivir hasta 10 % más que la progenie de hermafroditas, similar a lo reportado en *Sidalcea oregana* donde la progenie de hembras puede sobrevivir 10.45 % más que la de hermafroditas. Además en *S. oregana* se ha reportado que las plántulas de la progenie de hembras crecieron hasta un 22 % más rápido que las plántulas de la progenie de hermafroditas. En *Wurmbea biglandulosa* se ha reportado una producción de hasta 13 % más plántulas en hembras que en hermafroditas (Ramsey y Vaughton, 2002).

No obstante la ventaja de la fertilidad femenina en hembras respecto a las hermafroditas puede verse afectada por factores relacionados principalmente con la disponibilidad de polen de entrecruza, lo cual puede acotar su éxito reproductivo y su permanencia en las poblaciones. En seguida se abordará evidencia relacionada con limitación por polen en hembras de especies ginodioicas.

2.2.1 Mecanismos genéticos de determinación masculina en plantas ginodioicas

Aunque no es tema de este trabajo y únicamente con el propósito de ilustrar el conocimiento sobre el modo en el que se hereda la esterilidad masculina en plantas ginodioicas se incluye este breve apartado.

La expresión sexual en especies ginodioicas está controlada por la interacción de genes que se encuentran en el núcleo y el citoplasma. Cuando la progenie producto de cruza de hembras y hermafroditas presenta esterilidad masculina nuclear, la progenie se aproxima a las proporciones

mendelianas esperadas (Weller y Sakai, 2004). Si la esterilidad masculina es citoplasmática no hay segregación y entonces una planta hermafrodita producirá únicamente hermafroditas, y una planta hembra, sólo producirá hembras (Lewis, 1941). Si el resultado toma cualquier valor alejado de las predicciones mendelianas se interpreta como herencia núcleo-citoplasmática (Charlesworth y Laporte, 1998). La mayoría de los estudios realizados en especies ginodioicas indican que la esterilidad masculina núcleo-citoplasmática es la más común (Dufay y Billard, 2012).

2.3 Limitación por polen como mecanismo que acota la compensación femenina en hembras

La limitación por polen ocurre cuando una insuficiente disponibilidad de polen compromete la producción frutos y/o semillas (Knight et al., 2005). Esta restricción a la producción de semillas se da principalmente en plantas que producen progenie por entrecruzamiento (Vallejo-Marín et al., 2010). En especies ginodioicas la limitación por polen se presenta específicamente en hembras, y se ha relacionado con la frecuencia de morfos dentro de las poblaciones. Si la frecuencia de plantas hembras incrementa en la población, una menor proporción de hermafroditas se traduce en una baja disponibilidad de polen, que es insuficiente para fecundar a los óvulos y por lo tanto afectar negativamente la producción de semillas (Schemske y Lande, 1985; Maurice y Fleming, 1995; Mc Cauley y Taylor, 1997; Ashman et al., 2000).

En las especies ginodioicas *Glechoma hederacea* Maxim., y *Fuchsia microphylla* se ha reportado un aumento en el número de semillas de hembras donde se ha adicionado polen y se ha visto un aumento de 3.08 y 6.1 veces más semillas comparado con plantas de polinización abierta (Widén, 1992; Cuevas y Lopezaraiza-Mikel, 2014). Además el efecto de la limitación por polen en la producción de semillas puede ser contrastado entre ambos morfos sexuales. De acuerdo a los resultados obtenidos con *G. hederacea* la producción de semillas puede ser igual en ambos morfos sexuales (Widén, 1992), o bien ser mayor para hembras como en *Silene acaulis* (Shykoff, 1988).

2.4 Propagación clonal y efecto en la producción de semillas por fruto en especies ginodioicas

La propagación clonal es una forma de crecimiento donde se producen individuos que son genéticamente idénticos, que pueden crecer y reproducirse. La forma más común de propagación clonal es el crecimiento de módulos vegetativos (ramets), son producidos por un genotipo parental (genet). De acuerdo con una revisión (Vallejo-Marín et al., 2010), la propagación clonal en plantas con flores tiene consecuencias ecológicas y evolutivas sobre el sistema de apareamiento. La presencia de numerosas flores con ambas funciones sexuales en el mismo individuo, incrementa la probabilidad de polinización entre flores del mismo individuo (geitonogamia) y por lo tanto la forma en la que ocurren los apareamientos. En plantas hermafroditas existe amplia evidencia de la relación entre propagación clonal, un incremento en el número de flores y un aumento de apareamientos geitonogámicos dentro del mismo clon. El incremento de los apareamientos geitonogámicos en plantas clonales, se debe a que el forrajeo de los polinizadores ocurre con mayor frecuencia dentro del vecindario local de los ramets florales que pertenecen al mismo clon. Por ejemplo, en las especies hermafroditas *Decodon verticillatus* (L.) Elliott., (Eckert y Barrett, 1993) e *Iris versicolor* Thunb., (Back et al., 1996) se estimó un porcentaje significativo de semillas producidas por apareamientos geitonogámicos. En *Decodon verticillatus* al menos un 28 % de las semillas son geitonogámicas, mientras que en *Iris versicolor* cerca del 23 % de las semillas son producidas de esta manera.

En contraste con las poblaciones de plantas hermafroditas, las consecuencias de la propagación vegetativa en hembras y hermafroditas de especies ginodioicas pueden ser muy distintas. Estas diferencias y sus derivaciones se deben fundamentalmente a que además de plantas hermafroditas, en la población hay hembras con flores pistiladas que no producen polen. La presencia o ausencia de polen propio puede afectar la frecuencia de apareamientos endogámicos y la disponibilidad de polen para fecundar óvulos en parches clonales de hermafroditas y hembras respectivamente. Por un lado la concentración de flores pistiladas en un parche clonal puede provocar baja disponibilidad de polen de entrecruza para las

hembras. Esta baja disponibilidad de polen es la principal limitante de las hembras para fecundar los óvulos disponibles y para producir semillas. Por otro lado la concentración de flores hermafroditas puede incrementar el intercambio de polen entre flores del mismo clon (genet), y este incremento en geitonogamia puede a su vez reducir la viabilidad de la progenie. Se predice que la progenie producto de endogamia será menos viable y/o tendrá un desempeño inferior en contraste con la progenie de entrecruza. Como ya se mencionó, esto se debe fundamentalmente a que los polinizadores concentran su actividad de forrajeo en flores cercanas del vecindario inmediato. Lo que en el contexto de poblaciones ginodioicas implicaría que la propagación clonal tendría consecuencias divergentes sobre la dinámica de apareamientos y la reproducción de hembras y hermafroditas de poblaciones ginodioicas.

2.5 *Fuchsia microphylla* como modelo de estudio

Fuchsia microphylla es un modelo de estudio ideal para explorar las consecuencias reproductivas de la propagación clonal en plantas ginodioicas. Particularmente permite explorar la influencia del crecimiento clonal y el incremento en el número de flores por parche, sobre la dinámica de apareamientos y la viabilidad de la progenie de hembras y hermafroditas.

2.5.1 Descripción taxonómica

Fuchsia microphylla (Onagraceae), es un pequeño arbusto ginodioico que ocurre en poblaciones donde coexisten plantas con esterilidad masculina (hembras) y plantas hermafroditas. Esta especie pertenece a la familia Onagraceae dentro del orden Myrtales y se ubica en la sección Encliandra donde se conocen 14 especies de plantas ginodioicas y dioicas. *F. microphylla* tiene un claro dimorfismo floral. Las flores de las plantas hermafroditas 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 a 17.7 mm y el estigma es exserto. En contraste, las flores femeninas son más pequeñas tienen pétalos que miden de 0.7 a 3 mm de largo, el estilo mide de 4.6 a 8.6 mm, el estigma es exserto con menor medida que en las hermafroditas y carecen de anteras o bien pueden tener anteras reminiscentes estériles (Figura 2B), (Wagner y Hoch, 2005).

2.5.2 Área de distribución

En México *F. microphylla* se distribuye desde Jalisco, Michoacán, Hidalgo y el Estado de México, hacia el sureste en Veracruz, Oaxaca y Chiapas; y en Centroamérica se reporta desde el sur de Costa Rica hasta el norte de Panamá (Wagner y Hoch, 2005).

2.5.3 Historia natural

Fuchsia microphylla se ha descrito como un arbusto pequeño con plantas de extensión definida e identificables individualmente (Breedlove, 1969; Arroyo y Raven, 1975). Sin embargo, en el Parque Nacional El Chico, se ha observado y registrado sistemáticamente el crecimiento clonal de plantas individuales. Esta forma de crecimiento se caracteriza por el desarrollo de rizomas que dan origen a ramets (Figura 2C) que se agrupan formando densos parches de tallos monomórficos. Las plantas de esta especie se aparean entre ellas durante la temporada de floración que ocurre de agosto a enero (Cuevas y Lopezaraiza-Mikel, 2014). *Fuchsia microphylla* tiene tallos que pueden medir entre 0.5 y 1.5 m de altura y pueden tener muchas ramas (Figura 2A). Las hojas son opuestas con forma elíptica u ovada y poseen un borde acerrado del ápice a la mitad del margen. Las flores se presentan de manera solitaria, tienen cuatro pétalos y cuatro sépalos, el ovario es ínfero, son de color rojo a rojo fucsia y producen néctar como recompensa. En la literatura se menciona que los polinizadores son abejorros y colibríes (Arroyo y Raven, 1975; Arizmendi et al., 1996), aunque en el Parque Nacional El Chico las flores son visitadas principalmente por abejas y abejorros generalistas pero no por colibríes (observación personal). *Fuchsia microphylla* es relativamente común en bosques de pino-encino en el cinturón del Eje Neolcánico trasversal y ocurre entre los 2500 y 3500 m.s.n.m.

