



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA
ECOLOGÍA

**Efectos de la endogamia en el desarrollo temprano y en los rasgos
florales de *Ipomoea hederifolia* (Convolvulaceae)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ESTRELLA ESMERALDA PARAMO ORTIZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNAM (CAMPUS MORELIA),
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DRA. SILVANA MANTÉN RODRÍGUEZ
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNAM (CAMPUS MORELIA).
DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

MORELIA, MICHOACÁN, SEPTIEMBRE, 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA
ECOLOGÍA

**Efectos de la endogamia en el desarrollo temprano y en los rasgos
florales de *Ipomoea hederifolia* (Convolvulaceae)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ESTRELLA ESMERALDA PARAMO ORTIZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNAM (CAMPUS MORELIA),
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DRA. SILVANA MANTÉN RODRÍGUEZ
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNAM (CAMPUS MORELIA).
DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

MORELIA, MICHOACÁN, MÉXICO (ENES MORELIA) 2022

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

OFICIO CPCB/677/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **09 de mayo de 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la estudiante **PARAMO ORTIZ ESTRELLA ESMERALDA** con número de cuenta **517011388** con la tesis titulada **"Efectos de la endogamia en el desarrollo temprano y en los rasgos florales de Ipomoea hederifolia (Convolvulaceae)"**, realizada bajo la dirección del **DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO** quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA
Vocal: DRA. YVONNE HERRERÍAS DIEGO
Vocal: DR. JORGE CORTÉS FLORES
Vocal: DR. EDUARDO CUEVAS GARCÍA
Secretario: DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 02 de agosto de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por la formación académica durante mis estudios de maestría.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca (669201) otorgada para el desarrollo de mis estudios de maestría.

A los proyectos que financiaron este estudio:

Universidad Nacional Autónoma de México mediante el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación tecnológica DGAPA-UNAM (PAPIIT IA207318, IV200418 y IN21902121).

Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica para la Conservación de Recursos Genéticos, Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia, UNAM, México (2015-LN250996, 2016-LN271449, 2017-LN280505, 2018-LN293701, 2019-LN299033, 2020-LN314852, y 2021-LN315810 MQ).

Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, (SADER-CONACyT 291333 MQ).

Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo RED CYTED-SEPODI (417RT0527).

Repositorios Institucionales CONACyT 271432.

Al Dr. Mauricio Quesada Avendaño por su apoyo académico y personal, gracias a él y a su gestión en todos los proyectos a su cargo.

A mi comité tutor, a la Dra. Silvana Mantén Rodríguez y al Dr. Antonio González Rodríguez por guiarme y contribuir al desarrollo de esta tesis.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al Dr. Mauricio Quesada Avendaño por su apoyo académico y personal, por sus enseñanzas, por ser paciente y siempre impulsarnos a seguir mejorando personal y académicamente.

A mi comité tutor: a la Dra. Silvana Mantén Rodríguez y al Dr. Antonio González Rodríguez por sus valiosos comentarios, recomendaciones y enseñanzas.

Al técnico Gumersindo Sánchez Montoya por su apoyo logístico, en el trabajo de campo, en el laboratorio y en el invernadero durante la realización del proyecto.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología Evolutiva y Conservación de Bosques Tropicales (IIES, UNAM) y de LANASE (ENES-MORELIA, UNAM) por siempre inspirarme para seguir trabajando en lo que tanto nos gusta y por compartir muchas cosas personales conmigo.

A Hesajim de Santiago, Francisco Balvino, Oliverio Delgado, María de Jesús Aguilar, Luis Villanueva, Erika Pérez, Luz del Carmen Pérez, Jacob Pérez, Francisco Parraguirre, Karman Farriol, Guillermo Huerta, Erandi Ramírez, Sonja Glasser, Lucero Ríos, Gloria Ruiz, Irais, Valentina, Cynthia, Ruth, Samuel, Rodrigo y Benji, a todos los que estuvieron ahí apoyándome y haciéndome reír.

A todos mis compañeros y profesores de los cursos de del posgrado de ciencias biológicas de la UNAM, que de ellos también aprendí cosas nuevas y me acompañaron durante mis estudios de maestría.

DEDICATORIA

Esta tesis está dedicada a mis padres Antonia Ortiz Martínez e Ismael Páramo Reyes, por siempre apoyarme y enseñarme a ser una mejor persona cada día, porque la persona que soy ahora es gracias a ellos y su apoyo incondicional, por enseñarme que debemos trabajar mucho para cumplir nuestros sueños y apoyarnos entre todos.

A mis hermanas, Adriana, Ana Karen y Vanessa por apoyarme y siempre hacerme reír, por enseñarme que la vida puede ser muy divertida.

A mis abuelitos que siempre me mostraron su cariño y por sus buenos consejos, Cirilo Ortiz y Soledad Martínez, a Aida Reyes y Domingo Páramo, que me apoyaron desde pequeña y siguen preocupándose por mi bienestar.

