



UNIVERSIDAD MICHOACANA SAN NICOLÁS DE HIDALGO

FACULTAD DE BIOLOGÍA

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas

Ecología y Conservación

**BIOLOGÍA FLORAL Y REPRODUCTIVA DE ESPECIES DEL
GENERO *Fuchsia* CON SISTEMAS REPRODUCTIVOS
CONTRASTANTES**

TESIS

Que para obtener el grado académico de:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Presenta:

BIOL. ANAI ALVAREZ BAÑOS

Director de Tesis:

DR. EN CIENCIAS EDUARDO CUEVAS GARCÍA

Morelia, Michoacán Marzo del 2014



ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRAC.....	3
INTRODUCCIÓN.....	5
OBJETIVOS.....	11
HIPÓTESIS.....	12
MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
Descripción del área y especies estudio.....	12
Fenología floral.....	16
Visitantes florales, tasa de visita y su relación con la producción de néctar.....	17
Limitación de polen.....	18
Hercogamia y polinización autónoma en especies hermafroditas.....	19
Análisis estadísticos.....	20
RESULTADOS.....	22
Fenología floral.....	22
Visitantes florales, tasa de visita y su relación con la producción de néctar.....	24
Limitación de polen.....	28
Hercogamia y polinización autónoma en especies hermafroditas.....	31
DISCUSIÓN.....	32
Fenología floral, visitantes florales, tasa de visita y su relación con la producción de néctar.....	32
Limitación de polen.....	35
Hercogamia y polinización autónoma en especies hermafroditas.....	36

CONCLUSIÓN.....	37
LITERATURA CITADA.....	39

RESUMEN

En las angiospermas existe una gran diversidad de sistemas reproductivos. En un extremo se encuentran las plantas hermafroditas (aproximadamente 90%) y en el otro las plantas dioicas, las cuales representan entre 6-7% de las plantas con flor. Estos sistemas reproductivos, conforman un continuo que abarca desde la autogamia obligada hasta la polinización cruzada obligada. El género *Fuchsia* presenta especies cercanamente emparentadas y con sistemas reproductivos hermafroditas, subdioicos y dioicos. En este estudio se comparó la biología floral y reproductiva de dos especies hermafroditas (*Fuchsia fulgens* y *F. arborescens*) con la de dos especies dioicas (*F. parviflora* y *F. obconica*) en poblaciones del estado de Michoacán. En cada una de las especies y morfos se registró el despliegue floral, los visitantes florales, su tasa de visita, así como la producción y concentración del néctar. Además, se estimó la limitación por polen en términos de la tasa de fructificación, número de semillas y tasa de germinación. En las especies hermafroditas, se evaluó la hercogamia y la capacidad de polinización autónoma. La floración de las dos especies hermafroditas fue de cuatro meses y la de las especies dioicas de seis meses, los mayores promedios de producción de flores correspondieron a las especies dioicas. En las cuatro especies los visitantes observados hicieron contacto con los órganos reproductivos de las flores (anteras y estigma). En *F. arborescens* la abeja *Apis mellifera* fue la visitante principal y *F. fulgens* solo fue visitada por el colibrí *Eugenes fulgens*. Respecto a las especies dioicas, ambos morfos de *F. obconica* fueron visitados por un himenoptero sp. y *Bombus ephippiatus* y los morfos de *F. parviflora* fueron visitados por *B. ephippiatus* y los colibríes *Amazillia beryllina* e *Hylocharis leucotis*. *F. fulgens* presentó una tasa de visita significativamente más alta que la de *F. arborescens*. En *F. obconica* y *F. parviflora* las plantas hembra y macho tuvieron tasas de visitas similares. En todas las especies se detectó

producción de néctar desde el primer día de vida de las flores. No observamos evidencia de limitación por polen en ninguna especie, ya que no hubo diferencias significativas en la producción de frutos y semillas desarrolladas de controles y exocruzamientos manuales. Por último, *F. arborescens* presentó niveles de hercogamia menores a las de *F. fulgens* y en ambas especies hermafroditas se obtuvieron frutos por polinización autónoma. Finalmente no se observó un patrón claro que muestre que las especies dioicas presentan ventajas o estrategias que les permitan tener un mismo éxito reproductivo que las hermafroditas, debido a que los patrones de apareamiento en las plantas pueden ser a la vez complejos y altamente promiscuos dado que los gametos masculinos y femeninos se despliegan en una amplia gama de escalas espaciales y temporales, ya sea a nivel de flor, inflorescencia, planta y/o población lo que implica diversas consecuencias en la adecuación de las plantas.

Palabras clave: Adecuación, fenología, tasa de fructificación, *Fuchsia*, sistema reproductivo.

ABSTRAC

In angiosperms there is great diversity of reproductive systems. At one extreme are hermaphrodite plants (about 90 %) and the other dioecious plants, which account for 6-7 % of flowering plants. These reproductive systems form a continuum from the obligatory selfing to outcrossing required. The closely related genus *Fuchsia* presents and hermaphrodite, and dioecious reproductive systems subdioicos species. In this study the floral and reproductive biology in two hermaphroditic species (*Fuchsia fulgens* and *F. arborescens*) with two dioecious species (*F. parviflora* and *F. obconica*) in Michoacan state populations was compared. In each of the species and morphs the floral display, floral visitors, their rate cards, as well as the production and concentration of nectar was recorded. In addition, pollen limitation was estimated in terms of the rate of fruiting, number of seeds and germination rate. In hermaphroditic species, and the ability herkogamy pollination was assessed independently. The flowering of the two hermaphroditic species was four months and dioecious species of six months, the highest mean flower production corresponded to the dioecious species. In the four species observed visitors made contact with the reproductive organs of flowers (anthers and stigma). In *F. arborescens* bee *Apis mellifera* was the principal and *F. fulgens* only visitor was visited by the hummingbird *Eugenes fulgens*. Concerning dioecious species, *F. obconica* both morphs were visited by a hymenoptero sp. and *Bombus ephippiatus* and *F. parviflora* morphs were visited by hummingbirds and *B. ephippiatus*, *Amazillia beryllina* and *Hylocharis leucotis*. *F. fulgens* presented a significantly higher rate than visit *F. arborescens*. In *F. obconica* and *F. parviflora* the female and male plants had rates similar views. In all species, nectar production was detected from the first day of life of the flowers. We observed no evidence

of pollen limitation in any species, and no significant differences in the production of fruits and seeds developed exocruzas and manual controls. Finally, *F. arborescens* herkogamy present levels lower than those of *F. fulgens* and both hermaphroditic species fruits were obtained by self-pollination. Finally no clear pattern showing that dioecious species have advantages and strategies to have the same reproductive success was observed that the hermaphrodite, because mating patterns in plants can be both complex once and highly promiscuous as male and female gametes are deployed in a wide range of spatial and temporal scales, either at the level of flower, inflorescence, plant and/or population which implies several consequences on plant fitness.

Keywords: Adaptation, phenology, fruiting rate, Fuchsia, reproductive system.

INTRODUCCIÓN

Las angiospermas, o plantas con flores, son el grupo más representativo de las plantas vasculares y están presentes en la mayor parte de los ecosistemas. Se estima que hay unas 240,000 especies (Renner y Ricklefs 1995) y una de las características más peculiares de estas plantas, es que sus flores, presentan una mayor variación en la ubicación de las estructuras reproductivas dentro y entre los individuos que las estructuras equivalentes en cualquier otro grupo de organismos (Barrett 2002). Esta diversidad también se refleja en una amplia gama de sistemas reproductivos y de apareamiento en estas especies. Comúnmente el sistema de apareamiento implica los caracteres de un organismo que rigen de qué manera se unen los gametos para formar los cigotos (Barrett y Eckert 1990), es decir, si las semillas son producto de autofecundación, exocruza o apomixis (producción asexual de semillas). Es importante resaltar que el tipo de apareamiento influye en el movimiento de los genes en el espacio y su transmisión a través del tiempo, por lo que éste desempeña un papel fundamental en la determinación de los patrones de la diversidad genética dentro y entre poblaciones y por lo tanto, en la dinámica evolutiva de las especies (Barrett 2003).

Los sistemas reproductivos se refieren al despliegue espacial y temporal de los órganos sexuales (pistilos y estambres) y su variación dentro de las flores, entre flores o entre individuos. Esta diversificación adaptativa en forma y función de las flores, influye directamente en la calidad y cantidad de la descendencia que es producida (Barrett 2010).

Dentro de la diversidad existente de sistemas reproductivos podemos encontrar en un extremo a las plantas con flores hermafroditas, en las cuales las estructuras reproductivas masculinas y femeninas se encuentran en la misma flor, y representan

aproximadamente el 90% del total de las especies de angiospermas (Barrett y Hough 2013). En el otro extremo, se ubican las plantas dioicas, en las que las flores de un individuo son masculinas o femeninas. Este sistema reproductivo es relativamente raro, ya que solo ocurre aproximadamente en el 6-7% del total de especies (Barrett 2010), aunque se presenta en casi la mitad (157 de 365) de todas las familias de plantas con flor (Renner y Ricklefs 1995; Vamosi *et al* 2003).

Los sistemas reproductivos también conforman un continuo de sistemas de apareamiento que abarcan desde la autogamia estricta hasta la polinización cruzada obligada (Barrett *et al* 1996) en función de factores intrínsecos (filogenéticos, rasgos de historia de vida) y extrínsecos (ambiente, interacciones bióticas; Barrett y Eckert 1990; Abe 2001). Por ejemplo, las especies hermafroditas pueden presentar autofecundación que asegura la reproducción cuando los polinizadores son escasos (Harder y Barrett 1995), aunque las altas tasas de autofecundación tienen importantes consecuencias en la estructura genética de las poblaciones y por lo tanto en la evolución de estas especies (Barrett 2010). Sin embargo, existen estrategias en los sistemas reproductivos hermafroditas que evitan la autofecundación, reducen la pérdida de polen y previenen los efectos negativos de la endogamia; como la separación temporal (dicogamia) y espacial (hercogamia) de las estructuras reproductivas (Freeman *et al* 1997; Sakai y Weller 1999; Barrett 2002; 2003); así como los sistemas de incompatibilidad que impiden la autofertilización (Charlesworth *et al* 2005, Takayama e Isogai 2005).

Se estima que el 39% de las especies de plantas con flor pertenecientes a 100 familias presentan algún sistema de incompatibilidad, en las cuales el polen es incapaz de germinar en los estilos de las flores que lo producen (Igic *et al* 2008). Este tipo de estrategia es similar a un sistema reproductivo dioico, donde todas las semillas son producto de

exocruza (Freeman *et al* 1997). Debido a esta variación, el interés por entender la diversidad sexual en las plantas tiene una larga historia en la biología (Barrett y Hough 2013). No obstante, hoy en día comprender la evolución y el significado adaptativo de esta diversidad floral y sexual es un tema de investigación relevante en la biología reproductiva, ya que todavía no es del todo claro por qué las angiospermas han evolucionado tan extraordinariamente en diversos aspectos para lograr una sola función principal: el éxito de apareamiento (Barrett 2002).