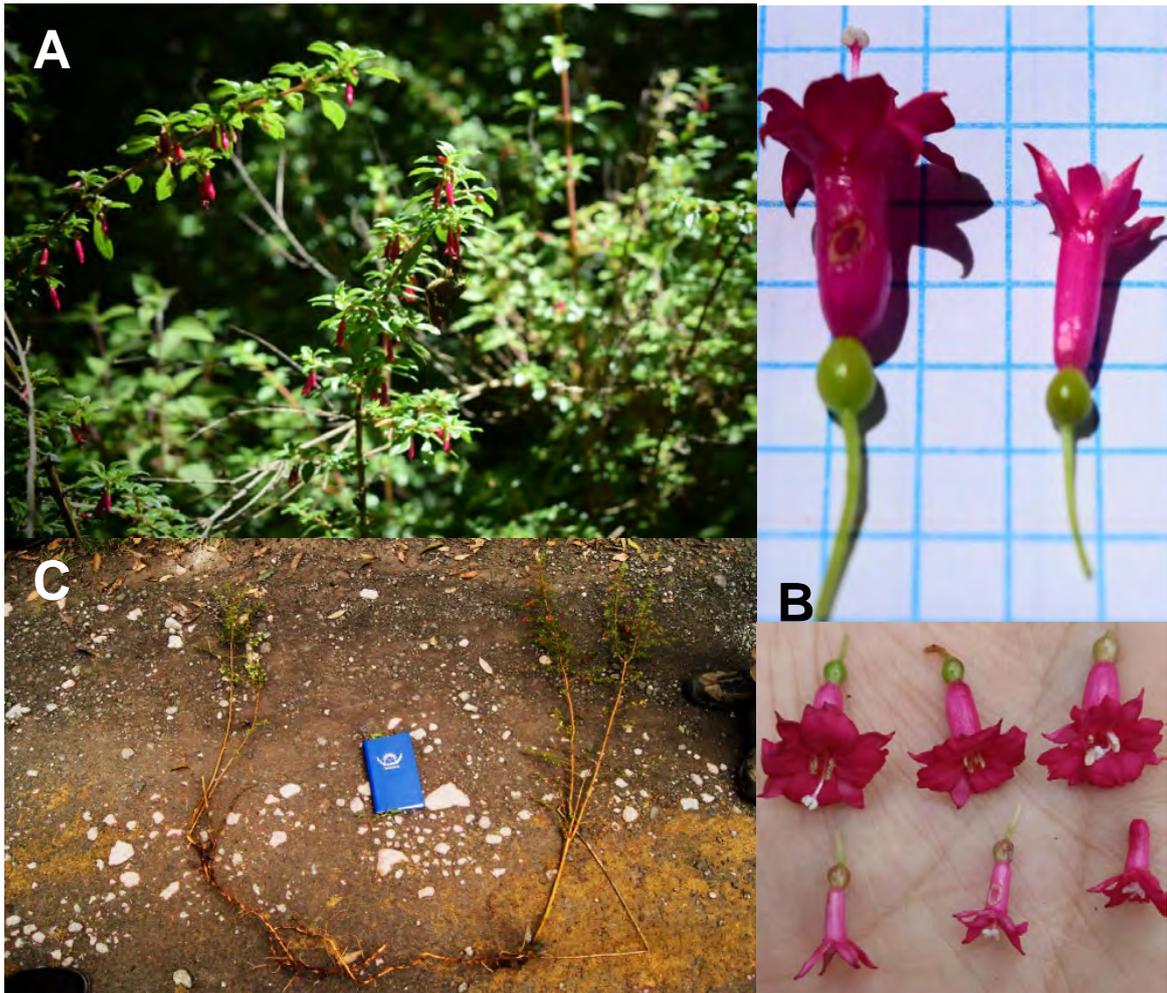


Figura 2. *Fuchsia microphylla*. (A) Planta hembra con flores pistiladas, (B) flor hermafrodita (izquierda) y flor pistilada (derecha), en la figura de abajo la primera hilera presenta flores hermafroditas y la segunda flores pistiladas, que ilustran el dimorfismo sexual, (C) ramets unidos por rizomas que dan origen a nuevos tallos.

3. HIPÓTESIS

La propagación clonal incrementa el número de flores en cada planta (despliegue floral) y este incremento tiene al menos dos consecuencias reproductivas contrastantes en hembras y en hermafroditas de plantas ginodioicas.

Primera consecuencia. A diferencia de las hermafroditas que tienen flores con polen y pueden producir semillas endogámicas (por geitonogamia), el número de semillas por fruto en hembras puede estar limitado por polen de entrecruza. Esta asimetría en la dinámica de apareamientos entre morfos florales resultará en un mayor número de semillas por fruto en hermafroditas.

Segunda consecuencia. Suponiendo que la ocurrencia de endogamia es mayor en hermafroditas que en hembras, la progenie de las primeras tendrá menor probabilidad de germinación y supervivencia que la progenie de entrecruza de hembras. Las hembras evaden la endogamia y su progenie tendría mayor viabilidad que la progenie de las hermafroditas, que pueden experimentar los costos negativos de la depresión por endogamia.

4. JUSTIFICACIÓN

En este trabajo se evalúa el impacto del crecimiento clonal sobre la eficiencia de la producción de semillas por fruto y el desempeño temprano de la progenie de hembras y hermafroditas de la planta ginodioica *Fuchsia microphylla*. El estudio integrado de la clonalidad y la reproducción sexual en plantas ginodioicas es relevante para conocer la influencia de la acumulación de recursos florales en la dinámica de apareamientos y en la fecundidad de ambos morfos florales. Puntualmente, este trabajo aportará información fundamental para entender el papel de la limitación por polen en la producción de semillas principalmente en hembras. Además, brindará datos que contribuirán a comprender el efecto de un potencial incremento de la geitonogamia y su impacto en la calidad general de la progenie de plantas hermafroditas, donde se espera observar los efectos de la depresión por endogamia. En conjunto, la información generada contribuirá a esclarecer las consecuencias ecológicas y evolutivas de la propagación clonal en el mantenimiento del ginodioicismo, o

bien en la especialización funcional de las plantas hermafroditas como plantas masculinas donadoras de polen.

5. OBJETIVO GENERAL

Evaluar la influencia de la propagación clonal y del género de la planta materna sobre la eficiencia en la producción de semillas/fruto y la viabilidad de progenies de hembras y hermafroditas de *Fuchsia microphylla* provenientes del Parque Nacional El Chico, en el Estado de Hidalgo.

6. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Caracterizar el área de cobertura de parches clonales y la densidad y tamaño de ramets individuales, con la finalidad de estimar y contrastar la concentración de recursos florales de hembras y hermafroditas.
2. Caracterizar la producción de semillas por fruto y su viabilidad en progenies de ambos morfos sexuales para evaluar la influencia conjunta del género y la clonalidad de las plantas en la producción de semillas y su calidad

7. MÉTODOS

7.1 Sitio de estudio

Este estudio se realizó dentro del Parque Nacional El Chico en el Estado de Hidalgo. Geográficamente el parque se ubica en las coordenadas 20°10'10" a 20°13'25" latitud Norte, y 98°41' 50" a 98°46'02" longitud Oeste mientras que la altitud va de 2,500 a 3,090 m. El clima es templado-subhúmedo, con temperatura media de 12 a 18°C y precipitación de 1479.5 mm anuales (CONANP, 2006). En esta localidad ocurren y se han monitoreado parches discretos de *F. microphylla* que se encuentran en áreas de bosque relativamente bien conservado.

El Parque Nacional El Chico es un bosque con comunidades vegetales de oyamel, pino y encino, y donde *Abies religiosa*(Kunth) Schltdl. & Cham., es el árbol más abundante (Rzedowski, 1978; Medina y Rzedowski, 1981). La flora del Parque es relativamente diversa y está 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 donde se incluyen árboles, epífitas, hierbas y arbustos (Hernández, 1995). Entre las especies arbustivas de angiospermas más frecuentes se encuentra *Fuchsia microphylla*, *Senecio albonervius* Greenm., *Salvia elegans* Vahl., y *Litsea glaucescens* Kunth., (CONANP, 2006). Note que en este trabajo se incluyó el autor de cada especie mencionada, esta información se tomó de la página de internet Tropicos. Org (2019).

7.2 Tamaño de los parches clonales y densidad de tallos

En una población focal se seleccionaron en función de su abundancia y al azar 12 parches clonales de plantas hembra y 14 de hermafroditas. El criterio para definir a un parche monomórfico consistió en verificar la presencia de un solo tipo de flores, ya fueran pistiladas o bien perfectas, en cada uno de los tallos de un grupo discreto de plantas. Una vez que se identificaron todos los ramets de un parche monomórfico, se utilizó una cinta métrica con la que se midió el perímetro total del parche como estimador de su tamaño. Posteriormente se calculó la densidad de ramets de cada parche utilizando un cuadro de 50 cm de

lado (250 cm²) hecho de tubos de PVC y registrando el número de ramets dentro de dicho cuadro. Finalmente se registró la altura y el diámetro basal de 3 ramets individuales seleccionados al azar dentro de cada parche utilizando una cinta métrica y un vernier digital, respectivamente. La delimitación de parches clonales individuales se basa en el dimorfismo sexual de las plantas, es decir en un atributo fenotípico. A pesar de que este criterio es consistente no se trata de una distinción de genotipos individuales. Por lo tanto a lo largo del trabajo se evita usar el término “genet” que implica la distinción de un genotipo particular asociado a cada parche clonal.