A todos los quiero y los admiro mucho.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVO GENERAL	8
Objetivos particulares:.....	8
ANTECEDENTES	9
METODOLOGÍA	12
Área de estudio	12
Especie de estudio	12
Producción de semillas de líneas endógamas y polinización cruzada.....	13
Peso y germinación de las semillas	15
Desarrollo temprano de la progenie.....	16
Medidas morfométricas de las flores en campo y en invernadero.....	17
RESULTADOS	18
Semillas producidas por autofecundación y polinización cruzada.....	18
Peso de semillas.....	19
Porcentaje de germinación de semillas.....	19
Probabilidad de germinación y sobrevivencia.....	20
Desarrollo temprano	22
Área foliar de los cotiledones y de las hojas de las generaciones F1 y F2	23
Rasgos florales en las generaciones F0, F1 y F2.....	24
DISCUSIÓN	27
CONCLUSIONES	32
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	33
APÉNDICES	45

Índice de figuras

- Figura 1. Media del peso de semilla de los tratamientos de polinización: autofecundación (A) y polinización cruzada (C), de la generación parental (F0), de la primera (F1) y segunda (F2) generaciones. Las líneas sobre las barras representan el error estándar. 19
- Figura 2. Porcentaje de germinación de semillas de los tratamientos de polinización: autofecundación (A) y polinización cruzada (C), de la generación parental (F0), y de la primera (F1) generación. 20
- Figura 3. Probabilidad de germinación (G) y sobrevivencia (S) de los tratamientos de polinización: autofecundación (A) y polinización cruzada (C), de la primera (F1) y segunda (F2) generación. Las líneas sobre las barras representan el error estándar. 21
- Figura 4. a) Probabilidad de germinación de las semillas y b) probabilidad de sobrevivencia de los tratamientos de polinización: de autofecundación (A) y polinización cruzada (C), de la primera (F1) y segunda (F2) generación. 21
- Figura 5. Promedio de días de emergencia de radícula (RAD), plúmula (PLUM), cotiledones (COT), y las 5 primeras hojas verdaderas (H1, H2, H3, H4 y H5), de los tratamientos de polinización: autofecundación (A) y polinización cruzada (C), de la primera (F1) y segunda (F2) generación. Las líneas sobre las barras representan el error estándar. El * indica diferencias significativas ($p < 0.05$). Las líneas sobre las barras representan el error estándar. 23
- Figura 6. Área promedio (Cm^2) de cotiledones (COT), primera hoja (H1), segunda hoja (H2), tercera hoja (H3), cuarta hoja (H4) y quinta hoja (H5), la suma de cotiledones y de las 5 hojas (SUMAF), de los tratamientos de polinización: autofecundación (A) y polinización cruzada (C), de la primera (F1) y segunda (F2) generación. El * indica diferencias significativas. Las líneas sobre las barras representan el error estándar. 24
- Figura 7. Promedio de las medidas de los rasgos florales: longitud de la corola (LC), longitud del tubo (LT), diámetro de la corola (DC), diámetro del tubo (DT), la longitud de los cinco estambres S1-S5, longitud del estilo (LE) y de la distancia antera-estigma (A-E), de los individuos parentales (P) y de los tratamientos de polinización: autofecundación (A) y polinización cruzada (C), de la primera (F1) y segunda (F2) generación. Las líneas sobre las barras representan el error estándar. 26

RESUMEN

La endogamia ocurre en poblaciones de plantas en las que el apareamiento cruzado disminuye por la ausencia total o parcial de individuos conoespecíficos y/o de polinizadores. El aumento en la endogamia dentro de una población puede afectar negativamente la adecuación, disminuyendo la producción de semillas, la germinación, la sobrevivencia, el desarrollo temprano, e incluso tener efectos en la disposición de las estructuras reproductivas y el tamaño floral de la progenie endógama. El análisis de la endogamia se ha realizado principalmente en estadios de desarrollo temprano de las plantas y son pocos los estudios que han analizado de manera sistemática el efecto de la endogamia a lo largo del ciclo de vida, desde la producción de semillas hasta la producción de flores. En este estudio se analizó el efecto de la endogamia en diferentes etapas de desarrollo de la especie *Ipomoea hederifolia* (Convolvulaceae). Se comparó el peso de la semilla, la germinación, la sobrevivencia, el desarrollo de estructuras de la plántula (radícula, plúmula, cotiledones y cinco primeras hojas), el área foliar, y los rasgos florales entre las plantas de líneas endógamas y las de polinización cruzada, en condiciones de invernadero durante dos generaciones. Nuestros resultados indican que las semillas de líneas endógamas tuvieron un menor peso y germinaron en menor cantidad que las semillas de polinización cruzada, pero la probabilidad de germinación y sobrevivencia no difirieron en la descendencia endógama y exocruzada. Al analizar el desarrollo temprano, la primera generación de plantas endógamas desarrolló estructuras de sostén y fotosintéticas con menor rapidez que plantas de polinización cruzada; en la segunda generación se observó un patrón opuesto. Los resultados obtenidos de la suma del área foliar de los cotiledones y de las primeras cinco hojas verdaderas fue mayor en plantas exocruzadas comparadas con plantas endógamas. Por último, no hubo diferencias significativas en los rasgos florales, ni en la hercogamia de plantas endógamas y de polinización cruzada. Los resultados mostraron una tendencia a la disminución de la probabilidad de germinación y sobrevivencia y a la reducción del tamaño de los rasgos florales en plantas endógamas. Por lo tanto, estos resultados sugieren que los efectos de la endogamia pueden expresarse en diferentes estadios de desarrollo de *I. hederifolia*. Estos efectos favorecen la producción de descendencia con menor adecuación y un menor desempeño en su desarrollo que pueden poner en riesgo la permanencia de poblaciones endógamas de *I. hederifolia* en condiciones naturales a largo plazo.