Se ha propuesto que el hermafroditismo ha dado origen a la diversidad actual de sistemas reproductivos, por lo que las especies dimórficas (ginodioicas, subdioicas, y dioicas) generalmente son consideradas de origen derivado (Charlesworth 1999; Barrett 2002). La transición evolutiva del hermafroditismo a la dioecia (sexos separados) ha ocurrido muchas veces en la historia evolutiva de las plantas (i.e. 100 ocasiones, Charlesworth 2002) y se propone que esta evolución de los sexos separados puede estar relacionada con la reducción de los efectos nocivos de la depresión endogámica, aumentando así el éxito reproductivo (Vamosi *et al* 2006). Otra hipótesis propone que la separación de los sexos pudo haberse originado por especialización sexual, en donde al asignar el 100% de los recursos a una sola función (a diferencia de las especies hermafroditas donde se espera que los recursos se asignen 50% a la función femenina y 50% a la función masculina) se puede traducir en una mayor producción de polen y más o mejores semillas (Darwin 1877, Freeman *et al.*, 1997). Además, algunos autores han detectado una relación entre el dioicismo y la polinización por viento, así como con flores de tamaños pequeños, distribuciones tropicales, frutos carnosos, formas de crecimiento leñoso y muchas flores por inflorescencia (Renner y Ricklefs 1995; Sakai y Weller 1999; Culley *et al* 2002; Vamosi *et al* 2003; Friedman y Barrett 2009). Dada la amplia

distribución del dioicismo en términos del número de familias en las que se ha originado de manera independiente, su evolución se considera una de las principales transiciones evolutivas en las plantas con flores (Barrett 2008; Ashman 2009). Esta transición entre un sistema reproductivo y otro, generalmente tiene consecuencias en los rasgos morfológicos y fisiológicos de las flores.

Las especies dioicas presentan “dimorfismo sexual” el cual se refiere a las diferencias entre los sexos en los caracteres sexuales primarios y secundarios (Sakai y Weller 1999). Los primeros se relacionan directamente con los órganos sexuales masculinos (androceo) y femeninos (gineceo) y los últimos a las diferencias entre los sexos que no sean propias de los órganos sexuales, incluyendo todos los aspectos de la morfología y fisiología (Barrett y Hough 2013). El tamaño de las flores es un claro ejemplo de dimorfismo sexual el cual fue estudiado por Delph, y colaboradores (1996), donde compararon los tamaños florales de 919 especies dimórficas (367 monoicas y 522 dioicas), tanto de sitios templados como tropicales y con polinización biótica y abiótica, encontrando que en el 48% de los casos, las flores macho presentaban tamaños más grandes que las flores hembra. Cabe mencionar, que este resultado fue visto sobre todo en ambientes templados y con polinización por animales. Se han propuesto varias hipótesis para tratar de entender las diferencias en el tamaño de las flores entre sexos. Una hipótesis sugiere que existe una relación entre la esterilidad de las anteras y la disminución del tamaño de la corola, ya que por definición, las flores hembra presentan anteras estériles (Schultz 2003). Otra propuesta sugiere que la función de los pétalos y sépalos es proteger el desarrollo de las estructuras reproductivas, por lo que el tamaño del perianto será determinado por el volumen del gineceo y androceo que se encuentran dentro de la flor. Esta propuesta se basa en la fuerte asociación que existe entre el tamaño del perianto (pétalos y sépalos) y el

tamaño de las estructuras reproductivas de cada flor y se espera que las flores hembra, que generalmente invierten más recursos en la reproducción, sean de mayor tamaño que las flores macho (Delph *et al* 1996).

La reducción en el tamaño de las flores en las especies dimórficas de polinización biótica, puede provocar un cambio en la interacción con los polinizadores los cuales determinan en gran medida el éxito reproductivo de estas plantas (Bawa 1980) y juegan un papel central en la evolución de los sistemas sexuales (Ashman 2000). Las plantas dioicas dependen totalmente de vectores bióticos o abióticos para transportar el polen (gametos) de una planta macho a una planta hembra permitiendo así la reproducción sexual. En especies con polinización por viento la selección ha favorecido rasgos como una mayor producción de polen y granos más pequeños, un menor número de óvulos por flor, flores más pequeñas pero más numerosas donde los filamentos de las anteras y los estilos más largos ofrecen una mayor exposición de los estigmas al polen (Vamosi *et al* 2003). También en estas especies, ha habido una disminución en las estructuras asociadas con la polinización biótica, tales como nectarios y en general en las estructuras de atracción (Golonka *et al* 2005; Barrett y Hough 2013). Estas características, se considera que han evolucionado en respuesta a la falta de polinizadores o cuando estos se vuelven escasos o poco fiables (Hesse y Pannell 2011).

Debido a que las especies dioicas dependen de un vector que transporte el polen, corren el riesgo de que exista “limitación de polen” (Ashman *et al* 2004), la cual ocurre cuando una cantidad inadecuada de polen o polen de baja calidad reduce el éxito reproductivo de la planta (cantidad o calidad de las semillas). Por ejemplo, en plantas con polinización biótica, la cantidad de polen puede ser reducida como resultado de un menor

número de visitas de los polinizadores o que transporten menos granos de polen por visita, y la calidad del polen se puede reducir si se utiliza polen del mismo individuo o polen incompatible (en el caso de las especies hermafroditas), lo que puede provocar que no ocurra la fertilización de los óvulos (Ashman *et al* 2004, Martén y Fenster 2010). Se considera que las especies hermafroditas autocompatibles y con polinización autónoma, corren un menor riesgo de presentar limitación por polen (Larson y Barrett 2000). Para las especies dioicas polinizadas por animales Charlesworth (1993) sostiene que los polinizadores pueden percibir diferencias entre las recompensas (i.e., polen o néctar) o incluso en el aroma floral (Ashman *et al* 2005) que en ocasiones sólo ofrecen los machos de las especies dioicas, afectando la eficiencia de la polinización cruzada y por lo tanto, la producción de semillas. Por lo tanto, los polinizadores son de particular importancia en la biología reproductiva de especies dioicas con polinización biótica. De esta manera, resulta muy relevante conocer sus preferencias por uno u otro morfo, y su posible relación con la producción de recompensas florales y finalmente su relación con el éxito reproductivo femenino. Sin embargo, existen muy pocos estudios que hayan comparado la biología reproductiva y la polinización de especies cercanas filogenéticamente, pero con sistemas reproductivos contrastantes. Un buen sistema para realizar este tipo de comparaciones, es el que presenta el género *Fuchsia* (Onagraceae), ya que incluye especies hermafroditas, subdioicas y dioicas en secciones hermanas (Berry *et al* 2004). Un estudio reciente (Alvarado 2012) que incluyó nueve especies México-Centroamericanas del género *Fuchsia* encontró que las especies dimórficas (dioicas y subdioicas) presentan flores significativamente más pequeñas que las de sus parientes hermafroditas. También se encontró que las especies dimórficas presentan un menor número de óvulos y granos de polen por flor que las especies hermafroditas. Este resultado no apoya la hipótesis de la

evolución del dioicismo debido a la especialización sexual, según la cual se esperaría que estas plantas tuvieran una mayor producción de polen y más o mejores semillas que las especies hermafroditas al asignar el 100% de los recursos a una sola función (Freeman *et al* 1997; Shykoff *et al* 2003). Sin embargo, es posible que la compensación reproductiva que se esperaría observar en las especies dimórficas, se manifieste en otros componentes reproductivos que no fueron evaluados (i.e. el número de flores a nivel de planta, la duración del periodo de floración, la producción de frutos, etc.).

Este estudio aborda la biología reproductiva y la polinización de especies de *Fuchsia* con sistemas reproductivos contrastantes, y pretende generar información que ayude a entender algunas de las consecuencias de tener un sistema reproductivo distinto en la adecuación de las plantas y su interacción con los polinizadores.

De manera interesante, la mayoría de las especies de *Fuchsia* son polinizadas por colibríes con excepción de algunas de las especies dimórficas. En estas últimas especies se ha reportado la presencia de abejas y dípteros como polinizadores, sin que se haya realizado un estudio específico al respecto (Breedlove 1969).

OBJETIVOS

Objetivo General

Realizar un análisis comparativo de la biología floral, reproductiva y de la polinización de dos especies de *Fuchsia* hermafroditas (*Fuchsia arborescens* y *F. fulgens*) y dos especies dioicas (*F. obconica* y *F. parviflora*).

Objetivos Particulares.

- Describir la fenología floral.
- Identificar a los visitantes florales, estimar su tasa de visita y su relación con la producción y concentración del néctar.

- Analizar la limitación de polen en términos de la tasa de fructificación y número de semillas por fruto.
- En las especies hermafroditas evaluar la capacidad de polinización autónoma y su relación con la hercogamia.

HIPÓTESIS

- I. Se espera una relación positiva en todas las especies entre la producción de flores y la tasa de visita.
- II. Se espera que las especies dioicas compensen la menor producción de polen y óvulos por flor, mediante un periodo de floración más largo y/o una mayor producción de flores, ó semillas de mayor calidad (peso) y vigor (tasa de germinación) y por lo tanto un éxito reproductivo similar o mayor al de las especies hermafroditas.
- III. Se espera que las hermafroditas presenten bajos niveles de hercogamia y por ende una alta probabilidad de autofecundación, y que no presenten limitación de polen. En las especies dioicas, esperaríamos una mayor variación en la limitación de polen posiblemente relacionada a la variación en la disponibilidad de polinizadores.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área y especies de estudio.

El área de estudio comprende parte del Cinturón Volcánico Trans-Mexicano (CVTM) en donde se ubicaron dos poblaciones de *F. fulgens*, *F. parviflora* y *F. obconica* y una de *F. arborescens*, dentro del Estado de Michoacán (Cuadro 1). El CVTM se extiende en dirección Este-Oeste en el centro de México con una distancia longitudinal aproximada de 880 km y una distancia latitudinal de 180 km, comprendida entre los paralelos 19° y 20° latitud N y entre los 1500 y 3000 m de altitud en promedio. El clima de estas montañas es

templado con lluvias en verano con una temperatura media anual que oscila entre los 10 y 20°C y una precipitación media anual que va de los 400 a los 1000 mm de lluvia dependiendo de los elementos arbóreos que conforman cada área boscosa (García 2007).

Cuadro 1. Síntesis de las especies y poblaciones estudiadas.

Especie	Sistema Sexual	Localidad	Localización Geográfica
<i>F. arborescens</i>	Cosexual	El Salto	19° 39' 7.97'' N, 100° 56' 59.01'' W
<i>F. fulgens</i>	Cosexual	Ctra. Uruapan	19° 29' 31.09'' N, 101° 43' 23.25'' W
<i>F. fulgens</i>	Cosexual	Charahuén	19° 31' 40.90'' N, 101° 42' 40.91'' W
<i>F. obconica</i>	Dioico	Ichaqueo	19° 34' 38.36'' N, 101° 8' 23.30'' W
<i>F. obconica</i>	Dioico	El Manzano	19° 34' 8.06'' N, 101° 09' 5.80'' W
<i>F. parviflora</i>	Dioico	Ajuno	19° 29' 56.8'' N, 101° 42' 31.99'' W
<i>F. parviflora</i>	Dioico	Agua Verde	19° 25' 27.69'' N, 101° 45' 34.71'' W

Fuchsia es un género distintivo de la familia Onagraceae el cual comprende cerca de 110 especies agrupadas en 11 secciones. Es un género monofilético, que se caracteriza por la presencia de frutos carnosos, polen bipoado y por lo general sus flores presentan polinización por aves (colibríes; Berry *et al.* 2004).