7.3 Caracterización del número de semillas por fruto

Al final de la temporada de floración se colectó una muestra de 30 frutos maduros en cada una de 26 plantas (12 hembras y 14 hermafroditas) siempre que fue posible. Los frutos frescos fueron pesados con una balanza analítica (Ohaus Mod. PA224C), posteriormente se dejaron secar y se registró el número de semillas por fruto.

7.4 Germinación de semillas y supervivencia de la progenie

Para evaluar la viabilidad de las semillas de hembras y de hermafroditas se sembraron todas las semillas de una submuestra de 10 frutos de cada planta utilizando charolas de germinación con un sustrato de peat-moss (70 %) y tezontle (30 %). El ensayo se realizó en condiciones controladas en una cámara de germinación (Lumistell Mod. ICP-55) con ciclos de 12 horas luz y oscuridad, entre 20 y 23°C, y humedad relativa de 50 % constante. Se realizaron censos periódicos cada 7 u 8 días (por 10 semanas), donde se registró la fecha de germinación de las semillas, el surgimiento de hojas cotiledonares y las primeras hojas. Después de un periodo de 8 semanas las plántulas fueron trasplantadas a pozos individuales para monitorear su desempeño temprano, el número de hojas, el largo y el ancho de las primeras hojas, el diámetro del tallo y la altura del tallo cada 7 días por un periodo de 11 semanas (Figura 3).

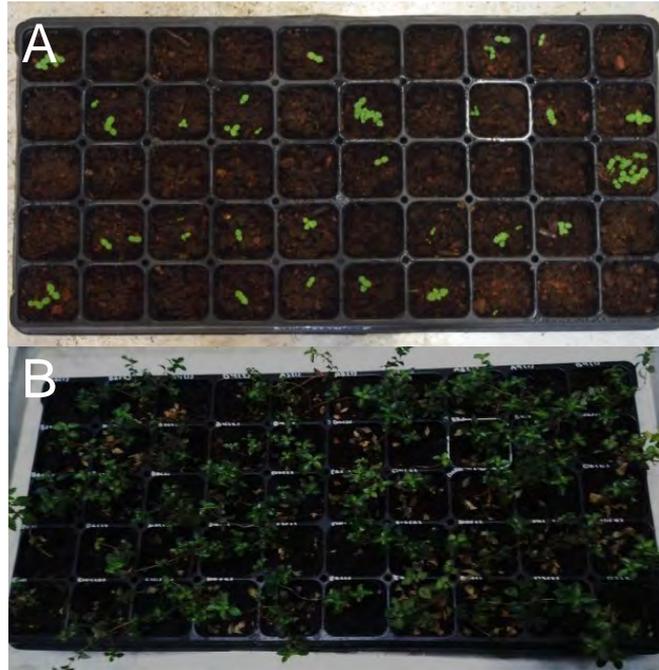


Figura 3. Progenie de hembras y hermafroditas. (A) charola de germinación con plántulas de un mes de germinación, (B) plántulas después de 7 meses de germinación.

7.5 Análisis estadísticos

Los datos fueron analizados utilizando pruebas de t de Student. En cada caso se verificó el cumplimiento de distribución normal y de homogeneidad de varianzas de las variables de respuesta. Cuando fue pertinente se utilizó una transformación logarítmica de la variable de respuesta para cumplir los requisitos mencionados. Cuando no fue posible cumplir con dichos requisitos se utilizó una prueba no paramétrica análoga a la t de Student para muestras independientes (Wilcoxon test). En cada caso se contrastó la variable de respuesta en relación al género de la planta; hermafrodita vs hembra. Las variables de respuesta se agrupan en tres subgrupos particulares: a) los atributos de parches y de ramets, b) el peso y número de semillas por fruto, y c) la germinación, supervivencia y desempeño temprano de la progenie. A lo largo del texto se describen los resultados reportando la media \pm el error estándar de la variable en cuestión, excepto en casos donde se reporta la desviación estándar. Esto último debido a que las barras de error son pequeñas y poco visibles. Todos los análisis se realizaron en el programa JMP, versión 9.0.1, 2010 (SAS, 2010).

8. RESULTADOS

8.1 Tamaño de los parches clonales y densidad de los tallos

La estimación y comparación de la extensión de los parches clonales mostró que el área de cobertura promedio ($14.3 \pm 1.4 \text{ m}^2$) (De aquí en adelante Media \pm Error estándar = EE, excepto donde se indicará otra medida de variación) de las hembras, no difiere significativamente del área de cobertura ($12.2 \pm 1.8 \text{ m}^2$) de las plantas hermafroditas, ($t_{(24)} = 1.2$, $p = 0.21$). Respecto a la densidad, se observó que el número de tallos/ m^2 es de 61 (± 8.6) en los parches de hembras y 47 (± 7.1) en los parches de hermafroditas ($t_{(24)} = 1.5$, $p = 0.12$) (Figura 4).

En relación a la estimación del tamaño de ramets individuales se encontró que la longitud de los tallos de hermafroditas ($1.19 \pm 0.04 \text{ m}$) es significativamente mayor ($1.03 \pm 0.04 \text{ m}$) a la de los tallos de hembras ($t_{(76)} = 2.19$, $p = 0.03$) (Figura 5). En contraste con la longitud, el diámetro basal de los tallos no difiere entre ramets de hembras (5.6 mm) y de hermafroditas.

El registro del número de flores por ramet muestra que durante el pico de floración las plantas hermafroditas presentan 18 (± 2.8) flores/ramet mientras que las hembras tienen 27 (± 2.4) flores/ramet. El análisis de esta variable señala que en este momento de la temporada reproductiva las hermafroditas tienen significativamente menos flores que las hembras ($t_{(61)} = 3.73$, $p = 0.001$), (Figura 6).

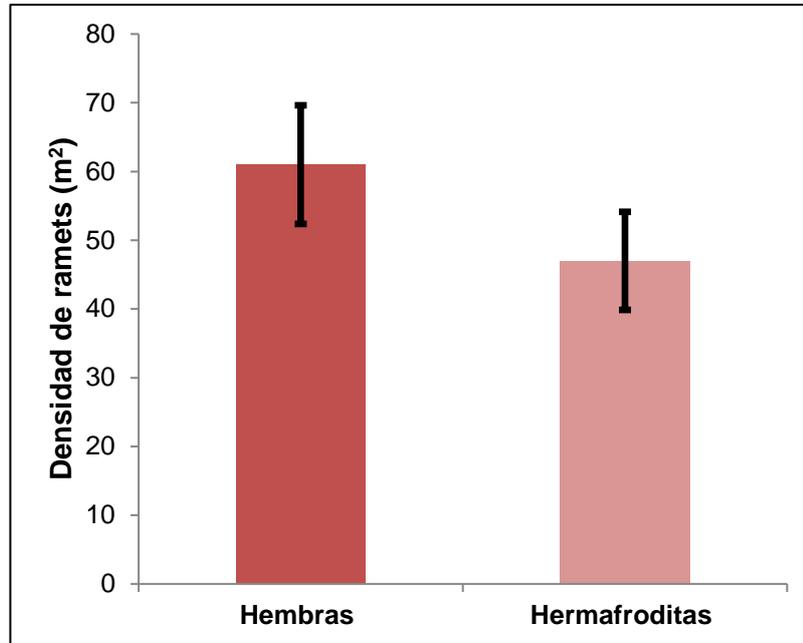


Figura 4. Densidad de ramets en parches clonales de hembras y hermafroditas, de la especie ginodioica *F. microphylla* Kunth (Onagraceae), en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo México. Se muestra la media (\pm EE).

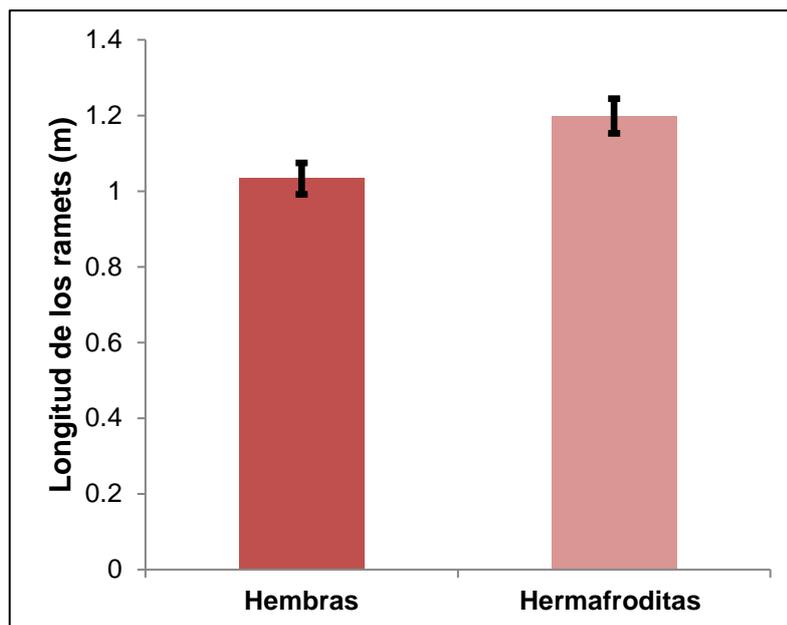


Figura 5. Longitud del tallo de los ramets (m) de plantas hembra y hermafroditas, de la especie ginodioica *F. microphylla* Kunth (Onagraceae). Se muestra la media (\pm EE).