ABSTRACT

Inbreeding occurs in plant populations in which outcrossing is reduced by the total or partial absence of conspecific individuals and/or pollinators. Increased inbreeding within a population can negatively affect fitness, decreasing seed production, germination, survival, early development, and even have effects on the arrangement of reproductive structures and floral size of inbred progeny. The analysis of inbreeding has been done mainly at early developmental stages of plants and few studies have systematically analyzed the effect of inbreeding throughout the life cycle, from seed production to flower production. In this study, the effect of inbreeding was analyzed at different developmental stages of the species *Ipomoea hederifolia* (Convolvulaceae). Seed weight, germination, survival, development of seedling structures (radicle, plumule, cotyledons, and first five leaves), leaf area, and floral traits were compared between plants from inbred and cross-pollinated lines under greenhouse conditions for two generations. Our results indicate that seeds from inbred lines had a lower weight and germinated less than cross-pollinated seeds, but the probability of germination and survival did not differ between inbred and outcrossed offspring. When analyzing early development, the first generation of inbred plants developed support and photosynthetic structures less rapidly than cross-pollinated plants; the opposite pattern was observed in the second generation. The results obtained for the sum of the leaf area of the cotyledons and the first five true leaves were greater in exocross-pollinated plants compared to inbred plants. Finally, there were no significant differences in floral traits, nor in the herkogamy of inbred and cross-pollinated plants. The results showed a tendency to decrease the probability of germination and survival and to reduce the size of floral traits in inbred plants. Therefore, these results suggest that inbreeding effects may be expressed at different developmental stages of *I. hederifolia*. These effects favor the production of offspring with lower fitness and developmental performance that may jeopardize the long-term survival of inbred populations of *I. hederifolia* under natural conditions.

INTRODUCCIÓN

Se han descrito alrededor de 300,000 especies de angiospermas que poseen diferentes sistemas reproductivos, de apareamiento y de polinización que les han permitido reproducirse y evolucionar (Crane *et al.* 1995; Fenster & Martén-Rodríguez 2007, Soltis *et al.* 2019; Aguilar *et al.* 2019). Los sistemas reproductivos en las angiospermas se han clasificado de acuerdo con la sexualidad floral y con la distribución entre individuos (Barrett 2002). Por ejemplo, las especies monoicas se caracterizan por tener flores unisexuales masculinas y femeninas en el mismo individuo; mientras que en las especies dioicas cada individuo expresa flores de un solo sexo y en plantas hermafroditas los individuos expresan flores que tienen ambas estructuras masculinas y femeninas (Bawa & Beach 1981; Charlesworth & Charlesworth 1987; Pannell 2002; Collin & Shykoff 2003; Cuevas-García & Abarca-García 2006). Entre los sistemas reproductivos de plantas, el hermafroditismo es el sistema más frecuente y se encuentra en aproximadamente el 75-90% de las especies de angiospermas (Bawa & Beach 1981; Richards 1986; Armbruster 2014).

Las plantas hermafroditas tienen la capacidad de reproducirse sexualmente mediante autofecundación y polinización cruzada (Barrett 1998, 2002; Goodwillie & Weber 2018). La polinización cruzada (exogamia) ocurre principalmente mediante vectores animales, que transportan el polen entre flores de individuos de la misma especie (Harder & Barrett 1996; Armbruster 2017; Goodwillie & Weber, 2018). Por otro lado, la autofecundación ocurre cuando el polen propio se deposita en el estigma dentro de la flor (autogamia) y puede ocurrir de forma pasiva durante la senescencia floral o facilitada por actividad de los visitantes florales (Lloyd 1992; Lloyd & Schoen 1992; Goodwillie & Weber 2018). La polinización con polen propio también puede ocurrir cuando los visitantes florales transportan polen entre

flores de un mismo individuo, fenómeno conocido como geitonogamia (Harder & Barrett 1995; Falconer *et al.* 1996; Griffin & Eckert 2003).