Fuchsia arborescens: Es un arbusto erecto, hermafrodita de 3-8 m de altura con hojas opuestas de 10-21 cm de largo y 4.8 cm de ancho en promedio. Sus flores son erectas y numerosas en la parte terminal de las ramas, el tubo floral es subcilíndrico a obconico con sépalos de color rosa-purpura y los pétalos son de color lavanda (Fig. 1). Posee un estigma casi siempre excerto, presenta semillas de 1-1.5 mm de largo y 0.5-0.8 mm de ancho. Esta especie se localiza entre los 1750-2500 msnm. Se encuentra principalmente en barrancos

húmedos de pino-encino en la Sierra Madre Occidental y a lo largo del CVTM (Breedlove 1982).

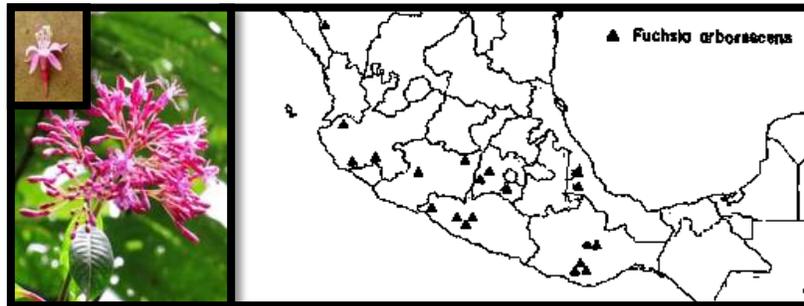


Figura 1. Flores de *Fuchsia arborescens* y su distribución.

Fuchsia fulgens: Es un arbusto hermafrodita de madera blanda que alcanza los 3 m de altura. Tiene hojas opuestas, de color verde pálido en la parte superior y teñidas de rojo en la parte inferior. Presenta varias flores en la parte terminal de las ramas (racimos colgantes), y sus flores son de color rojo, tubulares, estrechas y con ovario cilíndrico (Fig. 2). Son parcialmente hemi-epífitas de encinos o en las rocas, especialmente alrededor de las filtraciones y las cascadas a lo largo del CVTM. Es una especie endémica de los estados de Jalisco, Guerrero, Michoacán y México y se localiza entre los 1450-2300 msnm (Breedlove 1982).

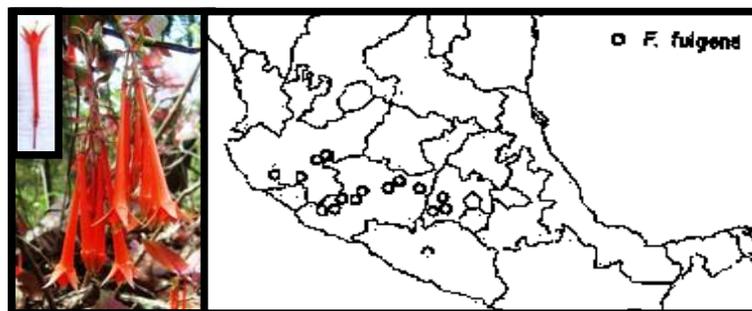


Figura 2. Flores de *Fuchsia fulgens* y su distribución.

Fuchsia obconica: Es un arbusto dioico de 1-3 m de altura, con hojas opuestas de 11-63 mm de largo y 6.24 mm de ancho (en promedio), con flores de color blanco. Las flores estaminadas tienen un ovario no desarrollado, y las flores pistiladas tienen pétalos, sépalos y pedicelo más pequeños que las flores estaminadas (Fig. 3). Llegan a producir de 12-16 semillas por fruto. Se ubica entre los 1700-2400 m de altitud en los bosques de *Pinus* y *Quercus*. Sobre todo en las montañas más bajas del CVTM (Breedlove 1969).

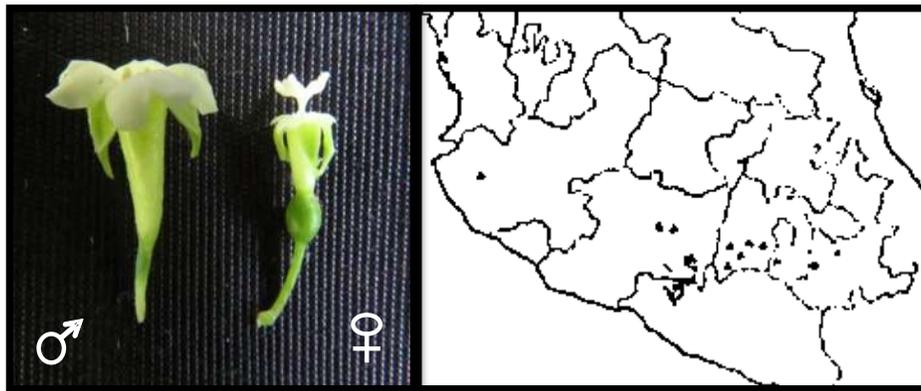


Figura 3. Flores macho (lado izquierdo) y hembra (lado derecho) de *Fuchsia obconica* y su distribución.

Fuchsia parviflora: Es una especie dioica arbustiva de 1.5-4 m de altura, con hojas opuestas, pubescentes en ambas superficies. Las flores estaminadas con hipantio cilíndrico rojizo, sépalos anchamente lanceolados de color rojo a blanco y ovario no desarrollado. Las flores pistiladas, son similar a las flores masculinas, excepto en el hipantio, sépalos y pedicelos son generalmente más pequeños que las flores estaminadas y estigma exerto 2.5-3.5 mm por encima del hipantio (Fig. 4); producen entre 14-20 semillas por fruto. Se localiza entre los 1500-2500 msnm. Se distribuye en cañadas de bosques de *Pinus*, *Quercus* y *Arbutus* y bosques mesófilos de la Sierra Madre Occidental y a través de la parte occidental del CVTM (Breedlove 1969).



Figura 4. Flores macho (lado izquierdo) y hembra (lado derecho) de *Fuchsia parviflora* y su distribución en México.

Fenología floral

En cada una de las poblaciones se marcaron 30 plantas en las especies hermafroditas y 40 para las especies dioicas (20 plantas por morfo) al inicio de la época de floración de cada especie. Posteriormente, durante dos temporadas de floración de cada especie (2012-2013, excepto en *F. arborescens*), se realizaron censos cada dos semanas y en cada uno se registró el número de flores abiertas por planta. Una vez obtenidos los datos se hizo una estimación de la producción de flores a partir de los censos realizados, en las especies hermafroditas se obtuvo un promedio por planta y posteriormente un promedio por población y por especie.

En las especies dioicas se obtuvo un promedio por planta por morfo por especie y mediante una prueba de t de Student se realizó una comparación con el propósito de conocer si había diferencias en la producción de flores entre los morfos. En los casos donde no se encontraron diferencias se obtuvo una media final por población (promediando ambos morfos).

También se seleccionaron 3 botones en 12 plantas por morfo y especie a los cuales se les dio seguimiento para obtener el promedio de vida de las flores.

Visitantes florales, tasa de visita y su relación con la producción de néctar

Primero se realizaron observaciones preliminares con la finalidad de conocer a qué hora del día se encontraba el mayor pico de visitas y con base en ello decidir el horario para realizar las observaciones.

Para las observaciones se determinó realizar filmaciones por medio de cámaras de video entre las 0800 y 1500 hrs del día en las seleccionadas de cada especie (Cuadro 2). En general se realizaron filmaciones de entre 4 y 25 número de flores por cámara y en el caso de las plantas dioicas se filmaron plantas de ambos sexos.

Cuadro 2. Total de horas observadas en 2012 y 2013 de cada especie y población. Solo en *F. parviflora* se realizaron observaciones en dos poblaciones.

Horas totales observadas			
Especie	Población	2012	2013
<i>F. arborescens</i>	El Salto	52	NA
<i>F. fulgens</i>	Crta. Uruapan	55	NA
<i>F. obconica</i>	El Manzano	52	12
<i>F. parviflora</i>	Ajuno	23	18
<i>F. parviflora</i>	Agua Verde	27	19

Los videos fueron analizados registrando las especies visitantes y si éstas hacían o no contacto con los órganos reproductivos, también se registró el número de flores visitadas por visitante y el tiempo que duró la visita. Asimismo, se anotó el número de flores observadas para calcular la tasa de visita por flor por hora (número de visitas entre el número de flores observadas entre el número de horas) y obtener un promedio por morfo y especie.

Posteriormente se estimó la producción de “néctar acumulado” y su concentración. Primero se embolsaron flores antes de su apertura y se extrajo el néctar con una micropipeta una sola vez por flor en cinco flores/individuo de doce plantas/morfo durante cinco días consecutivos, muestreando una de las cinco flores cada día. Se realizó este tipo de tratamiento debido a que las flores de todas las especies son muy frágiles y caen al momento de obtener el néctar. La concentración del néctar fue medida con un refractómetro manual (Master-53M Brix 0~53%). Se obtuvieron los valores promedio de la producción y concentración por día/ planta de cada morfo y posteriormente un promedio por especie.

Limitación de polen

Conociendo el tiempo de vida de las flores, para cada especie se registró el día en el cual el estigma se encuentra más receptivo (por su morfología y grado de desarrollo).

Para estimar la limitación por polen se realizaron dos tratamientos, exocruzadas manuales y controles en las cuatro especies, seleccionando seis flores por planta por tratamiento y 15 plantas por especie. En caso de que las flores de exocruzadas produzcan una mayor cantidad de frutos o semillas que los controles, esto se interpreta como limitación de polen. Cada tratamiento fue marcado con un alambre de distinto color y se siguieron las flores hasta obtener frutos y semillas. Se estimó la proporción de flores que produjeron fruto de cada tratamiento realizado.

Exocruzadas manuales: Se embolsaron botones florales para evitar la visita de polinizadores y una vez abiertas las flores, se realizaron exocruzadas manuales utilizando flores de otros individuos de la misma población. Para ello, se cortaron anteras de flores de plantas alejadas (al menos 10 m para evitar cruces entre parientes) de su misma especie y se depositó su polen en el estigma receptivo de la flor seleccionada, tratando de cubrirlo por

completo. En las especies hermafroditas se emasculó la flor antes de la dehiscencia de las anteras para evitar la autofecundación.

Controles: únicamente se marcaron flores antes de su apertura y se dejaron expuestas a los polinizadores durante todo el tiempo de vida de la flor.

Además, en las especies dioicas se embolsaron flores de las plantas hembra antes de su apertura y permanecieron así para saber si pueden producir semillas asexualmente. Por último, se estimó la proporción de flores que pasaron a fruto de cada tratamiento realizado.

Hercogamia y Polinización autónoma en especies hermafroditas

En las especies hermafroditas, para estimar la hercogamia, se seleccionaron tres flores por planta y doce plantas por especie, en las cuales se midió la distancia entre las anteras superiores y la base del estigma con un vernier. Esta medida se realizó a partir del primer día de vida de la flor durante cinco días en *F. fulgens* y tres días en *F. arborescens* basado en el tiempo de vida de la flor. Se calculó el promedio de hercogamia por día de cada especie.