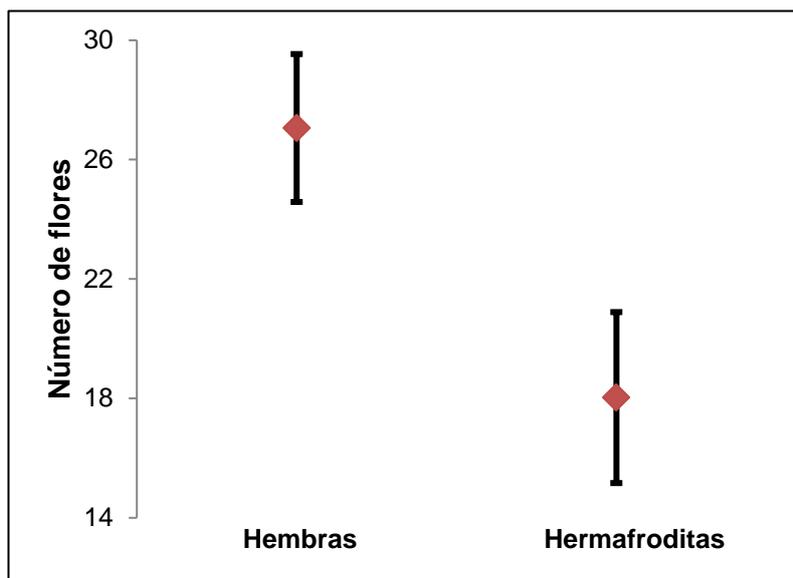


Figura 6. Número de flores por ramet en hembras y hermafroditas, de la especie ginodioica *F. microphylla* Kunth (Onagraceae). Se muestra la media (\pm EE).

8.2 Caracterización del número de semillas por fruto

Se registró variación en el peso del fruto y el número de semillas por fruto relacionada con el género de la planta materna. Específicamente los frutos de las plantas hermafroditas son más pesados (0.15 vs 0.13 g), ($t_{(1094)} = 4.7$, $p < 0.001$) y tienen más semillas por fruto (8.2 vs 5.1) en comparación con los frutos de las hembras ($t_{(1094)} = 12.4$, $p < 0.001$), (Figura 7).

En relación al número de semillas por fruto se encontró que las plantas hermafroditas producen frutos con un mínimo de 0 y un máximo de 21 semillas. Por su parte, en las hembras el número mínimo de semillas por fruto fue 1 y el máximo 19. Con mayor frecuencia las hembras producen frutos que tienen 2 semillas, mientras que las hermafroditas producen frutos con 8 semillas. (Figura 8).

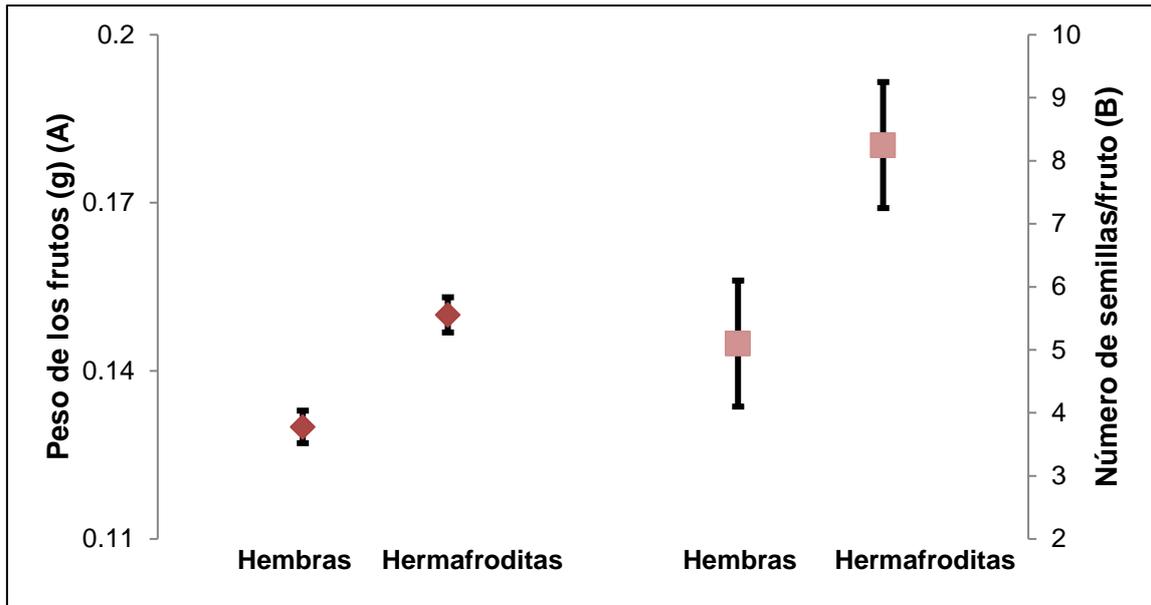


Figura 7. Peso de los frutos (A) y número de semillas por fruto (B) de hembras y hermafroditas, de la especie ginodioica *F. microphylla* Kunth (Onagraceae). Se muestra la media (\pm EE).

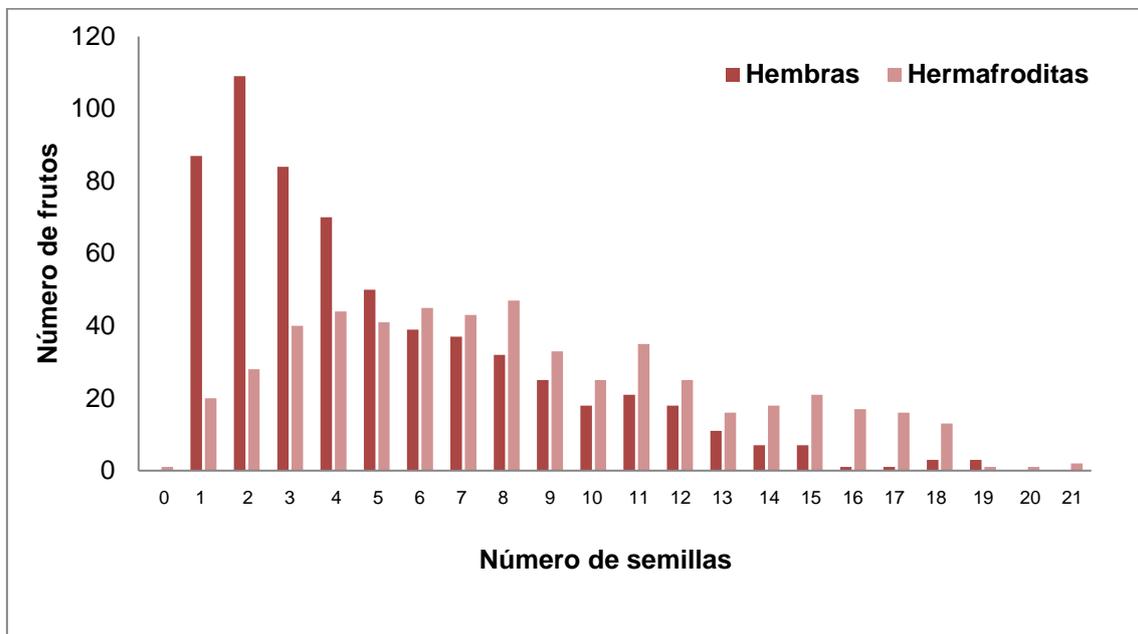


Figura 8. Distribución de la frecuencia del número de semillas por fruto producidas por polinización natural en hembras y hermafroditas de la especie ginodioica *F. microphylla* Kunth (Onagraceae).

8.3 Germinación de semillas y vigor de la progenie de hembras y hermafroditas

Los ensayos de germinación en condiciones controladas muestran que el género de la planta materna afecta significativamente la viabilidad de la progenie. En contraste con las semillas de hermafroditas, las semillas producidas por hembras germinan en mayor proporción y a una mayor tasa, principalmente durante las primeras cuatro semanas de registro (Figura 9). En general, a la sexta semana de registro, prácticamente la totalidad de las semillas viables habían germinado, pues 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 significativamente mayor ($z = 3.52, p = 0.0004$) para las progenies de hembras (22.8 %) en contraste con las progenies de hermafroditas (13.7 %). Excepcionalmente en este caso se incluye la Media \pm Desviación estándar = DE, debido a que las barras no son visibles, al utilizar los errores estándar (Figura 9).

Con base en el seguimiento de las plántulas por un periodo de 11 semanas se encontró que la progenie de las hembras tiene mayor probabilidad de supervivencia (65 %) que la progenie de plantas hermafroditas (52 %). Sin embargo las diferencias no son significativas ($z = 1.21, p = 0.22$), (Figura 10).

Como indicadores del vigor de la progenie se registró el número de hojas y la longitud del tallo de 163 plántulas cada ocho días por un periodo de 11 semanas. Prácticamente desde el segundo censo, las plántulas de hembras produjeron más hojas que las plántulas de hermafroditas y esta diferencia fue incrementando con el tiempo (Figura 11). En el periodo de registro, las plántulas de las hermafroditas incrementaron su follaje 7.3 veces, mientras que las plántulas de las hembras lo incrementaron 9.9 veces. Los registros muestran que después de 11 semanas de crecimiento, las plántulas de las hembras tienen significativamente ($z = 3.04, p = 0.02$) más hojas (61) que las plántulas de las hermafroditas (45). El crecimiento del tallo también indicó un mayor vigor en las plántulas de las hembras con tallos significativamente ($t_{(144)} = 2.4, p = 0.015$) más largos, que los de hermafroditas (89 vs 78 mm) (Figura 11). Al final de esta sección se incluye un cuadro que resume los resultados obtenidos en este trabajo.