La autofecundación tiene ventajas como la transmisión genética y la fijación de alelos adaptados a hábitats donde las plantas se desarrollan, la colonización de nuevos hábitats y el aseguramiento reproductivo cuando hay una disminución total o parcial de individuos de la misma especie y/o de los polinizadores (Darwin 1876; Stebbins 1957; Jain 1976; Lande & Schemske 1985; Lloyd 1980; Fenster & Martén-Rodríguez 2007; Busch & Delph 2012; Spigler & Kalisk 2017; Delgado-Dávila & Martén-Rodríguez 2021). Además, la autofecundación puede disminuir los costos asociados a la polinización cruzada, por ejemplo, una menor inversión de recursos en la producción de atrayentes de polinizadores como el néctar, el polen o fragancias (Solbrig 1976).

Algunos estudios sugieren que existen desventajas asociadas a la autofecundación, la fecundación entre plantas relacionadas genéticamente y el apareamiento entre plantas parentales y su descendencia, trayendo como consecuencia el fenómeno conocido como endogamia (Falconer *et al.* 1996; Ralls *et al.* 2001; Griffin & Eckert 2003). El incremento en los niveles de endogamia dentro de una población de plantas favorece la disminución de la diversidad genética de las poblaciones, aumenta la homocigosis, aumentando la probabilidad de expresión de alelos recesivos y mutaciones perjudiciales (Charlesworth & Charlesworth 1987; Husband & Schemske 1996; Goodwillie & Weber 2018; Aguilar *et al.* 2019). Por lo tanto, cuando existen niveles altos de endogamia dentro de las poblaciones de plantas se espera que disminuya la probabilidad de reproducción, desarrollo y sobrevivencia (Falconer *et al.* 1996; Charlesworth & Wright 2001; Porcher & Lande 2005; Charlesworth & Willis 2009; Duncan & Rausher 2013).

La depresión por endogamia en plantas puede favorecer la disminución de la adecuación femenina mediante la reducción en la producción de óvulos, de frutos y de semillas (Rausher & Chang 1999; Barrett *et al.* 2004); en la adecuación masculina se presenta como la disminución de la producción y la viabilidad del polen (Harder *et al.* 2007). Algunos estudios sugieren que en poblaciones de plantas con niveles altos de endogamia, las semillas tienen menor peso y menor probabilidad de germinación que las semillas que provienen de poblaciones con mayores tasas de cruzamiento (Charlesworth & Charlesworth 1987; Husband & Schemske 1996). Así mismo, en poblaciones endógamas, las plántulas tienen un menor desarrollo, sobrevivencia y éxito en el establecimiento, comparadas con plántulas de poblaciones con mayores tasas de polinización cruzada (Husband & Schemske 1996; Keller & Waller 2002; Charlesworth & Willis 2009). Otros estudios han sugerido que los altos niveles de endogamia no tienen efectos negativos en las poblaciones de plantas; debido a que se puede favorecer la purga de genotipos con baja adecuación, que al ser expuestos a selección natural pueden ser eliminados, manteniendo una baja frecuencia de alelos o mutaciones nocivas sin afectar el éxito reproductivo de las plantas (Husband & Schemske 1996; Porcher & Lande 2005; Hull-Sanders *et al.* 2005).

El género *Ipomoea* está conformado por plantas con diversas formas de crecimiento, tamaños florales, colores, síndromes de polinización, sistemas reproductivos y de apareamiento (McDonald 1991; Chemás-Jaramillo & Bullock 2002, Carranza 2008, Delgado-Dávila *et al.* 2016; de Santiago-Hernández *et al.* 2019). En el caso particular de la evolución de las flores, está ha sido relacionada con la interacción con sus polinizadores, con el ambiente, pero también son resultado de la composición genética y por la forma en la que se desarrollan las plantas, estas características también se relacionan con el sistema de

apareamiento y la disposición de las estructuras reproductivas (androceo y gineceo), por ejemplo, una reducción el tamaño de las flores y en la hercogamia están relacionadas con la autofecundación (Armbruster *et al.* 2000; Herrera *et al.* 2002; Delgado-Dávila *et al.* 2016; de Santiago-Hernández *et al.* 2019). En poblaciones de plantas hermafroditas autocompatibles el incremento de la endogamia promueve la reducción de la producción de flores y la reducción de rasgos como el tamaño floral, la proporción polen-óvulo, la distancia antera-estigma y favorece la frecuencia de colores florales pálidos, que en conjunto se ha denominado como “Síndrome de autofecundación” (Brunet 1992; Chang & Rausher 1998; Duncan & Rausher 2013; Vallejo-Marín *et al.* 2014; Rifkin *et al.* 2019). En la mayoría de estos estudios, el efecto de la endogamia se ha evaluado directamente en los rasgos florales sin incluir los efectos de la endogamia en el desarrollo temprano de las plantas. Por lo tanto, hace falta analizar de manera integral, el efecto de la endogamia en un grupo de plantas siguiendo su ciclo de vida, desde la germinación hasta la etapa reproductiva en sucesivas generaciones filiales.