Para determinar si ocurre autopolinización autónoma en las especies hermafroditas se embolsaron flores dejándolas cubiertas durante toda su vida y se registró si había producción de frutos. Además, se realizaron autopolinizaciones manuales, embolsando botones flores, para después depositar el polen de la misma flor en el estigma. Para ambos tratamientos se seleccionaron 6 flores por planta y 15 plantas por especie.

Por último, para los tratamientos de exocruza, controles y apomixis, así como los de autopolinización autónoma y manual se registró la producción de frutos después de seis semanas cuando los frutos ya se encontraban maduros (aunque no totalmente) y se obtuvo el promedio de frutos por tratamiento por planta. Sin embargo, no todos los frutos se colectaron debido a que algunos fueron removidos por las aves.

Posteriormente, de los frutos colectados se contó el número de semillas desarrolladas y no desarrolladas, distinguiéndolas por la diferencia evidente en el tamaño, que es menor en las semillas no desarrolladas. Enseguida, las semillas desarrolladas de cada fruto se pesaron en grupos de cinco con una balanza analítica, debido a que la balanza no registra el peso de una sola semilla. Se dividió el peso obtenido entre el número de semillas pesadas para obtener el peso promedio por semilla para cada fruto de las plantas utilizadas en los diferentes tratamientos.

Finalmente, una muestra de las semillas desarrolladas, representativa de todas las plantas y todos los tratamientos de cada especie, fueron sembradas en tierra para evaluar su tasa de germinación en un sombreadero.

Análisis estadísticos

Los análisis se realizaron por medio de los paquetes estadísticos R versión 2.14.0 (2011) y JMP 7.0 (SAS Institute Inc., 2007).

Para comparar la producción de flores y el tiempo de vida de las mismas entre los morfos de las especies dioicas se realizaron pruebas de t de Student y para las comparaciones múltiples entre especies y entre poblaciones se realizaron ANOVA's de una vía y posteriormente una prueba de Tukey-Kramer, ya que los datos se ajustaron a una distribución normal.

Para comparar el promedio de la tasa de visitas por planta entre morfos, para cada especie dioica se realizó una prueba de t de Student y para comparar entre poblaciones se hizo un ANOVA y una prueba de Tukey-Kramer.

Para conocer si existe una relación entre la producción de flores y la tasa de visita, se realizó un análisis de regresión lineal, utilizando los promedios por morfo y especie tanto del número de flores como de la tasa de visita.

La producción y concentración de néctar por flor entre morfos se comparó mediante una *t* de Student y entre especies con ANOVA's y pruebas de Tukey-Kramer, utilizando al morfo y a la especie como factores fijos, la identidad de la planta como factor aleatorio y anidando planta dentro de morfo.

Por otro lado, para analizar si existe limitación de polen, para cada especie se determinó el efecto de los tratamientos (control y exocruzadas manuales) en tres variables de respuesta: la producción de frutos por planta, el número de semillas desarrolladas por fruto y el número de semillas no desarrolladas por fruto, mediante un modelo lineal generalizado mixto, con distribución binomial y con función de liga logit, donde el tratamiento se utilizó como factor fijo y la identidad de la planta como factor aleatorio.

También se evaluó el número de semillas desarrolladas entre las especies (utilizando solo el tratamiento de control) por medio de un modelo lineal generalizado mixto con distribución de tipo Poisson y con función de liga logit donde el factor fijo era la especie y la identidad de la planta el factor aleatorio.

En el caso del efecto del tratamiento en el peso de las semillas desarrolladas por fruto (de cada especie y entre las especies) se utilizó un modelo lineal mixto, donde la identidad de la planta también se utilizó como variable aleatoria. Por último, para evaluar este mismo efecto sobre la proporción de semillas que germinaron, se utilizó un modelo lineal generalizado mixto, con distribución binomial y función de liga logit.

Por último, en las especies hermafroditas se realizó un análisis de la tasa de fructificación comparando todos los tratamientos (mencionados anteriormente) mediante un modelo lineal generalizado mixto con distribución binomial y con función de liga logit, utilizando al tratamiento como factor fijo y la identidad de la planta como factor aleatorio.

Cabe mencionar que no se pudo comparar la producción y peso de semillas desarrolladas entre los tratamientos de *F. arborescens* y *F. fulgens* debido a que los frutos de autopolinización manual fueron removidos de las plantas antes de su colecta.

RESULTADOS

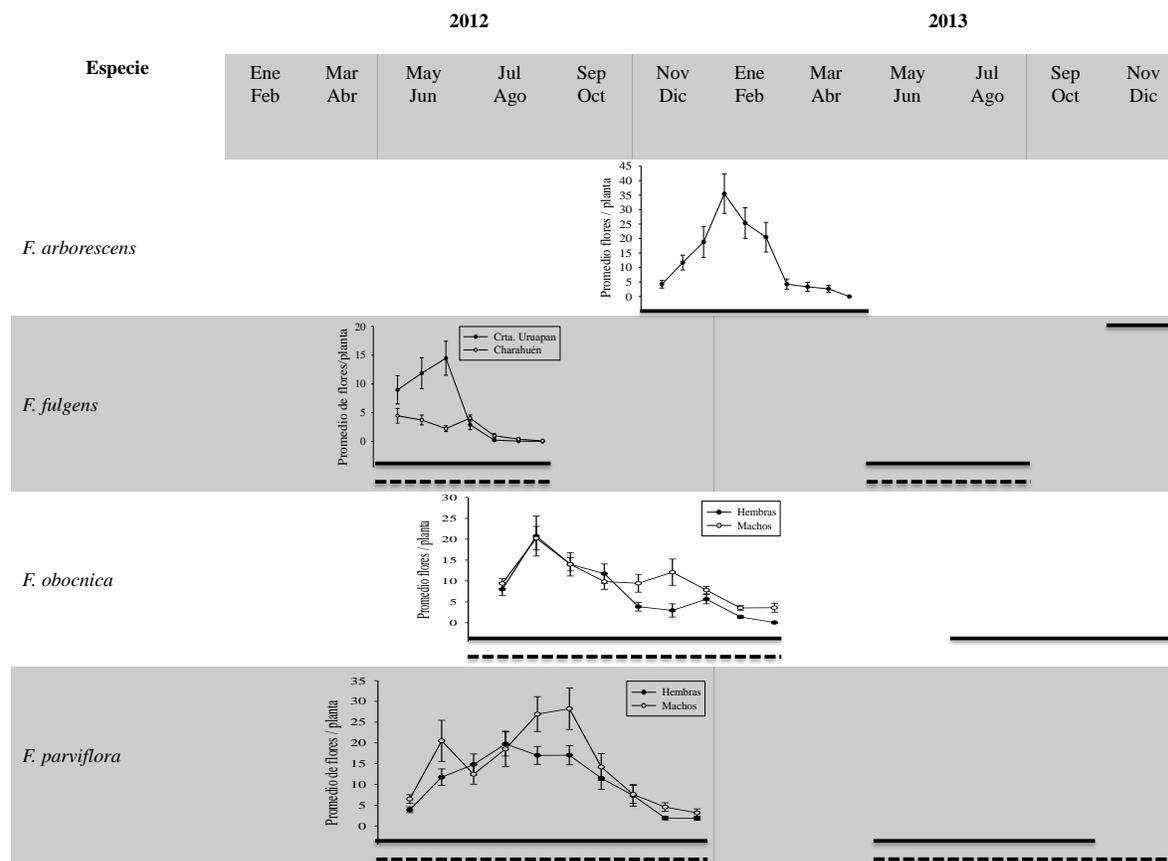
Las poblaciones de las especies hermafroditas presentaron un bajo número de individuos (~100 en cada población), mientras que en las especies dioicas se encontraron entre 400 y 500 individuos por morfo por población.

Fenología floral

En general las flores de todas las especies estudiadas viven entre 3 y 5 días (Fig. 5 A). No se encontraron diferencias en la longevidad de las flores entre morfos para ninguna de las especies dioicas, pero sí entre especies ($F_{3, 212}=13.39$, $p<0.05$; Fig. 5 A).

Respecto al periodo de floración, las especies hermafroditas mostraron un periodo más corto que las dioicas. *F. arborescens* floreció cinco meses (diciembre a abril), mientras que *F. fulgens* sólo floreció cuatro (mayo a agosto). *F. obconica* floreció por seis meses (agosto a enero) y *F. parviflora* siete (junio a diciembre). Cabe mencionar que dos poblaciones de las especies dioicas (Ichaqueo y Ajuno) fueron destruidas en 2013 por lo que no se pudo continuar con los censos florales (Cuadro 3).

Cuadro 3: Periodo de floración de cuatro especies de *Fuchsia*, durante 2012 y 2013. Las líneas negras y discontinuas indican dos poblaciones de cada especie y representan la duración de la floración. También se muestra el número promedio de flores a lo largo de la floración de cada especie. La escala del eje Y es distinta en cada caso.



En *F. obconica* no se encontraron diferencias en el número de flores producidas entre morfos en ninguna de las poblaciones (El Manzano $t=1.9674$, $p>0.05$ e Ichaqueo $t=1.9685$, $p>0.05$). En *F. parviflora* las plantas macho produjeron significativamente más flores en ambas poblaciones (Ajuno $t=1.9666$, $p<0.05$ y Agua Verde $t=1.9817$, $p<0.05$) (42.13 ± 4.38 promedio \pm error estándar, de aquí en adelante y 15.5 ± 1.28) que sus respectivas plantas hembra (27.31 ± 3.38 y 11.66 ± 0.83).

Al realizar el análisis comparativo de la producción de flores entre las especies, se tomó en cuenta a los morfos de *F. parviflora* como especies distintas en ambas poblaciones,

debido a que sólo en esta especie dioica se encontró que los morfos difieren significativamente. El análisis mostró diferencias estadísticamente significativas ($F_{8,1343}=44.09$, $p<0.05$). Como se observa en la figura 5 B las poblaciones de *F. fulgens* y *F. obconica* fueron las que menos flores produjeron.