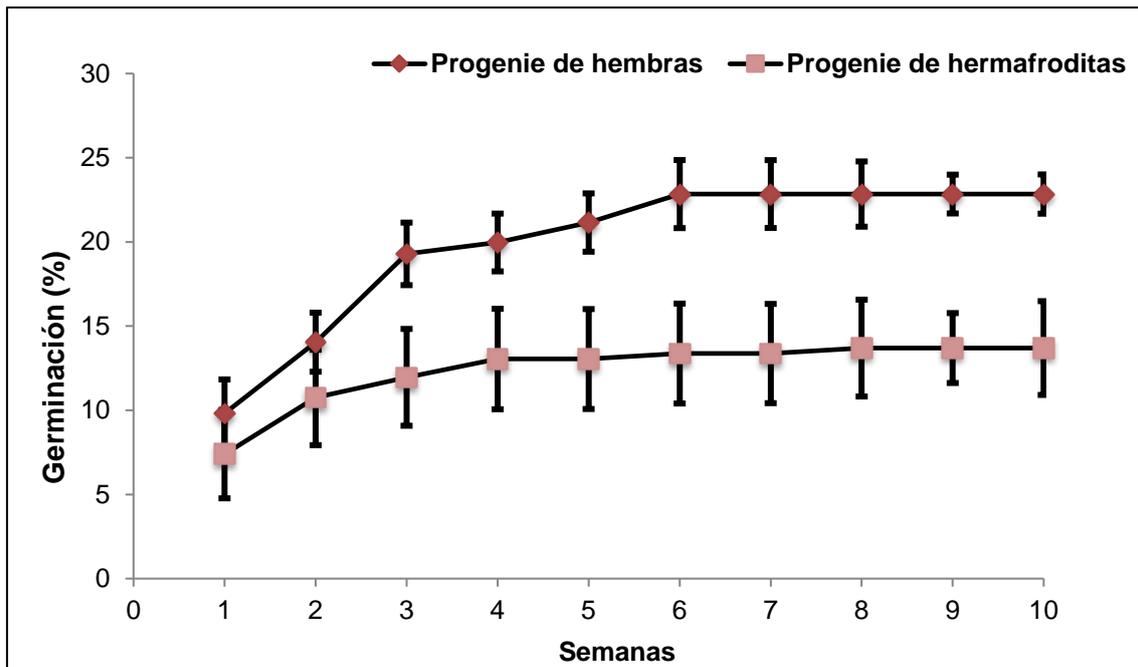


Figura 9. Porcentaje de germinación de semillas de polinización abierta en un periodo de 10 semanas. Se incluyen progenies agrupadas de hembras y hermafroditas, de la especie ginodioica *F. microphylla* Kunth (Onagraceae). Se muestra la media (\pm DE).

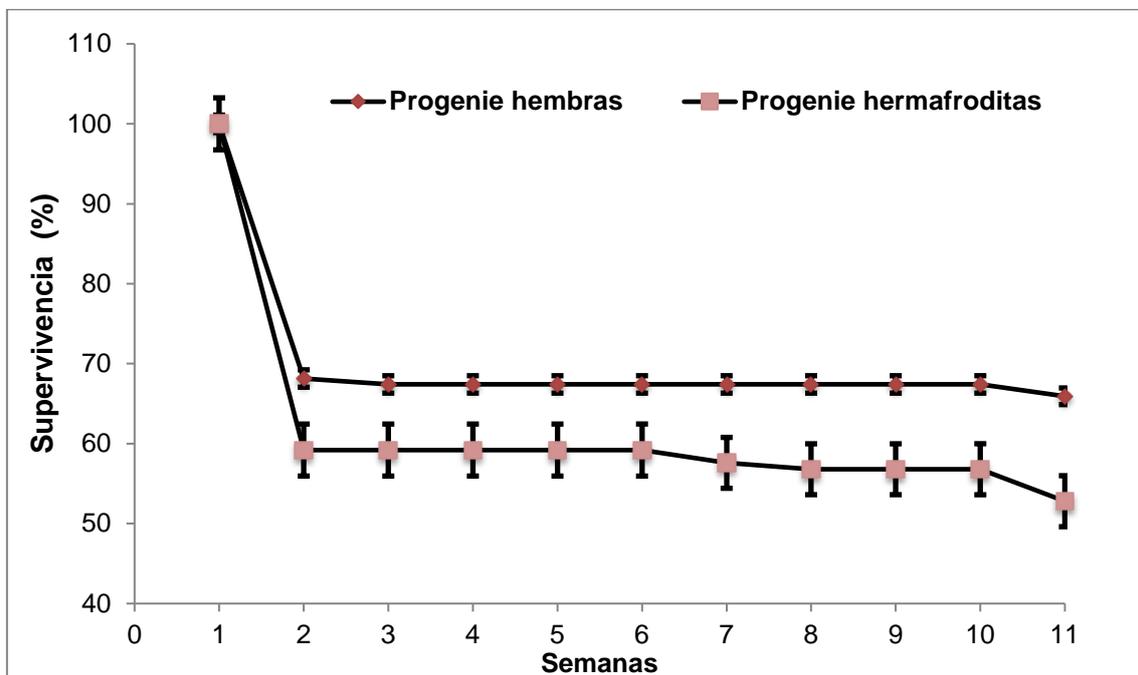


Figura 10. Porcentaje de supervivencia de plántulas de hembras y hermafroditas de la especie ginodioica *F. microphylla* Kunth (Onagraceae). Se muestra la media (\pm EE).

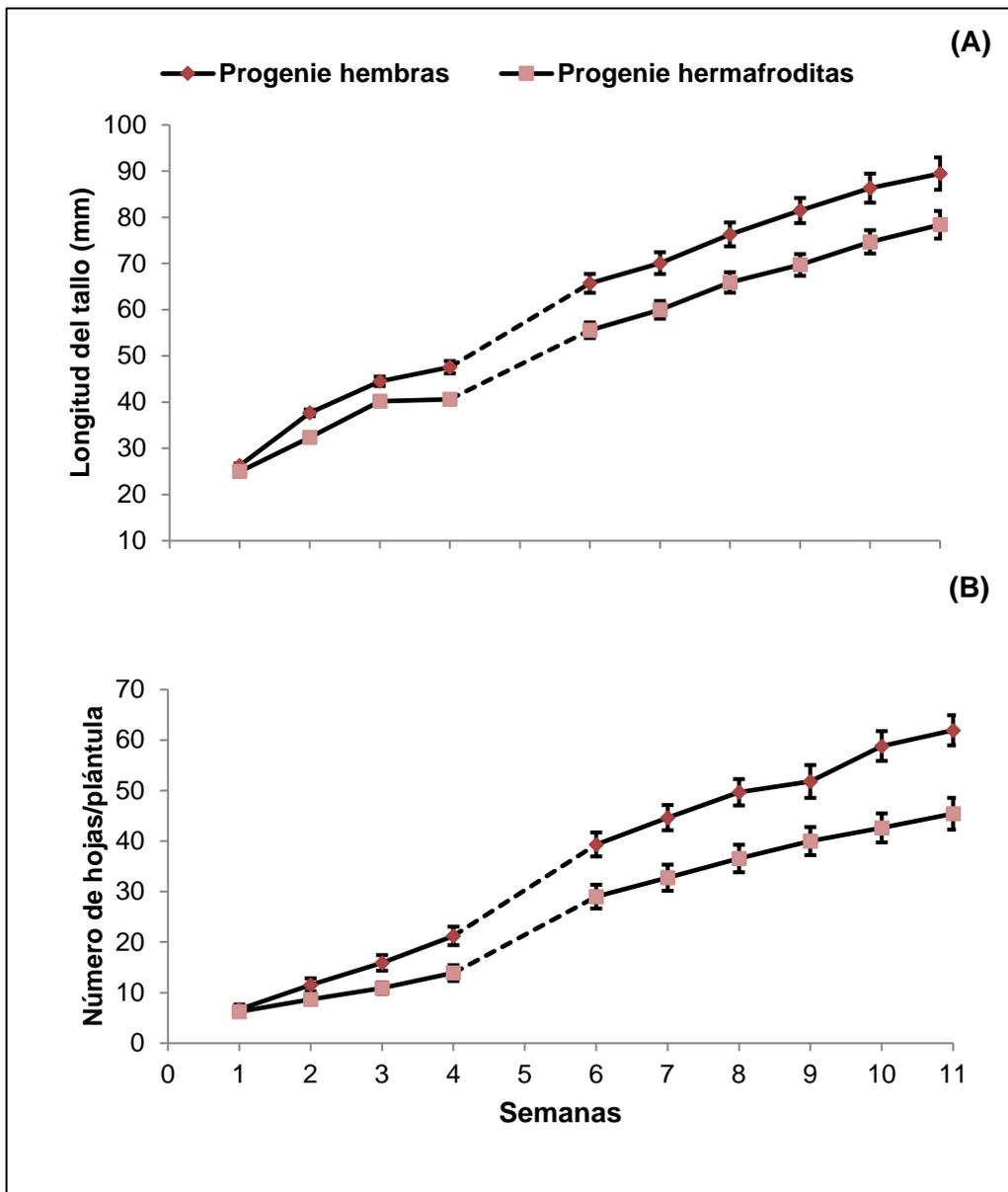


Figura 11. Longitud de los tallos (A) y número de hojas por plántula (B) de plántulas de grupos de progenies de hembras y hermafroditas de la especie ginodioica *F. microphylla* Kunth (Onagraceae). Se muestra la media (\pm EE).