En este estudio se analizaron los efectos de la endogamia en el peso de la semilla, en el desarrollo temprano de la progenie y en la morfología floral de la especie *Ipomoea hederifolia* (Convolvulaceae). Esta especie es una planta hermafrodita autocompatible, que se desarrolla y crece rápidamente, produce semillas en poco tiempo (Chemás-Jaramillo & Bullock 2002, Wolfe & Sowell 2006, Carranza 2008, de Santiago-Hernández *et al.* 2019). Además, *I. hederifolia* posee un sistema de apareamiento mixto que produce descendencia por autofecundación y polinización cruzada (McDonald *et al.* 2011). Estas características hacen que *I. hederifolia* sea una especie modelo para poner a prueba experimentalmente los efectos de la endogamia en diferentes estadios de desarrollo y entre diferentes generaciones.

En particular, se espera que las semillas producto de polinización cruzada tengan mayor peso, porcentaje de germinación y germinen más rápido que las semillas que vienen de líneas endógamas. Además, se espera que las plántulas de origen endógamo tengan un desarrollo más lento, menor probabilidad de sobrevivencia y menor área foliar en comparación con plántulas de polinización cruzada. Así mismo, se espera que los rasgos florales de plantas de polinización cruzada tengan mayor tamaño y una mayor hercogamia que plantas de líneas endógamas.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar los efectos de la endogamia en el desarrollo temprano y en los caracteres florales de la especie *Ipomoea hederifolia* (Convolvulaceae).

Objetivos particulares:

1. Comparar el efecto de la autofecundación y de la polinización cruzada en el peso de la semilla, el tiempo en el que emerge la radícula, la plúmula, los cotiledones, las cinco primeras hojas verdaderas, el área foliar y sobrevivencia a través de tres generaciones (F0, F1, F2) en plantas de *I. hederifolia*.
2. Comparar el efecto de la autofecundación y polinización cruzada en el tamaño de estructuras reproductivas (androceo y gineceo) y de atracción de polinizadores en flores de tres generaciones (F0, F1, F2) de plantas de *I. hederifolia*.

ANTECEDENTES

Darwin fue el primero en sugerir que la endogamia tiene efectos perjudiciales en la descendencia de las plantas. Realizando numerosos experimentos donde comparó la progenie producto de tratamientos de autofecundación y polinización cruzada, por ejemplo, en uno de sus experimentos con la especie *Ipomoea purpurea*, durante ocho generaciones de apareamientos controlados, demostró que la progenie producto de polinización cruzada producen semillas viables, con un desarrollo y sobrevivencia mayor comparadas con la descendencia autofecundada (Darwin 1876; Lloyd 1979; Lande & Schemske 1985; Barrett 2003; Delgado-Dávila & Martén-Rodríguez 2021).

Niveles altos de endogamia traen consecuencias negativas en la adecuación de las especies de plantas (Darwin 1876; Ralls *et al.* 2001; Griffin & Eckert 2003). Algunos de estos efectos negativos pueden expresarse durante la formación de las semillas, en particular puede disminuir el número, peso y tamaño (Ashworth & Martí 2011). En *Ipomoea purpurea* (Chang y Rausher 1999) e *Ipomopsis aggregata* (Heschel & Paige 1995) se ha descrito que el peso y la germinación de las semillas es mayor en plantas de polinización cruzada que en plantas de líneas endógamas. En especies comestibles como *Cucurbita pepo* se ha descrito que altos niveles de endogamia favorecen una menor producción de frutos y semillas, al mismo tiempo se reduce el peso de las semillas (Hayes *et al.* 2005). La disminución en el peso de las semillas puede tener consecuencias en el desarrollo temprano de las plantas, en el tiempo de germinación de las semillas y en el desarrollo de la plántula. Por ejemplo, en un estudio realizado con la especie *Ipomoea hederacea* se determinó que las semillas y plantas resultado de cruces endógamas tuvieron un peso significativamente menor que semillas y plantas de polinización cruzada (Delgado-Dávila & Martén-Rodríguez 2021). Otro aspecto