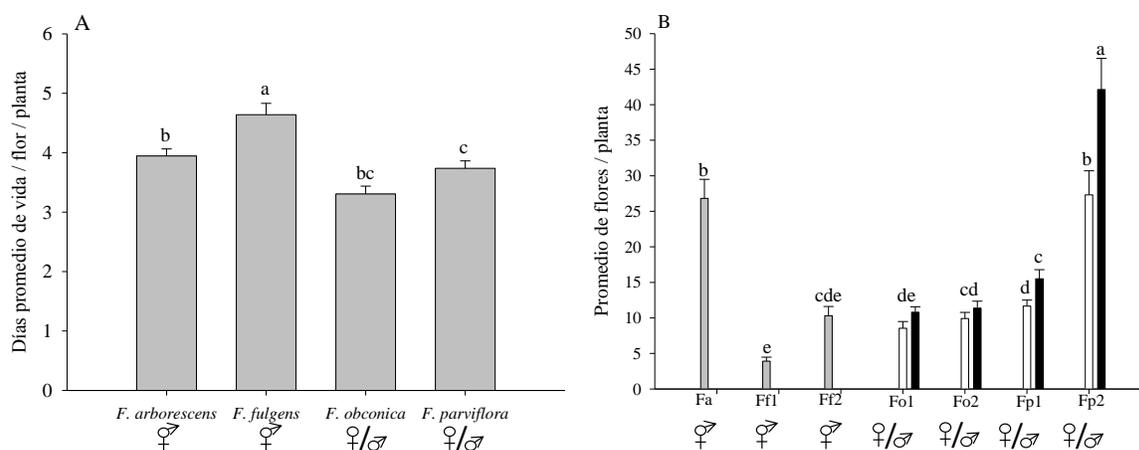


Figura 5. Valores promedio (\pm EE) del tiempo de vida de las flores (A) y producción de flores por población (B). Las letras de la figura B representan cada una de las especies (Fa= *F. arborescens*, Ff= *F. fulgens*, Fo= *F. obconica* y Fp= *F. parvilifera*) y los colores muestran el morfo (Hermafroditas= gris, hembras= blanco y machos= negro).

Visitantes florales, tasa de visita y su relación con la producción de néctar

En las cuatro especies los visitantes observados hicieron contacto con los órganos reproductivos de las flores (anteras y estigma). En *F. arborescens* la abeja *Apis mellifera* fue la visitante principal con el 71% de las visitas, seguida por el abejorro *Bombus ephippiatus* (24%), entre otros visitantes (Lepidoptero sp. 3% e *Hylocharis leucotis* 2%). *F. fulgens* solo fue visitada por el colibrí *Eugenes fulgens*.

Respecto a las especies dioicas en el 2012 las plantas hembra de *F. obconica* fueron visitadas principalmente por un himenoptero sp. (94% de las visitas) y las plantas macho por *B. ephippiatus* (67% de las visitas); Fig. 6 A). Sin embargo, en 2013 en ambos

morfos de *F. obconica* la mayoría de las visitas fueron hechas por *B. ephippiatus* (72% en hembras y 91% en machos, Fig. 6 B).

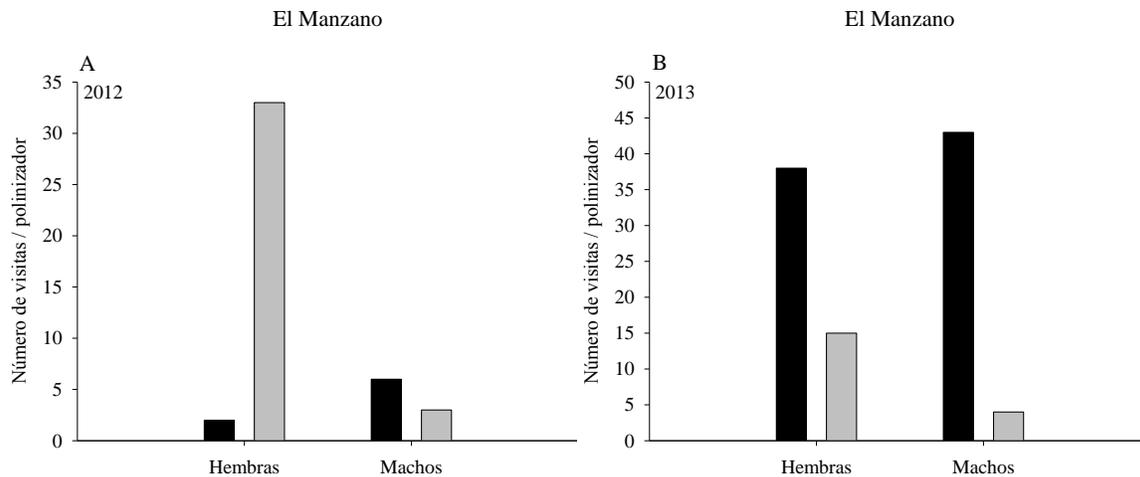


Figura 6. Número de visitas por polinizador en *F. obconica* durante 2012 (A) y 2013 (B). *Bombus ephippiatus* (negro) e hymenoptero sp. (gris).

Por su parte, *F. parviflora* fue visitada por colibríes y abejorros. En esta especie se realizaron observaciones en dos poblaciones: Ajuno y Agua Verde. En el año 2012 y en la primera población las plantas hembra fueron visitadas principalmente por el abejorro *B. ephippiatus* con 70% de las visitas (Fig. 7 A) y en la segunda por el colibrí *Amazillia beryllina* con 77% (Fig. 7 C). En la población de Ajuno los machos fueron visitados sólo por *Hylocharis leucotis* (Fig. 7 A) y en Agua Verde el 67% de las visitas fueron realizadas por *A. beryllina* y el 33% por *B. ephippiatus* (Fig. 7 C).

En 2013, *B. ephippiatus* fue el único que visitó a las plantas hembra en Ajuno y a diferencia del año anterior las plantas macho fueron visitadas por este mismo abejorro (27%) y por el colibrí *H. leucotis* quien realizó el 73% de las visitas (Fig. 7 B). En Agua Verde las visitas solo fueron hechas por *A. beryllina* en ambos morfos (Fig. 7 D).

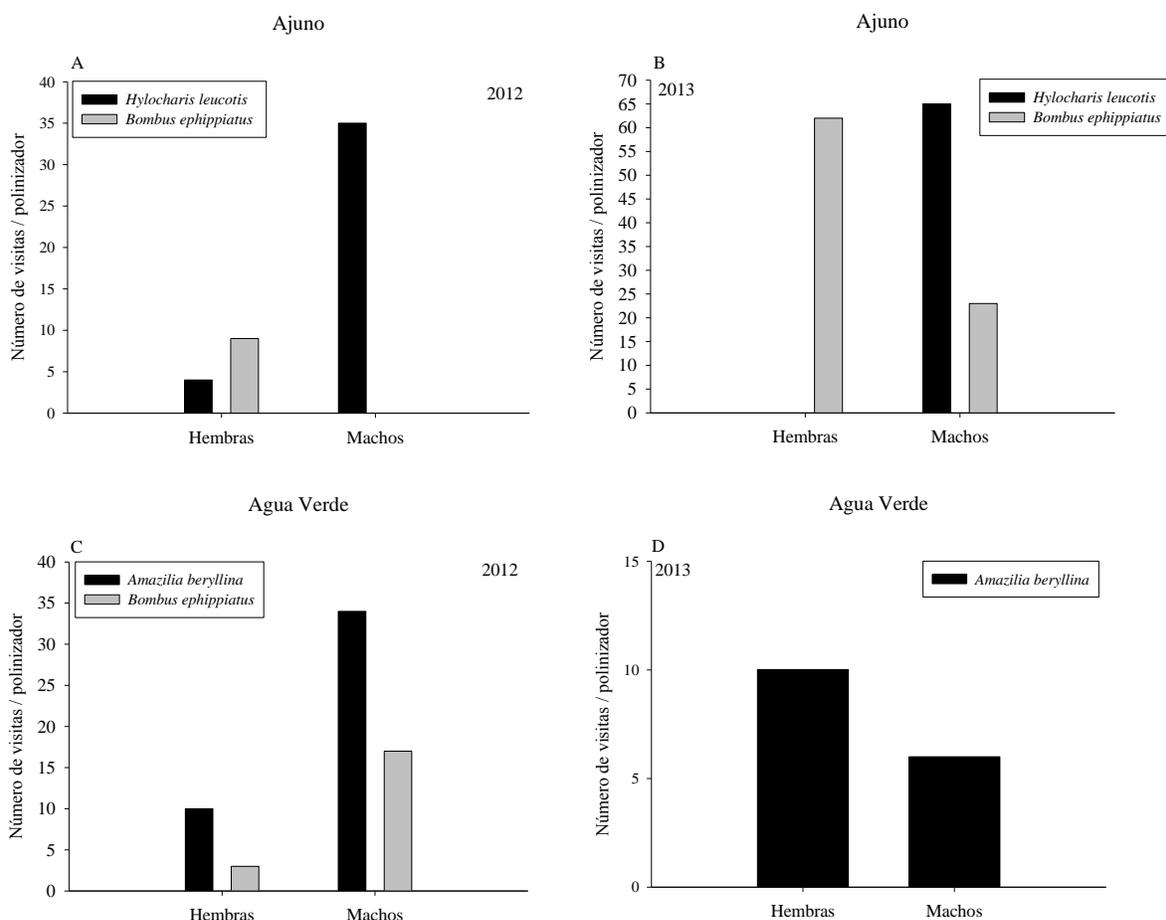


Figura 7. Número de visitas por polinizador en *F. parviflora* en dos poblaciones: Ajuno 2012 (A) y 2013 (B) y Agua Verde 2012 (C) y 2013 (D).

F. fulgens presentó una tasa de visita significativamente más alta que la de *F. arborescens* ($t=1.9837$, $p<0.05$). En *F. obconica* las plantas hembra y macho tuvieron tasas de visitas similares (0.68 ± 0.08 y 0.44 ± 0.1) y las diferencias no fueron significativas ($t=2.0859$, $p>0.05$).

En ambas poblaciones de *F. parviflora* la tasa de visita entre morfos fue similar (Ajuno= hembras 0.87 ± 0.12 , machos 0.57 ± 0.1 y Agua Verde= hembras 0.43 ± 0.16 , machos 0.76 ± 0.11) y no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las poblaciones (Ajuno $t=2.2621$, $p>0.05$ y Agua Verde $t=2.1199$, $p>0.05$).

Posteriormente, se comparó la tasa de visita entre especies (mediante un ANOVA). Cabe mencionar que en las especies dioicas no se encontraron diferencias entre los morfos, por lo que se promedió la tasa de visita de ambos sexos, para hacer el análisis. Se encontraron diferencias significativas ($F_{3, 150}=9$, $p<0.05$) entre las especies (Fig. 8) y una relación negativa entre la producción de flores y la tasa de visita ($F_{1,6}=0.56$, $p>0.05$).

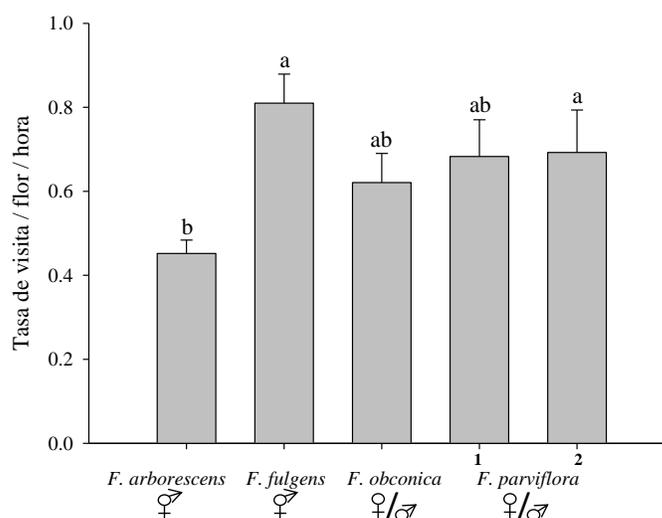


Figura 8. Frecuencia de las visitas (promedio \pm EE) por flor por hora de las cuatro especies estudiadas (los números 1 y 2 se refieren a las dos poblaciones de *F. parviflora*, 1=Ajuno y 2=Agua Verde). Las letras muestran que los valores difieren entre las especies.