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

Atributos	Hembras	vs	Hermafroditas	Contraste
Tamaño de parche (m ²)	14.3		12.2	ns
Densidad de ramets (m ²)	61		47	ns
Longitud de los ramets (m)	1.03	<	1.19	*
Num promedio flores/ramet	27	>	18	*
Peso de frutos (g)	0.13	<	0.15	*
Num semillas/fruto	5.1	<	8.2	*
Germinación (%)	22.8	>	13.7	*
Supervivencia (%)	65		52	ns
Num Hojas/plántula	61	>	45	*
Longitud de tallos (mm)	89	>	78	*

9. DISCUSIÓN

9.1 Crecimiento clonal en *Fuchsia microphylla*

En este trabajo se reporta por primera vez la propagación clonal del arbusto ginodioico *Fuchsia microphylla* y la influencia de esta forma de crecimiento vegetativo sobre la eficiencia de la producción de semillas por fruto y el desempeño temprano de la progenie de hembras y hermafroditas.

La extensión de los parches clonales es amplia e incluye considerable variación pues los grupos de ramets pueden cubrir desde algunos metros (2 - 3 m²) hasta abarcar en promedio de 12 a 14 m². Dentro de los parches clonales la densidad de ramets con flores va de 47 a 61 (ramets / m²) y acorde a lo señalado en la primera parte de la hipótesis de este trabajo, ello resulta en una considerable acumulación de recursos florales tanto en hembras como en hermafroditas. Las estimaciones indican que puede haber entre 850 y 1600 flores en parches discretos de ramets hermafroditas y femeninos respectivamente. Es decir, aun cuando el tamaño de los parches y la densidad de ramets no varía significativamente entre morfos florales, las hembras producen un mayor número de flores más pequeñas que las hermafroditas. la

estimación del número de flores en cada parche se realizó en el momento en que la mayor parte de plantas en la población tenían numerosas flores. A pesar de que no se trata de una evaluación sistemática de la producción de flores este periodo podría ser un índice adecuado del número de flores por planta independientemente del morfo sexual.

Las poblaciones de especies con propagación clonal generalmente consisten en más de un genotipo (Ellstrand y Roose, 1987), pero pocas especies tienen características morfológicas distintas para permitir la identificación de genotipos individuales, lo cual dificulta la delimitación de genotipos/clones individuales. Algunos atributos clave de *F. microphylla* permitieron delimitar parches clonales discretos. Esta especie es ginodioica y los rametos individuales producen flores hermafroditas o flores femeninas (con esterilidad masculina), formando clones discretos monomórficos. Además, las flores femeninas son más pequeñas que las flores hermafroditas por lo que es fácil distinguir y delimitar en el campo los dos fenotipos sexuales. Lo anterior permite suponer que los grupos no mezclados de rametos del mismo sexo representan genotipos discretos. Aunque este criterio de delimitación de clones se ha utilizado en al menos un par de estudios que abordan las repercusiones reproductivas de la clonalidad en una especie ginodioica (Widén y Widén, 1990; Widén, 1992), este supuesto requiere de un análisis genético que permita definir la identidad de genotipos individuales (genotipos) en la población y confirmar la estructura clonal de estas plantas. A continuación se discuten algunas de las repercusiones ecológicas del crecimiento clonal en la dinámica de apareamiento y en la evolución del sistema reproductivo de estas plantas particularmente enfatizando la hipótesis planteada.

9.2 Ventajas y costos del crecimiento clonal

Estudios de las potenciales ventajas del crecimiento clonal señalan que esta forma de reproducción asexual puede favorecer la captación de recursos en entornos heterogéneos (Hutchings y Wijesinghe 1997), la persistencia de las plantas en condiciones ambientales subóptimas (Kudoh et al. 1999; Eriksson y Ehrlén, 2001) y una mayor atracción de los polinizadores por el aumento del tamaño del despliegue floral (Harder y Barrett, 1996). Sin embargo, junto a estas ventajas ecológicas, el crecimiento clonal también puede implicar costos

en la adecuación. Un señalamiento general es que la reproducción clonal se asocia comúnmente con floración en masa, dispersión restringida de polen y autopolinización por geitonogamia, procesos que pueden dar como resultado depresión por endogamia y descuento de polen (Vallejo-Marín et al., 2010). Un meta-análisis de taxa clonales señala que los costos de la adecuación incluyen un aumento de la autofecundación y de depresión por endogamia en especies autocompatibles, y una menor disponibilidad de parejas en especies autoincompatibles (Honnay y Jacquemyn, 2008). En el caso particular de *Fuchsia microphylla* la propagación clonal es relativamente de la misma magnitud en hembras y hermafroditas, por lo que se puede esperar que las ventajas ecológicas asociadas con la clonalidad impactarán de manera similar a los dos morfos sexuales. Sin embargo, debido a la presencia de hembras con flores que no producen polen y hermafroditas con flores que si producen polen, se esperaría que los costos de la clonalidad sobre la adecuación sean “asimétricos” en poblaciones ginodioicas.

9.3 Crecimiento clonal y limitación por polen en hembras y hermafroditas

La asimetría en los costos potenciales de la clonalidad se ha explorado escasamente en especies ginodioicas (Widén y Widén 1990; Widén, 1992). Por un lado, las hembras dependen de otras plantas que producen polen para aparearse y reproducirse sexualmente. Por lo tanto, no se esperaría que la propagación clonal y la producción masiva de flores en plantas femeninas se asocie con geitonogamia y depresión por endogamia, como se ha planteado en el caso de plantas hermafroditas autocompatibles (Honnay y Jacquemyn, 2008). Al contrario, la acumulación de un gran número de flores femeninas en la misma planta o parche, puede resultar en una baja disponibilidad de polen para la producción de frutos y/o semillas. Algunos estudios han documentado que la baja disponibilidad de polen se debe a que los polinizadores permanecen más tiempo forrajeando en las flores de la misma planta y volando distancias cortas (Peakall y Beattie, 1991; Maurice y Fleming, 1995; Goulson, 2000). Esta conducta de forrajeo de los polinizadores en grandes parches de flores femeninas puede limitar la transferencia y depósito de polen de entrecruza y restringir la fecundación de óvulos.

Acorde a la primera consecuencia reproductiva derivada de la hipótesis de este estudio, las hermafroditas producen frutos que tienen hasta 1.6 veces más semillas que las hembras. Esta variación en el número de semillas/fruto asociada al morfo sexual, puede explicarse si el crecimiento clonal restringe la disponibilidad y transferencia de polen de entrecruza mediado por polinizadores, en hembras pero no en hermafroditas. Lo cual sugiere que la eficiencia en la fecundación de óvulos en las hembras está limitada por la disponibilidad de polen, probablemente resultado del crecimiento clonal. En este contexto se ha reportado que la planta ginodioica clonal *Glechoma hederacea*, la producción de semillas y frutos en hembras está limitada por la disponibilidad de polen de entrecruza (Widén, 1990; Widén y Widén, 1992).

En contraste con las hembras no se espera que la producción de semillas en hermafroditas autocompatibles esté limitada por polen en la misma medida. Con base en modelos fenotípicos se ha mostrado que la limitación por polen de entrecruza en especies ginodioicas puede impactar a las plantas de ambos morfos sexuales, sin embargo las hermafroditas pueden superar bajo diversos escenarios ecológicos a las plantas unisexuales debido a su capacidad de autofecundación (Maurice y Fleming, 1995). Un ejemplo de la limitación por polen asimétrica es el caso de poblaciones ginodioicas del cacto columnar *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton & Rose., donde la polinización limita la producción de semillas en las hembras pero no en las hermafroditas (Fleming et al., 1994). Sin embargo, para corroborar el efecto asimétrico de la clonalidad en la limitación por polen en *Fuchsia microphylla*, es necesario documentar el patrón de forrajeo y la eficiencia en el servicio de polinización en hermafroditas y hembras. Asimismo, es necesario descartar que la diferencia en el número de semillas/fruto se deba a un menor número de óvulos/flor en hembras. Ambos aspectos se exploran actualmente en la población estudiada.

9.4 Crecimiento clonal, endogamia y costos en adecuación

El incremento en el despliegue floral que resulta de la propagación clonal tiene el potencial de impactar de manera negativa la calidad de la progenie de hermafroditas. Como se ha mencionado, el crecimiento clonal implica un incremento de polinización por geitonogamia y puede resultar en depresión por

endogamia (Vallejo-Marín et al., 2010). En concordancia con la segunda consecuencia reproductiva derivada de la hipótesis de este trabajo, el análisis de los componentes de la calidad de la progenie indica en general que las hembras producen semillas y plántulas de mayor calidad que las hermafroditas. La tasa de germinación es 1.6 veces mayor para las semillas de hembras, y la supervivencia y el número de hojas de las plántulas en un periodo de once semanas son 1.2 y 1.3 veces superiores en progenies de hembras vs hermafroditas. Estos resultados sugieren que la menor calidad de la progenie de las hermafroditas puede deberse al costo en adecuación de la endogamia. Esta desventaja de las plantas hermafroditas frente a las hembras se ha documentado en diversas especies ginodioicas (Ashman, 1992; Puterbaugh et al., 1997; Ramsey y Vaughton, 2002). Sin embargo, en contadas ocasiones se ha vinculado la menor calidad de la progenie con un incremento de la endogamia asociada con la propagación clonal. Aunque es necesario realizar análisis genéticos que permitan estimar y corroborar que la tasa de autofecundación es mayor en plantas hermafroditas, los resultados de este trabajo sugieren que este es el caso.