que debemos considerar al evaluar la endogamia en las plantas es determinar cómo los rasgos florales (p. ej. el tamaño de la corola y la hercogamia) influyen en el apareamiento y en la reproducción de las plantas. En plantas con flores grandes y con una mayor hercogamia se promueve la polinización cruzada; mientras que en plantas con flores con una menor distancia entre las anteras y el estigma se favorece la autofecundación (Delgado-Dávila *et al.* 2016; de Santiago-Hernández *et al.* 2019). En la literatura se ha relacionado a la endogamia con la reducción del tamaño de las corolas, así como una menor hercogamia, la pérdida de pigmentación de la corola y la disminución de la producción de recompensas florales como el néctar y el polen (Webb & Lloyd 1986; Goodwillie & Ness 2005; Armbruster *et al.* 2009; Barrett *et al.* 2009; Busch & Delph 2012; Delgado-Dávila *et al.* 2016; Roldán & Ashworth 2018; Rifkin *et al.* 2019; Delgado-Dávila & Martén-Rodríguez 2021). Estas características en conjunto se han descrito como el “síndrome de autofecundación” (Brunet 1992; Chang & Rausher 1998; Duncan & Rausher 2013; Vallejo-Marín *et al.* 2014; Rifkin *et al.* 2019).

En la literatura, pocos estudios han analizado el efecto de la endogamia en la expresión de los fenotipos florales. Sin embargo, se ha documentado que en poblaciones con altos niveles de endogamia puede observarse una reducción del tamaño floral y de la distancia antera-estigma (Kelly & Arathi 2003; Andersson 1997, 2012; Kennedy & Elle 2008). Estos efectos se han descrito mayormente en especies de plantas polinizadas por abejas como *Ipomoea purpurea* (Chang & Rausher 1999), *Ipomoea cordatotriloba* (Duncan & Rausher 2013), *Ipomoea lacunosa* (Duncan & Rausher 2013; Rifkin *et al.* 2019), *Ipomoea hederacea* e *I. purpurea* (Delgado-Dávila *et al.* 2016; Delgado-Dávila & Martén-Rodríguez 2021). No obstante, el efecto de la endogamia en plantas polinizadas por otros tipos de polinizadores como colibríes, murciélagos, polillas, escarabajos o mariposas ha sido poco estudiado. Por

ejemplo, en *Ipomopsis aggregata* polinizada por colibríes (Campbell 1991) y *Datura stramonium* polinizada por especies de polillas (Jiménez-Lobato *et al.* 2018) se ha descrito que en poblaciones con niveles altos de endogamia se presentan una reducción en el tamaño de los rasgos florales como la longitud de la corola, el diámetro de la corola, entre otras características.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, localizada en la costa del Pacífico en el estado de Jalisco, México (aproximadamente 19°22'-19°35'N, 104°56'W). La reserva tiene vegetación de bosque tropical caducifolio caracterizado por una marcada estacionalidad; donde la temporada seca, ocurre de noviembre a mayo y la temporada de lluvias ocurre de junio a octubre (Bullock 1986; Trejo & Dirzo 2000; García-Oliva et al. 2002). En este sitio se realizó la búsqueda de individuos, para obtener semillas y datos morfológicos florales in situ. Para realizar los experimentos de cruzas controladas y analizar el efecto de la endogamia en diferentes etapas del ciclo de vida, las semillas fueron sembradas en condiciones de invernadero dentro de las instalaciones de la Escuela Nacional de Estudios Superiores UNAM, en la Ciudad de Morelia, Michoacán, México.

Especie de estudio

La especie *Ipomoea hederifolia* es una enredadera herbácea, anual, con flores hermafroditas, autocompatibles, con cinco estambres de diferente tamaño y estilo exerto, corola de color rojo tenue a muy intenso, y hojas ovadas o trilobadas (McDonald 1991, Carranza 2007). Las flores de esta especie abren solo un día, la antesis ocurre a temprana hora por la mañana y permanecen abiertas hasta la tarde y producen cuatro semillas por fruto, está ampliamente distribuida en México principalmente en zonas cálidas, cerca de la costa, en el bosque tropical seco y en sitios con vegetación secundaria (Carranza 2007, 2008). Las flores de *I. hederifolia* son polinizadas principalmente por colibríes y de forma secundaria por especies de mariposas (de Santiago-Hernández et al. 2019).