Finalmente, en todas las especies se detectó producción de néctar desde el primer día de vida de las flores. *F. arborescens* produjo menos néctar que *F. fulgens* (Fig. 9 A). Las plantas hembra de *F. obconica* produjeron más néctar ($t=1.9802$, $p>0.05$) y más concentrado que los machos ($t=1.9802$, $p>0.05$). En *F. parviflora* ocurrió lo contrario, los machos produjeron más néctar que las hembras pero las diferencias no fueron significativas.

Respecto a la concentración del néctar se encontró lo contrario al volumen ya que *F. arborescens* fue la especie que presentó las concentraciones más altas. En *F. obconica* las

plantas hembra produjeron néctar más concentrado que los machos. Por último, *F. fulgens* y *F. parviflora* fueron las especies que presentaron la menor concentración de néctar.

Por último, se detectaron diferencias entre especies (los morfos de *F. obconica* se tomaron como especies distintas) tanto en la producción ($F_{4, 355}=106.16$, $p<0.05$) como en la concentración ($F_{4, 355}=92.76$, $p<0.05$) del néctar (Fig. 9 A y B).

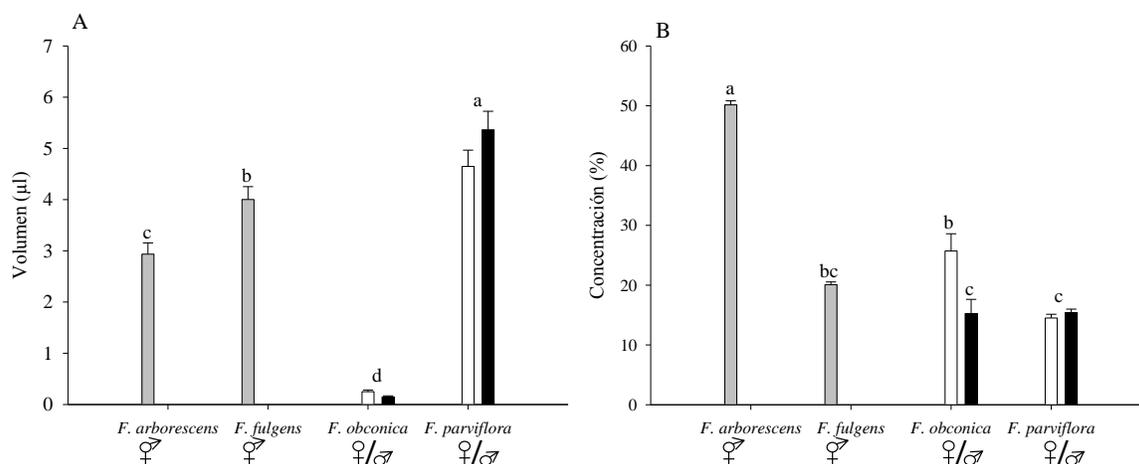


Figura 9. Valores promedio \pm EE de la producción (A) y concentración (B) del néctar de las especies estudiadas. Hermafroditas (gris), hembras (blanco) y machos (negro). Las letras muestran que los valores difieren entre morfos y especies.

Limitación de polen

En las especies dioicas no se registró producción de frutos y semillas asexualmente por apomixis. La tasa de fructificación de los controles y las exocruzadas manuales dentro de cada especie no difirió significativamente (*F. arborescens* $F_{1, 28}=0.98$, $p>0.05$, *F. fulgens* $F_{1, 28}=1.89$, $p>0.05$, *F. obconica*, $F_{1, 28}=0$, $p>0.05$ y *F. parviflora* $F_{1, 26}=0.28$ $p>0.05$). Estos resultados sugieren que no hubo limitación de polen en ninguna de las especies (Fig. 10).

Al comparar la tasa de fructificación de los controles entre las especies (barras negras) se detectó que *F. fulgens* fue la especie que produjo menos frutos ($F_{3, 55}=4.01$, $p<0.05$; Fig. 10).

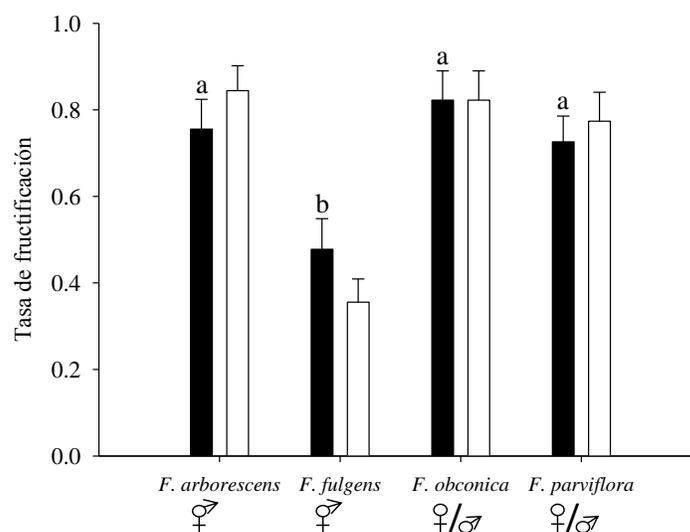


Figura 10. Proporción de frutos (promedio \pm EE) de los controles (negro) y las exocruzadas (blanco) de las cuatro especies de estudio. Las letras indican diferencias significativas en la tasa de fructificación de los controles entre especie (barras negras).

Por otro lado, únicamente en *F. obconica* el número de semillas desarrolladas por fruto de los controles y su peso fue significativamente mayor que el de las exocruzadas (semillas $F_{1, 48}=6.12$, $p<0.05$ y peso $F_{1, 15}=8.8$, $p<0.05$). En las otras tres especies no hubo diferencias ($p>0.05$ en todos los casos; Fig. 11 A y B).

Las especies hermafroditas produjeron significativamente un mayor número de semillas desarrolladas por fruto ($F_{3, 95}=208.4$, $p<0.05$), pero con un menor peso ($F_{3, 30}=43.18$ $p<0.05$) en comparación con las especies dioicas (Fig. 11 A y B sólo barras negras).

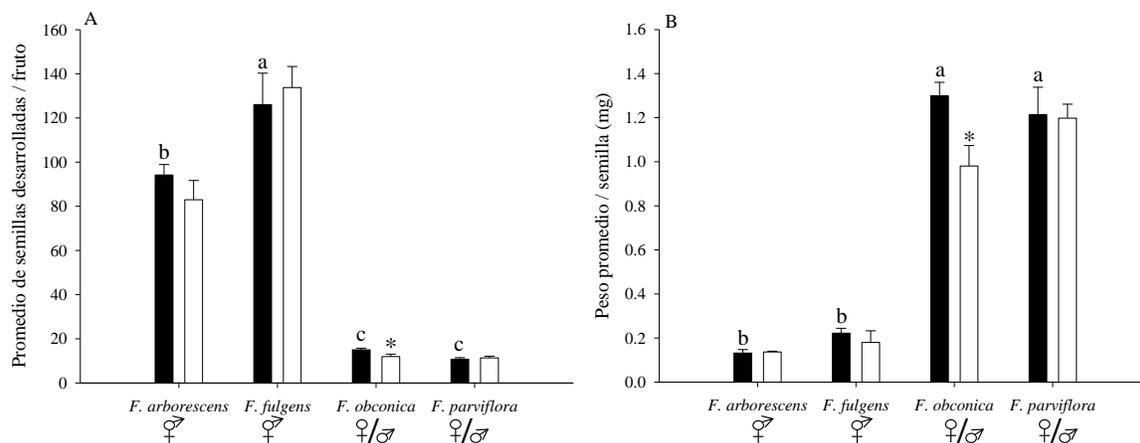


Figura 11. El gráfico muestra el número (A) y peso (B) promedio (\pm EE) de las semillas desarrolladas por fruto. El asterisco muestra que los valores de los tratamientos controles (negro) y exocruza (blanco) difieren en *F. obconica* y las letras muestran que los valores de los controles son distintos entre las especies.

En lo que respecta a la tasa de germinación, únicamente en *F. fulgens* el porcentaje de semillas que germinaron de los controles fue significativamente mayor ($F_{1, 11}=5.19$ $p<0.05$) que el de las exocruzas. En las otras tres especies no hubo diferencias ($p>0.05$ en todos los casos; Fig. 12). Por ultimo, las especies hermafroditas tuvieron una tasa de germinación significativamente más alta ($F_{3, 57}=34.8$, $p<0.05$) en comparación con las especies dioicas (barras negras; Fig. 12).

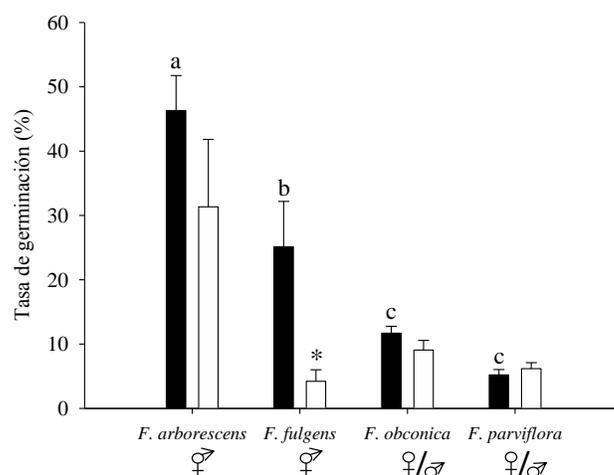


Figura 12. Número (promedio y \pm EE) de semillas que germinaron de los tratamientos de control (negro) y exocruza (blanco) de cada especie y la comparación de la tasa de germinación de los controles entre especies. El asterisco muestra que los valores de los tratamientos difieren en *F. fulgens* y las letras muestran que los valores de los controles difieren entre especies.

Hercogamia y Polinización autónoma en especies hermafroditas

Los valores de hercogamia, fueron mayores en *F. fulgens* ($0.31 \text{ mm} \pm 0.04$) que en *F. arborescens* ($0.61 \text{ mm} \pm 0.08$) y en ambos casos los valores disminuyen conforme pasan los días de vida de las flores (Fig. 13 A)

En ambas especies hermafroditas se obtuvieron frutos por medio de polinización autónoma y no se encontraron diferencias significativas (*F. arborescens* $F_{3, 56}=1.85$, $p>0.05$ y *F. fulgens* $F_{3, 56}=1.75$, $p>0.05$) en comparación con el resto de los tratamientos en ninguna de las especies (Fig. 13 B).