La mediana del número de semillas/fruto es de 4 y 8 en frutos de hembras y hermafroditas respectivamente. Si se asume que todas las semillas producidas por las hembras son producto de entrecruza y que el número total (máximo) de semillas/fruto es 8, una estimación simple y conservadora de la tasa de autofecundación en hermafroditas se puede obtener como sigue: $FH = SE/ST$, donde FH es la tasa de autofecundación en hermafroditas, SE el número de semillas de endogamia y ST el número de semillas totales, entonces $FH = 0.5$. Esta estimación indica que el 50 % de las semillas de hermafroditas son producto de autofecundación, potencialmente influenciada por polinizaciones geitonogámicas, como se ha documentado en diversos estudios con plantas hermafroditas clonales (Honnay y Jacquemyn 2008). Este dato apoyaría el planteamiento de que la menor calidad de la progenie de hermafroditas se debe a depresión por endogamia. Además, los resultados de esta sección son consistentes con los hallazgos de diversos estudios con especies ginodioicas, donde se ha evidenciado que los efectos negativos de la endogamia pueden presentarse en diferentes etapas del ciclo de vida de las

plantas (Ashman, 1992; Kohn y Biardi, 1995; Ramsey y Vaughton, 2002; Kalisz et al., 2004; Chang, 2006).

9.5 Influencia de la clonalidad en la evolución de los sistemas reproductivos

Los resultados de este trabajo sugieren por una parte, que la propagación clonal de *Fuchsia microphylla* puede provocar altas tasas de endogamia, potencialmente derivada de geitonogamia, y como consecuencia afectar la calidad de la progenie de hermafroditas. La depresión por endogamia es uno de los principales mecanismos que dirigen la especialización sexual de plantas hermafroditas como donadoras de polen (Lloyd, 1992; Dufay y Billard, 2012). Esto se debe fundamentalmente a que la adecuación femenina se reduce por los costos de la endogamia mientras que la adecuación masculina (donación de polen), se favorece y selecciona por la mayor calidad de la progenie de entrecruza. La especialización funcional de hermafroditas como plantas masculinas donadoras de polen, representa en teoría una de las últimas fases en la transición evolutiva del ginodioicismo al dioicismo (Charlesworth, 1989).

Por otra parte, los resultados indican que la propagación clonal de las hembras puede acotar su fecundidad debido a una limitada disponibilidad de polen de entrecruza para fecundar óvulos y producir semillas. La limitación por polen, al contrario de los costos de la endogamia en hermafroditas, representaría una desventaja reproductiva de las hembras frente a las hermafroditas. En esta circunstancia, se predice que las plantas hermafroditas pueden mantenerse en poblaciones sexualmente polimórficas (Maurice y Fleming, 1995). Es decir, ello favorecería el mantenimiento de poblaciones ginodioicas estables.

Los resultados de este trabajo abren una amplia gama de preguntas relevantes cuya respuesta puede contribuir a mejorar la comprensión de las consecuencias, ecológicas, genéticas y evolutivas de la propagación clonal de plantas ginodioicas. Específicamente, los resultados pueden aportar información relevante para profundizar en el estudio de las fuerzas que dirigen la transición del ginodioicismo al dioicismo en el género *Fuchsia* (Arroyo y Raven 1975; Berry et al., 2004). Se han reportado poblaciones de *Fuchsia*

microphylla donde las hermafroditas producen muy pocos o cero frutos, y esto se ha interpretado como un estado de transición hacia el dioicismo (Cuevas y Lopezaraiza-Mikel, 2014). Sin embargo, aún no se conocen los mecanismos que dirigen esta transición. Es en este contexto los resultados de este trabajo pueden integrarse para investigar la influencia de la propagación clonal en la evolución de las expresiones sexuales de las angiospermas.

10. CONCLUSIONES

La propagación clonal de las plantas de *Fuchsia microphylla* está acompañada de la presencia de numerosas flores en el mismo individuo. El extensivo número de flores en los parches clonales impacta de manera asimétrica el sistema de apareamiento y la fecundidad de hembras y hermafroditas de esta especie ginodioica.

Por un lado, el número de semillas en los frutos de las hembras es menor en contraste con los frutos de las plantas hermafroditas. Esto se puede explicar por un incremento de polinización geitonogámica en plantas hermafroditas, y a la limitación por polen para fecundar óvulos y producir semillas en hembras. Ambas consecuencias se derivarían de un incremento en el número de flores que los polinizadores visitan en forma sucesiva dentro de un parche o genet.

Por otro lado, la germinación y el desempeño temprano son menores para las progenies de madres hermafroditas en comparación con progenie de hembras. Esta asimetría en la calidad de las semillas reflejaría el costo de adecuación resultado de depresión por endogamia en la progenie de plantas hermafroditas. El costo de la endogamia no se observa en las hembras, que producen semillas exclusivamente por entrecruzamiento. Esta divergencia en la calidad de la progenie es consistente con una mayor tasa de endogamia derivada de apareamientos geitonogámicos en las hermafroditas y con la limitación por polen en las hembras.

Es indispensable y biológicamente relevante desarrollar experimentos de suplementación de polen y análisis genéticos con la finalidad de confirmar la limitación por polen en hembras y una mayor tasa de endogamia en

hermafroditas. Esta información contribuirá a esclarecer las consecuencias genéticas y evolutivas de la propagación clonal en el mantenimiento del ginodioicismo, o bien en la especialización funcional de las plantas hermafroditas como plantas masculinas donadoras de polen.

11. BIBLIOGRAFÍA

Agren, J. y M. F. Willson. 1991. Gender variation and sexual differences in reproductive characters and seed production in gynodioecious *Geranium maculatum*. *American Journal of Botany* 78 (4): 470-480.

Aizen, M. A. y L. D. Harder. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology* 88: 271-281.

Alonso, C. y C. M. Herrera. 2001. Neither vegetative nor reproductive advantages account for high frequency of males-steriles in southern Spanish gynodioecious *Daphne laureola* (Thymelaeaceae). *American Journal of Botany* 88 (6): 1016-1024.

Arizmendi, M. C., C. A. Domínguez y R. Dirzo. 1996. The role an avian nectar robber of Hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Functional Ecology* 10: 119-127.

Arroyo, M. T. K. y P. H. Raven. 1975. Evolution of subdioecy in morphologically gynodioecious species of *Fuchsia* sect. *Encliandra* (Onagraceae). *Evolution* 29: 500-51.

Ashman, T. L. 1992. The relative importance of inbreeding and maternal sex in determining progeny fitness in *Sidalcea oregana* ssp. *spicata*, a ginodioecious plant. *Evolution* 46 (6): 1862-1874.

Ashman, T. L., J. Swetz y S. Shivitz. 2000. Understanding the basis of pollinator selectivity in sexually dimorphic *Fragaria virginiana*. *Oikos* 90: 347-356.

Ashman, T. L., T. M. Knight, J. A. Steets, P. Amarasekare, M. Burd, D. R. Campbell, M. R. Dudash, M. O. Johnston, S. J. Mazer, R. J. Mitchell, M. T.

Morgan y W. G. Wilson. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85 (9): 2408-2421.

Ashman, T. L. 2006. The evolution of separate sexes: a focus on the ecological context. *In Ecology and Evolution of Flowers*. L. D. Harder. y S. C. H. Barrett, (eds.). Oxford, United States, New York. p 204-222.

Asikainen, E. y P. Mutikainen. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). *American Journal of Botany* 90 (2): 226-234.

Back, A. J., P. Kron y S. C. Stewart. 1996. Phenological regulation of opportunities for within-inflorescence geitonogamy in the clonal species, *Iris versicolor* (Iridaceae). *American Journal of Botany* 83 (8): 1033-1040.

Barrett, S. C. H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews*, 3: 274-284.

Berry, P. E., W. J. Hahn, K. J. Sytsma, J. C. Hall y A. Mast. 2004. Phylogenetic relationships and biogeography of *Fuchsia* (Onagraceae) based on noncoding nuclear and chloroplast DNA data. *American Journal of Botany* 91(4): 601-614.

Breedlove, D. E. 1969. The systematics of *Fuchsia* section *Encliandra* (Onagraceae). *In Evolution of subdioecy in morphologically gynodioecious species of Fuchsia* sect. *Encliandra* (Onagraceae). Arroyo, M. T. K y P. H. Raven. *Evolution* 29: 500-51.

Chang, S. M. 2006. Female compensation the quantity and the quality of progenie in gynodioecious plant, *Geranium maculatum* (Geraniaceae). *American Journal of Botany* 93(2): 263-270.

Charlesworth, B. y D. Charlesworth. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *The American Naturalist* 112: 975-997.

Charlesworth, D. y B. Charlesworth. 1981. Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biological Journal of the Linnean Societ* 15: 57-74.

Charlesworth, D. y B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 237-268.

Charlesworth, D. 1989. Allocation to male and female function in hermaphrodites, in sexually polymorphic populations. *Journal of Theoretical Biology* 139: 327-342.