Producción de semillas de líneas endógamas y polinización cruzada

Para analizar el efecto de la endogamia en el desarrollo temprano y en los rasgos florales de plantas, se produjeron individuos de linajes endógamos y de polinización cruzada. Para obtener líneas endógamas y de polinización cruzada, se recolectaron semillas de una población de *I. hederifolia* ubicada en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, en donde se seleccionaron 26 individuos de *I. hederifolia* (generación F0) separados entre sí por al menos 50 m. Para cada individuo se embolsaron 20 botones florales y se aplicaron dos tratamientos: 1) Flores emasculadas, seleccionamos 10 flores que fueron embolsadas un día antes y emasculadas previo a la antesis floral (aprox. 07:00 h). Cuando las flores se abrieron completamente, se retiró la bolsa para exponer cada flor a una visita de algún polinizador, *I. hederifolia* es visitada por colibríes (*Amazilia rutila*, *Archilochus colubris*, *Amazilia violiceps*, *Cyananthus latirostris* y *Helimaster constantii*) y mariposas (*Zopyrion sandace*). Posterior a la visita de un solo polinizador, las flores fueron embolsadas nuevamente para permitir la maduración de los frutos y así cuantificar la contribución de cada polinizador. 2) 10 flores completas fueron embolsadas con bolsas de malla para excluir a los visitantes florales y favorecer la autofecundación y posteriormente recolectar las semillas. Estos tratamientos se realizaron de septiembre del 2014 a mayo del 2015 durante el máximo de producción de flores de *I. hederifolia*. Debido a que en el sitio de estudio las especies de colibríes y mariposas han sido descritas como los polinizadores legítimos de *I. hederifolia* y que estas especies de polinizadores tienen rasgos fenotípicos particulares que permiten distinguir entre especies a través de grabaciones de vídeo, se hicieron videograbaciones utilizando cámaras de video (Sony Digital Handycam DCR-SR46; Sony, San Diego, Ca., U.S.A.). Las grabaciones se efectuaron durante 5 horas, que es el tiempo promedio de antesis

floral de *I. hederifolia* para finalmente obtener un tiempo total de 120 horas de grabación. Los videos fueron revisados empleando el software de cómputo Kinovea 0.8.15 (Kinovea open source project; <https://www.kinovea.org/>). Para cada video se obtuvieron capturas de pantalla con las especies de polinizadores y se utilizaron junto con claves de identificación taxonómica para identificar a las especies de colibríes y mariposas (D'Abbrera 1986; Arizmendi 1990; Edwards 1998; Arizmendi y Berlanga, 2016; de Santiago-Hernández *et al.* 2019).

Con el objetivo de analizar experimentalmente el efecto de la endogamia en diferentes generaciones filiales, se cultivaron plantas en condiciones controladas de invernadero. Para producir plantas de la generación F1, se utilizaron las semillas obtenidas de los tratamientos de polinización cruzada y autofecundación aplicados a la generación F0 en condiciones naturales. Estas semillas fueron hidratadas en agua a temperatura ambiente durante 24 horas para favorecer la germinación. La siembra fue directa en un sustrato compuesto por una mezcla de 30% de peat moss (Comercial Premier) y 70% de arena, a una temperatura promedio de 30 °C y un régimen de riego cada tercer día por 15 minutos. Una vez que las plantas de la generación F1 produjeron flores, a cada individuo se le aplicaron los siguientes tratamientos de polinización: 1) polinización cruzada, para lo cual se seleccionaron 10 botones florales que fueron emasculados para evitar la autofecundación y se colocó sobre el estigma una mezcla de polen de 5 donadores diferentes no emparentados y 2) autofecundación, se embolsaron 10 flores completas de cada individuo para favorecer la autofecundación. En ambos tratamientos los frutos se dejaron desarrollar para la obtención de semillas. Para producir plantas de la generación F2 se germinaron las semillas que fueron obtenidas a partir de los tratamientos de polinización aplicados en las plantas de la generación

F1. Una vez que se desarrollaron plantas de la generación F2 se hicieron los mismos tratamientos de polinización aplicados a plantas de la generación F1.

Peso y germinación de las semillas

Todas las semillas producidas se pesaron con una balanza analítica (OHAUS Explorer, precisión 0.1 mg), se almacenaron y etiquetaron en sobres individuales para su siembra en invernadero, en todos los casos se registró el peso de la semilla, la identidad de la madre, el tratamiento de polinización y la identidad del fruto. Con el fin de analizar si la endogamia tiene un efecto en el peso de la semilla, realizamos un modelo lineal generalizado para cada generación mediante el procedimiento Glimmix implementado en el software estadístico SAS 9.4 (SAS Institute Inc 2014). Se utilizó el valor del peso de la semilla como variable de respuesta y el tratamiento e identidad de la madre como variables explicativas, empleamos una distribución normal y una función de vínculo log.

Con la finalidad de evaluar el efecto de la endogamia en la probabilidad de germinación y de sobrevivencia de las plántulas, se registró la germinación de la semilla (sí/no), y la sobrevivencia temprana de las plántulas (sí/no) hasta la quinta hoja verdadera. La germinación de las semillas fue considerada cuando se observó la emergencia de la radícula mediante observaciones matutinas diarias. Para cada generación se analizó si la probabilidad de germinación de semillas y la probabilidad de sobrevivencia de plántulas difiere entre plantas de líneas endógamas y plantas de polinización cruzada mediante un modelo lineal generalizado (Proc Glimmix). El éxito en la germinación y en la sobrevivencia se usaron como variables de respuesta y como factores de variación, se consideraron el tratamiento (autofecundación/polinización cruzada), la identidad de la madre y el peso de la semilla como covariables. En cada análisis se utilizó una distribución binomial, una variable

de vínculo logit y la función Ilink para obtener las medias mínimas cuadradas en la escala original. También, se analizó el tiempo de germinación y sobrevivencia de plántulas mediante el procedimiento LIFEREG. Este análisis muestra a partir de una regresión paramétrica la modelación de la distribución de los datos de cada evento de germinación y sobrevivencia en función del tiempo y se representa mediante curvas de germinación y sobrevivencia sobre el tiempo de observación. Se utilizaron los días como variable respuesta y como factores de variación el tratamiento (autofecundación/polinización cruzada), la identidad de la madre, como covariable se utilizó el peso de la semilla y una distribución exponencial. Todos los análisis se realizaron en el software estadístico SAS 9.4 (SAS Institute Inc 2014).