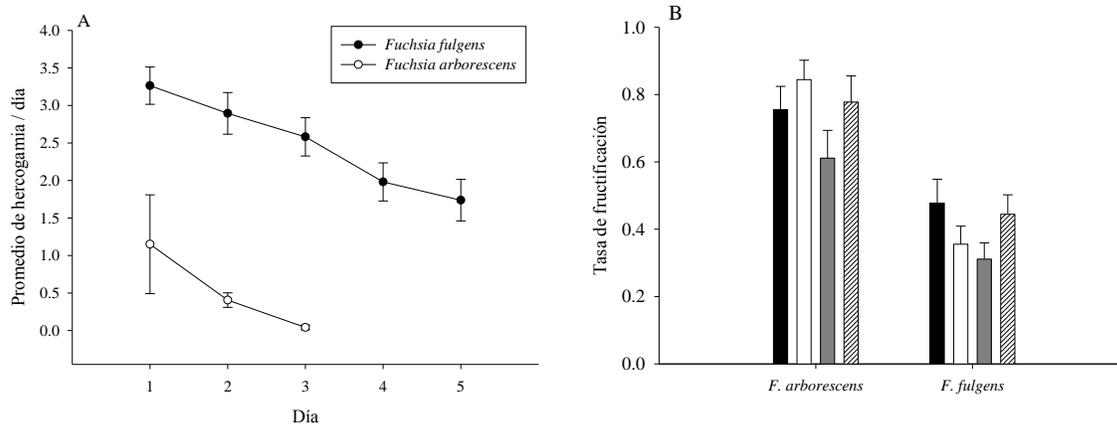


Figura 13. (A) Promedio \pm EE de hercogamia (distancia entre anteras y estigma) de las especies hermafroditas por día, y (B) la tasa de fructificación de los controles (negro), exocruz (blanco), polinización autónoma (gris) y autopolinización manual (barra con líneas diagonales) de *F. arborescens* y *F. fulgens*. En ningún caso se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de cada especie.

DISCUSIÓN

Fenología floral, visitantes florales, tasa de visita y su relación con la producción de néctar

De acuerdo a lo esperado las especies dioicas (*F. obconica* y *F. parviflora*) mostraron un periodo de floración más largo y una mayor producción de flores en comparación con las especies hermafroditas (*F. arborescens* y *F. fulgens*), además de que las poblaciones de estas especies presentaron un mayor número de individuos que las de las especies hermafroditas. Estos resultados pueden disminuir la desventaja que presentan las especies dioicas en términos del número de óvulos y granos de polen por flor.

Por otro lado, en ambas especies dioicas las plantas macho produjeron más flores en comparación con sus respectivas plantas hembra. Estos resultados coinciden con otros estudios de especies dioicas con polinización biótica como *W. dioica* (Vaughton y Ramsey 1998) y *S. latifolia* (Glaetli y Barrett 2008), donde los autores reportan que las plantas macho presentan un mayor despliegue floral que las plantas hembra. En relación al tamaño

de las flores nuestros resultados coinciden con lo que encuentran algunos estudios (Delph *et al* 1996; Delph y Herlihy 2011; Yakimowski *et al* 2011) donde los machos presentan tamaños mayores del tubo floral que sus respectivas hembras.

Contrario a lo esperado no se observó una relación positiva entre la producción de flores y la tasa de visita en todas las especies. Dado que *F. fulgens* presentó la menor producción de flores y la tasa de visita más alta, de la misma manera las plantas hembra de *F. obconica* produjeron menos flores que sus respectivos machos y fueron más visitadas, esto podría explicarse por la variación que puede existir entre años, así como de la disponibilidad de polinizadores.

Por otro lado, algunos autores (Vaughton y Ramsey 1998; Glaettli y Barrett 2008; Karron y Mitchell 2012) consideran que un mayor despliegue floral puede resultar en un mayor número de visitas de los polinizadores. En el caso de las especies hermafroditas los grandes despliegues florales a menudo atraen más visitas de polinizadores, pero con la posibilidad de incrementar la geitonogamia (Lloyd 1992; Harder y Barrett 1995). En las especies dioicas también puede ocurrir un aumento en las visitas de un morfo (i.e., machos) lo que puede provocar una reducción de la transferencia de polen a otros individuos (Barrett 2003; Vamosi *et al* 2006). Por ejemplo, las plantas macho de *F. parviflora* presentaron un mayor número de visitas significativamente por polinizador que las hembras. A pesar de ello, en la población de Ajuno (en ambos años) las plantas macho fueron visitadas principalmente por colibríes y las hembras por el abejorro *B. ephippiatus*, lo que puede provocar ineficiencia en la transferencia de polen a los estigmas de las plantas hembra.

Sin embargo, las recompensas florales ofrecidas son clave en la atracción de los visitantes (Charlesworth 1993, Ashman 2005, Hemborg y Bond 2005; Rocca y Sazima 2006). Las flores macho de *F. parviflora* y las de *F. fulgens* (las plantas macho) produjeron

mayor cantidad de néctar y fueron las que presentaron también la tasa de visita más alta. Ambas especies fueron visitadas principalmente por colibríes (aunque *F. parviflora* también fue visitada por un abejorro principalmente las plantas hembras). Por otro lado, *F. arborescens* presento el néctar más concentrado pero la tasa de visita más baja en comparación con el resto de las especies, quizá porque el visitante principal de esta especie fue *Apis mellífera* el cual es un polinizador generalista, siendo posible que encuentre sus recompensas en otras especies de plantas. En la población de Agua Verde ambos morfos fueron visitados por colibríes, quizá porque esta población presenta un mayor grado de conservación que la de Ajuno.

El hecho de que las plantas macho hayan sido más visitadas que las hembra coincide con otros estudios (Ashman *et al* 2000; Carlson 2008) que han evaluado los rasgos florales que influyen en la atracción de los polinizadores (i.e. tamaño de las flores, producción de polen y néctar, el tamaño de los filamentos, olor, etc.,) encontrando que los morfos con flores de mayor tamaño, mayor producción de polen y néctar son las que presentan un mayor número de visitas.

En *F. obconica* a pesar de que las flores femeninas son más pequeñas presentaron una mayor producción de néctar y con una concentración más alta así como un mayor número de visitas que sus respectivos machos, aunque la diferencia no fue significativa. Esto quizá se deba a que en esta especie todas las visitas fueron por insectos, los cuales quizá son más sensibles a las diferencias en las recompensas que a los tamaños florales. Por lo tanto se requieren estudios experimentales más detallados que evalúen otros atractivos florales (fragancia o refugio) que ayuden a comprender las preferencias de los visitantes.

Limitación de polen

Debido a que no se encontró producción asexual de semillas, en las especies dioicas, es indispensable que los polinizadores se muevan de una planta macho con anteras dehiscentes a una planta hembra con estigmas receptivos. Sin embargo, no todos los movimientos entre plantas son de machos hacia hembras, por lo que la probabilidad de que ocurra la polinización en un solo movimiento entre plantas es menor para una especie dioica que para una hermafrodita (Abe 2001), lo que podría conducir a la limitación de polen e incluso a la extinción (Vamosi y Otto 2002, Ashman *et al* 2004).

La producción de frutos de los controles de *F. arborescens* y *F. parvilifera* fue menor que el de las exocruzadas, lo que podría conducir a que estas especies presenten limitación de polen, sin embargo, los análisis realizados no mostraron diferencias significativas en la tasa de fructificación de estos tratamientos indicando que ninguna de las especies estudiadas presentan limitación de polen y esto podría indicar que tampoco presentan limitación de recursos. Estos resultados no apoyan la hipótesis planteada de esperar mayor variación en la disponibilidad de polinizadores en las especies dioicas. Sin embargo, hay que considerar que la limitación de polen es un fenómeno que puede variar temporal y espacialmente y en este trabajo solo se evaluó en un año y en una población por especie.

Por otro lado, al comparar la tasa de fructificación de los controles entre las especies únicamente *F. fulgens* presentó valores significativamente menores, a pesar de que esta especie tuvo la tasa de visita más alta. Esto puede deberse a que los polinizadores no sean tan efectivos, es decir, que probablemente no transportan polen con específico o forrajeen las flores de una misma planta, provocando el aumento de la geitonogamia. En el caso del número de semillas desarrolladas por fruto, como era de esperarse, las especies

hermafroditas presentaron un mayor número pero de menor peso que el de las dioicas. Sin embargo, esto no afectó la tasa de germinación e incluso fue lo opuesto de lo que se esperaba inicialmente, dado que las especies hermafroditas presentaron una tasa de germinación más alta que las dioicas.

Estos resultados no muestran una clara ventaja de las especies dioicas en comparación con las hermafroditas. Sin embargo, estas ventajas pueden presentarse en otros factores que no fueron evaluados en este estudio como la supervivencia de las plántulas, el vigor de las plantas, la dispersión de las semillas etc. En este sentido, las especies hermafroditas requieren de sitios con mucha humedad o sustratos específicos (i.e., árboles o rocas) para su establecimiento, lo que puede estar relacionado con los menores tamaños poblacionales antes mencionados.

Hercogamia y polinización autónoma en especies hermafroditas

Ambas especies presentaron valores bajos de hercogamia como inicialmente se planteó en las hipótesis, al igual que producción de frutos sin la intervención de polinizadores y no presentaron limitación de polen. En *F. arborescens* se pudo observar que el estigma de esta especie se recurvaba en los últimos días de vida de las flores hacia las anteras (obs. pers) facilitando lo que se conoce como autofecundación tardía (Lloyd 1992). Esto coincide con lo que algunos autores (Harder y Barrett 1995; Carvallo y Medel 2010) proponen, acerca de que las distancias pequeñas entre anteras y estigmas pueden estar asociadas a especies que presentan autocompatibilidad.

En lo que respecta a las autopolinizaciones se observó que los valores de fructificación de la polinización autónoma son similares a los de los controles naturales, por lo que estas especies mostraron un importante potencial para producir semillas a través de la autofertilización. Esto puede estar relacionado con los bajos niveles de hercogamia

registrados, y puede traer varias consecuencias genéticas y evolutivas para las poblaciones las cuales pueden tener una repercusión en el tamaño poblacional, así como una disminución en la capacidad de supervivencia y reproducción (Charlesworth 1992; Husband y Schemeske 1996; Eppley y Panell 2008; Barrett 2010). Aunque, a corto plazo también puede proporcionar aseguramiento reproductivo cuando los polinizadores están ausentes o son poco fiables (Fenster y Martén 2007; Hesse y Pannell 2011). Por último, se esperaría encontrar una mayor proporción de semillas germinadas producto de flores exocruzadas en comparación con las autofecundadas, sin embargo, desafortunadamente no se pudo evaluar este componente el cual es muy relevante porque podría dar evidencia de si estas especies presentan o no depresión endogámica, dado que algunos autores consideran que la depresión endogámica es una de las fuerzas principales que impulso la evolución del diocismo (Vamosi *et al* 2006).