Charlesworth, D. y V. Laporte. 1998. The male-sterility polymorphism of *Silene vulgaris*: Analysis of genetic data from two populations and comparison with *Thymus vulgaris*. *Genetics Society of America*. 150: 1267-1282.

Charlesworth, D. 1999. Theories on the evolution of dioecy. *In* Gender and sexual polymorphism in flowering plants. Geber, M. A., T. E. Dawson y L. F. Delph. (eds.). Berlin, Germany, Springer-Verlag, pp, 33-60.

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.

Crowe, L. K. 1964. The evolution of outbreeding in plants I. *Heredity* 19: 435-457.

Cuevas, E., I. M. Parker y F. Molina-Freaner. 2008. Variation in sex ratio, morph-specific reproductive ecology and an experimental test of frequency-dependence in gynodioecious *Kallstroemia grandiflora* (Zygophyllaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1117-1124.

Cuevas-García, E. y M. Lopezaraiza-Mikel. 2014. Sex-specific reproductive components and pollination ecology in the subdioecious shrub *Fuchsia microphylla*. *Plant Biology* 1: 1-8.

Darwin, C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. *The American Naturalist* 12 (2): 115-116.

Delannay, X., P. H. Gouyon y G. Valdeyron. 1981. Mathematical study of the evolution gynodioecy with cytoplasmatic inheritance under the effect of a nuclear restorer gene. *Genetics* 99: 169-181.

- Dommée, B. M., W. Assouad y G. Valdeyron. 1978. Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. Botanical Journal of Linnean Society 77: 17-28.
- Dufay, M. y E. Billard. 2012. How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species. Annals of Botany 109: 505-519.
- Eckert, C. G. y S. C. H. Barrett. 1993. Clonal reproduction and patterns of genotypic diversity in *Decodon verticillatus* (Lythraceae). American Journal of Botany, 80 (10) 1175-1182.
- Eckhart, V. M. 1992. Resource compensation and the evolution of gynodioecy in *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae). Evolution, 46 (5): 1313-1328.
- Ehlers, B. K., S. Maurice y T. Bataillon. 2005. Sex inheritance in gynodioecious species: a polygenic view. The royal society 272: 1795-1802.
- Ellstrand, N. C. y M. L. Roose. 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. American Journal of Botany, 74: 123-131.
- 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.
- Fleming, T. H., S. Maurice, S. L. Buchman y M. D. Tuttle. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). American Journal of Botany, 81 (7): 858-867.
- Geber, M. A., T. E. Dawson y L. F. Delph. 1999. Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants. Springer, Berlin, Germany. 240 p.
- Goulson, D. 2000. Why do pollinators visit proportionally fewer flowers in large patches?. Oikos 91: 485-492.
- Graff, A. 1999. Population sex structure and reproductive fitness in gynodioecious *Sidalcea malviflora* (Malvaceae). Evolution 53 (6): 1714-1722.

- 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.
- Honnay, O. y H. Jacquemyn. 2008. A meta-analysis of the relation between mating system, growth form and genotypic diversity in clonal plant species. *Evolutionary Ecology* 22: 299-312.
- 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.
- Jacobs, M. S. y M. J. Wade. 2003. A synthetic review of the theory of gynodioecy. *The American Naturalist* 161 (6): 837-851.
- Jordano, P. 1993. Pollination biology of *Prunus mahaleb* L. deferred consequences of gender variation for fecundity and seed size. *Botanical Journal of Linnean Society* 50: 65-84.
- Kalisz, S., D. W. Vogler y K. M. Hanley. 2004. Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating. *Nature* 430: 884-887.
- Knight, T. M., J. A. Steets, J. C. Vamosi, S.J. Mazer, M. Burd, D. R. Campbell, M. R. Dudash, M. O. Johnston, R. J. Michell y T. L. Ashman. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: Pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 467-97.
- Kohn, J. R. 1989. Sex ratio, seed production, biomass allocation, and the cost of male function in *Cucurbita foetidissima* HBK (Cucurbitaceae). *Evolution* 43 (7): 1424-1434.

Kohn, J. R. y J. E. Biardi. 1995. Outcrossing rates and inferred levels of inbreeding depression in gynodioecious *Cucurbita foetidissima* (Cucurbitaceae). *Heredity* 75: 77-83.

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.

Laurence, D. H. y S. C. H. Barret. *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford, United States, New York. 353 p.

Lewis, D. 1941. Male sterility in natural populations of hermaphrodite plants. *New Phytologist*, 40: 56-63.

Lloyd, D. G. 1974. Theoretical sex ratios of dioecious and gynodioecious angiosperms. *Heredity* 32 (1): 11-34.

Lloyd, D. G. 1975. The maintenance of gynodioecy and androdioecy in angiospermas. *Genetica* 45: 325-339.

Lloyd, D. G. 1992. Self and cross fertilization in plants II. The selection of self-fertilization. *International Journal of plant Sciences* 3 (1): 370-380.

Lloyd, D. G. y S. C. H. Barrett. 1996. *Floral biology: Studies of floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman and Hall, New York, 190 p.

Maurice, S. y T. H. Flemming. 1995. The effect of pollen limitation on plant reproductive systems and the maintenance of sexual polymorphisms. *Oikos* 74: 55-60.

Mc Cauley, D. E. y D. R. Taylor. 1997. Local population structure and sex ratio: Evolution in gynodioecious plants. *The American Naturalist* 150 (3): 406-419.

Mc Cauley, D. E. y M. T. Brock. 1998. Frecuency-dependent fitness in *Silene vulgaris* a gynodioecious plant. *Evolution* 52 (1): 30-36.

Medina, J. M. y J. Rzedowski. 1981. Guía del botánico-forestal de la parte alta de la Sierra de Pachuca. *In* CONANP. 2006. Programa de Conservación y

manejo Parque Nacional El Chico. Dirección General de manejo para la conservación, México DF.

Olson, M. S., D. E. McCauley y D. Taylor. 2005. Genetics and adaptation in structured populations: sex ratio evolution in *Silene vulgaris*. *Genetica* 123: 492.

Peakall, R. y A. J. Beattie. 1991. The genetic consequences of worker ant pollination in a self-compatible, clonal orchid. *Evolution* 45:1837-1848.

Puterbaugh, M. N., A. Wied y C. Galen. 1997. The functional ecology of gynodioecy in *Eritrichum aretioides* (Boraginaceae), the alpine forget-me-not. *American Journal of Botany* 84 (3): 393-400.

Ramsey, M. y G. Vaughton. 2002. Maintenance of gynodioecy in *Wurmbea biglandulosa* (Colchicaceae): gender differences in seed production and progeny success. *Plant systematics and evolution* 232: 189-200.

Renner, S. y R. E. Ricklefs. 1995. Dioecy and its correlates in flowering plants. *American Journal of Botany* 82: 596-606.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México. 432 p.

Sakai, A. K., W. L. Wagner y D. R. Herbst. 1995. Biogeographical and ecological correlates of dioecy in the Hawaiian flora. *Ecology* 76 (8): 2530-2543.

Sakai, A. K., S. G. Weller, M. L. Cheng, S. Y. Chou y C. Tسانونت. 1997. Evolution of gynodioecy and maintenance of females: The role of inbreeding depression, outcrossing rates, and resource allocation in *Schiedea adamantis* (Cariophyllaceae). *Evolution* 51 (3): 724-736.

SAS Institute 2010. JMP Statistical software package, version 9. 0. 1. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.

Saumitou-Laprade, P., J. Cuguen y P. Vernet. 1994. Cytoplasmic male sterility in plants: molecular evidence and the nucleocytoplasmic conflict. *Elsevier Science* 3 (9): 431-435.

Schemske, D. W. y R. Lande. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants II Empirical observations. *Evolution* 39 (1): 41-52.

Shykoff, J. A. 1988. Maintenance of gynodioecy in *Silene acaulis* (Cariophyllaceae): Stage-specific fecundity and viability selection. *Botanical Society of America Inc* 75 (6): 844-850.

Shykoff, J. A., S. O. Kolokotronis, C. L. Collin y M. López-Villavicencio. 2003. Effects of male sterility on reproductive traits in gynodioecious plants: a meta-analysis. *Oecologia* 135: 01-09.

Silvertown, J. y J. Antonovics. 2000. Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context. Blackwell Publishing Oxford. 116 p.

Thompson, J. D. y M. Tarayre. 2000. Exploring the genetic basis and proximate causes of female fertility advantage in gynodioecious *Thymus vulgaris*. *Evolution* 54: 1510-1520.

Tropicos. org. Missouri Botanical garden. Disponible en <https://www.tropicos.org>. [Consultado el 08-02-2019].

Vallejo-Marín, M., M. E. Dorken y 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. y P. C. Hoch. 2005. Onagraceae, The Evening Primrose Family website. <http://botany.si.edu/onagraceae/index.cfm> [Consultado el 06-02-2019].

Weller, S. G. y A. K. Sakai. 2004. Selfing and resource allocation in *Schiedea salcaria* (Caryophyllaceae), a gynodioecious species.

Widén, B. y M. Widén. 1990. Pollen limitation and distance-dependent fecundity in females of clonal gynodioecious herb *Glechoma hederacea* (Lamiaceae). *Oecologia* 83: 191 -196.

Widén, M. 1992. Sexual reproduction in a clonal, gynodioecious herb *Glechoma hederacea*. *Oikos* 63: 430-438.

Winkler, E. y J. Stocklin. 2002. Sexual and vegetative reproduction of *Hieracium pillosella* L. under competition and disturbance: a grid-based simulation model. *Annals of Botany* 89: 525-536.