CONCLUSIÓN

Las especies dioicas mostraron un mayor despliegue floral y una mayor proporción de individuos por población que las hermafroditas, esto podría compensar la baja producción de óvulos y polen que se ha registrado en estas especies. Sin embargo, el tener grandes despliegues florales en un solo morfo en el caso de las especies dimórficas puede traer consecuencias que afecten el éxito reproductivo. Por otro lado, se demostró que los polinizadores juegan un papel clave en la reproducción de estas especies (al no haber producción asexual de semillas). Sin embargo, parece que los polinizadores no presentan una clara preferencia por un morfo o que ésta puede variar entre poblaciones o años. Resultaría interesante realizar estudios con más poblaciones y a largo plazo para tratar de entender con más detalle la relación de los polinizadores con los morfos florales. Sin embargo, no se encontró limitación de polen en ninguna de las especies, ni producción de

frutos por apomixis en las especies dioicas, esto resulta interesante debido a que las especies dioicas son más susceptibles a presentar limitación de polen. No obstante, se requieren estudios más detallados comparando la tasa de fructificación (de los controles y exocruza) con otras poblaciones y realizando los tratamientos al menos un par de años, así como utilizando plantas distintas para cada tratamiento. Por otro lado, los bajos valores de hercogamia en las especies hermafroditas creemos están relacionados con la alta tasa de fructificación por polinización autónoma. Sin embargo, esto puede variar entre poblaciones y entre años, por lo que se recomienda realizar estudios a largo plazo con el fin de observar si los niveles de hercogamia varían en relación con los de autopolinización. Finalmente no se observó un patrón claro que muestre que las especies dioicas presentan ventajas o estrategias que les permitan tener un mismo o mayor éxito reproductivo que las hermafroditas, debido a que los patrones de apareamiento en las plantas pueden ser a la vez complejos y altamente promiscuos dado que los gametos masculinos y femeninos se despliegan en una amplia gama de escalas espaciales y temporales, ya sea a nivel de flor, inflorescencia, planta y/o población lo que implica diversas consecuencias en la adecuación de las plantas.

LITERATURA CITADA

- Abe, T. 2001. **Flowering phenology, display size, and fruit set in an understory dioecious shrub, *Aucuba japonica* (Cornaceae).** *American Journal of Botany*. 88 (3): 455-461.
- Alvarado, S. H. 2012. **Evolución del dimorfismo sexual en las especies México-Centroamericanas del género *Fuchsia* (Onagraceae).** Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología.
- Ashman, T. L. 2000. **Pollinator selectivity and its implications for the evolution of dioecy and sexual dimorphism.** *Ecology*. 81 (9): 2577–2591.
- Ashman, T. L., J. Swetz y S. Shivitz. 2000. **Understanding the basis of pollination selectivity in sexually dimorphic *Fragaria virginiana*.** *Oikos*. 90: 347-356
- Ashman, T. L., M. T. Knight, A. J. Steets, P. Amarasekare, M. Burd, R. D. Campbell, R. M. Dudash, O. M. Johnston, J. S. Mazer, J. R. Mitchell, T. M. Morgan y G. W. Wilson. 2004. **Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences.** *Ecology*. 85 (9): 2408-2421.
- Ashman, T. L., M. Bradburn, D. H. Cole, B. H. Blaney y R. A. Raguso. 2005. **The scent of a male: the role of floral volatiles in pollination of a gender dimorphic plant.** *Ecology*. 86 (8): 2099-2105
- Ashman, T. L. 2009. **Sniffing out patterns of sexual dimorphism in floral scent.** *Functional Ecology*. 23: 852-862.

- Barrett, S. C. H. y Eckert, G. C. 1990. **Variation and evolution of mating systems in seed plants.** *Biological Approaches y Evolutionary Trends in Plants.* (Ed. S. Kawano). Academic Press, Tokyo. 229-254.
- Barrett, S. C. H., Lawrence, D. H. y Worley A. C. 1996. **The comparative biology of pollination and mating in flowering plants.** *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B: Biological Sciences.* 351: 1271-1280.
- Barrett, S. C. H. 2002. **The evolution of plant sexual diversity.** *Nature Reviews Genetics* 3 (4): 274-284.
- _____ 2003. **Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond.** *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B: Biological Sciences.* 358: 991-1004.
- _____ 2008. **Major evolutionary transitions in flowering plant reproduction: an overview.** *International Journal of Plant Sciences.* 169 (1): 1-5
- _____ 2010. **Understanding plant reproductive diversity.** *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B: Biological Sciences.* 365: 99–109.
- Barrett, S. C. H. y J. Hough. 2013. **Sexual dimorphism in flowering plants.** *Journal of Experimental Botany.* 64 (1): 67–82.
- Bawa, K. S. 1980. **Evolution of Dioecy in Flowering Plants.** *Annual Review of Ecology and Systematics.* 11(1): 15-39.

- Berry, P., W. Hahn, K. Sytsma, J. 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: 601-614.
- Breedlove, D. E. 1969. **The systematics of *Fuchsia* section *Encliandra* (Onagraceae).** *University of California Publications in Botany*. 53:1-69.
- Breedlove, D. E., P. E. Berry y P. H. Raven. 1982. **The Mexican and Central American Species of *Fuchsia* (Onagraceae) Except for Sect. *Encliandra*.** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69 (1): 209-234.
- Carlson, J. E. 2008. **Hummingbird responses to gender-biased nectar production: are nectar biases maintained by natural or sexual selection?** *Proceedings of The Royal Society*. 275: 1717-1726
- Carvalho, G. O. y R. Medel. 2010. **Effects of herkogamy and inbreeding on the mating system of *Mimulus luteus* in the absence of pollinators.** *Evolution and Ecology*. 24: 509-522
- Charlesworth, D. 1993. **Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators?** *American Naturalist* 141(3): 481-490.
- _____ 1999. **Theories on the evolution of dioecy.** En Gender M. A., Geber, T.E. y Dawson, L. F. Delph (Eds.) **Gender and sexual dimorphism in flowering plants.** Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York. 33-60.
- _____ 2002. **Plant sex determination and sex chromosomes.** *Heredity*. 88: 94-101.

- Charlesworth, D. Charlesworth, B. y Marais, G. 2005. **Steps in the evolution of heteromorphic sex chromosomes.** *Heredity*. 95: 118-128.
- Culley, T. M., S. G. Weller y A. K. Sakai. 2002. **The evolution of wind pollination in angiosperms.** *Ecology and Evolution*. 17 (8): 361-369
- Darwin, C. R. 1877. **Polygamous, dioecious, and gyno-dioecious plants en The different forms of flowers on plants of the same species.** John Murray. London, England. 278-309.
- Delph, L. F., L.F. Galloway y M. L. Stanton. 1996. **Sexual Dimorphism in Flower Size.** *The American Naturalist* 148 (2): 299-320.
- Delph, L. F. y C. R. Herlihy. 2011. **Sexual, fecundity, and viability selection on flowers size and number in a sexually dimorphic plant.** *Evolution*. 66-4: 1154-1166
- Eppley, S. M. y J. R. Pannell. 2009. **Inbreeding depression in dioecious populations of the plant *Mercurialis annua*: comparisons between outcrossed progeny and the progeny of self-fertilized feminized males.** *Heredity*. 102: 600–608
- Fenster, C. B. y S. R. Martén. 2007. **Reproductive assurance and the evolution of pollination specialization.** *International Journal of Plant Sciences*. 168: 215-228.
- Freeman, D. C., D. J. Lovett, A. E. Keblawy, J. K. Miglia y D. E. McArthur. 1997. **Sexual Specialization and Inbreeding Avoidance in the Avolution of Dioecy.** *The Botanical Review*. 63 (1): 65-92.

- Friedman, J. y S. C. H. Barrett. 2009. **Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants.** *Annals of Botany*. 103: 1515-1527
- García-Calderón, N., Krasilnikov, E. P., Valera, P. M. A. y Torres, T. E. 2007. **Suelo, en Biodiversidad de la Faja Volcanica Transmexicana.** UNAM, México, D. F. 73-97.
- Glaetli, M. y S. C. H. Barrett. 2008. **Pollinator responses to variation in floral display and flower size in dioecious *Sagittaria latifolia* (Alismataceae).** *New Phytologist*. 179: 1193-1201
- Golonka, A. M., A. K. Sakai y S. G. Weller. 2005. **Wind pollination, sexual dimorphism, and changes in floral traits of *Schiedea* (Caryophyllaceae).** *American Journal of Botany* 92 (9): 1492-502.
- Harder, L. D. y S. C. H. Barrett. 1995. **Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants.** *Nature* 373:512-515.
- Hemborg, A. M. y W. J. Bond. 2005. **Different rewards in female and male flowers can explain the evolution of sexual dimorphism in plants.** *Biological Journal of the Linnean Society*. 85: 97-109
- Husband, B. C. y D. W. Schemske. 1996. **Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants.** *Evolution*. 54-70.
- Igic, B., R. Lande y R. J. Kohn. 2008. **Loss of self-incompatibility and its evolutionary consequences.** *International Journal of Plant Sciences*. 169 (1): 93-104.

- Karron, J. D. y R. J. Mitchell. 2012. **Effects of floral display size on male and female reproductive success in *Mimulus ringens***. *Annals of Botany*. 109: 563-570
- Larson, H. M. B. y H. C. S. Barrett. 2000. **A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants**. *Biological Journal of the Linnean Society*. 69: 503-520.
- Lloyd, D. G. y D. J. Schoen. 1992. **Self-and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions**. *International Journal of Plant Sciences*. 358-369.
- Martén, R. S. y B. C. Fenster. 2010. **Pollen limitation and reproductive assurance in Antillean Gesnerieae: a specialists vs. generalist comparison**. *Ecology*. 91 (1): 155-165.
- Renner, S. y R. E. Ricklefs. 1995. **Dioecy and its correlates in the flowering plants**. *American Journal of Botany*. 82: 596-606.
- Rocca, A. M. y M. Sazima. 2006. **The dioecious, sphingophilous species *Cithaxylum myrianthum* (Verbenaceae): Pollination and visitor diversity**. *Elsevier*. 440-450
- Sakai, A. K. y S. G. Weller. 1999. **Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches**. En Gender M. A., Geber, T.E. y Dawson, L. F. Delph (Eds.) **Gender and sexual dimorphism in flowering plants**. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York. 1-31.
- Schultz, S. T. 2003. **Sexual dimorphism in gynodioecious *Sidalcea hirtipes* (Malvaceae). II. Floral traits**. *International Journal of Plant Sciences*. 164 (1): 175–180

- Shykoff, A. J., S. O. Kolokotronis, L. C., Collin y M. López-Villavicencio. **Effects of male sterility on reproductive traits in gynodioecious plants: a meta-analysis.** *Oecologia*. 135: 1-9
- Takayama, S. y A. Isogai. 2005. **Self-incompatibility in plants.** *Annual Review of Plant Biology*. 56:467-489.
- Vamosi, J. C. y S. P. Otto. 2002. **When looks can kill: the evolution of sexually dimorphic floral display and the extinction of dioecious plants.** *Proceedings of The Royal Society*. 269: 1187-1194.
- Vamosi, J. C., Otto, S. P. y S. C. H. Barrett. 2003. **Phylogenetic analysis of the ecological correlates of dioecy in angiosperms.** *Journal of Evolutionary Biology*. 16 (5): 1006-1018.
- Vamosi, C. J., M. S. Vamosi y C. H. S. Barrett. 2006. **Sex in advertising: dioecy alters the net benefits of attractiveness in *Sagittaria latifolia* (Alismaceae).** *Proceedings of The Royal Society*. 273: 2401-2407.
- Vaughton, G. y M. Ramsey. 2010. **Pollinator-mediated selfing erodes the flexibility of the best-of-both-worlds mating strategy in *Bulbine vagans*.** *Functional Ecology*. 24:374-382
- Yakimowski S. B., M. Glaettli y S. C. H. Barrett. 2011. **Floral dimorphism in plant populations with combined versus separate sexes.** *Annals of Botany*. 108: 765-776