Desarrollo temprano de la progenie

Con el objetivo de analizar el efecto de la endogamia en el desarrollo temprano de la progenie, se registraron mediante observaciones matutinas diarias el número de días transcurridos desde la siembra hasta la germinación de las semillas, así mismo, se registró la emergencia de la plúmula y de los cotiledones. Además, se registró el número de días transcurridos para la emergencia de cada una de las 5 primeras hojas verdaderas para todas las generaciones de estudio. Cuando la expansión de cotiledones y hojas verdaderas fue registrada, también se obtuvo el área foliar de los cotiledones fotosintéticos y de las 5 primeras hojas verdaderas mediante fotografías que incluyeron una escala milimétrica. Para calcular el área foliar de los cotiledones fotosintéticos y de las 5 primeras hojas verdaderas se utilizó el software ImageJ (Java 1.8.0_172) calibrando cada medición con la escala milimétrica disponible en la fotografía.

Para determinar si la endogamia tiene un efecto en el desarrollo temprano de la progenie, se implementaron modelos lineales generalizados (Proc Glimmix) en el software estadístico SAS 9.4 (SAS Institute Inc 2014). Las variables de respuesta fueron el tiempo de germinación, el tiempo necesario para la emergencia de la plúmula, de los cotiledones y de cada una de las 5 primeras hojas. Además, se analizó el área foliar de los cotiledones y de cada una de las 5 primeras hojas como variables de respuesta. Como fuentes de variación se consideraron el tratamiento de polinización (autofecundación o polinización cruzada), la identidad de la madre y el peso de la semilla como covariables. Para las variables: días de germinación, días de emergencia de la plúmula, días de emergencia de cotiledones y días de emergencia de las 5 primeras hojas verdaderas, se usó una distribución de Poisson y una variable de vínculo logit y para las variables área foliar de cotiledones y área foliar de las 5 primeras hojas verdaderas y utilizamos una distribución normal. En todos los análisis se empleó una función Ilink para obtener las medias mínimas cuadradas en la escala original.

Medidas morfométricas de las flores en campo y en invernadero

Para analizar el efecto de la endogamia en el tamaño de los rasgos florales en cada generación filial (F0, F1 y F2), se seleccionaron 10 flores de cada individuo y se obtuvieron las siguientes mediciones florales: longitud de la corola (LC), diámetro de la corola (DC), longitud del tubo floral (LT), diámetro del tubo floral (DT), la longitud de los estambres ordenados de menor a mayor tamaño (S1-S5), y la longitud del estilo (LE). Además, se calculó la distancia antera-estigma mediante la sustracción de la longitud del estilo a la longitud promedio de los 5 estambres. Todas las mediciones se obtuvieron con un vernier digital en milímetros (Mitutoyo, precisión ± 0.001 mm). Todos los rasgos florales fueron analizados por separado mediante un modelo lineal generalizado de efectos mixtos (Proc

Glimmix). Cada rasgo floral y el tratamiento de polinización (autofecundación/polinización cruzada) se utilizaron como factores fijos y la identidad de la madre como factor aleatorio. Todos los análisis se realizaron empleando una distribución normal y la función Ilink para obtener los valores en la escala original. Los análisis fueron hechos con el paquete estadístico SAS v. 9.4 (SAS Institute Inc 2014).

RESULTADOS

Semillas producidas por autofecundación y polinización cruzada

En condiciones naturales (generación F0) se obtuvieron 1950 semillas de 26 plantas maternas, de las cuales 1077 semillas resultaron de autofecundación y 873 semillas de polinización cruzada. Las semillas de polinización cruzada fueron resultado de visitas de las especies de colibríes *Amazilia rutila* (465 semillas), *Archilochus colubris* (27 semillas), *Amazilia violiceps* (95 semillas), *Cynanthus latirostris* (44 semillas) y *Helimaster constantii* (60 semillas), y de visitas realizadas por mariposas de la especie *Zopyrion sandace* (182 semillas). Del total de semillas producidas en condiciones naturales, se seleccionaron y sembraron 440 semillas del tratamiento de autofecundación y 440 semillas del tratamiento de polinización cruzada. Estas semillas dieron origen a 92 plantas para la generación F1, de las cuales 44 plantas de autofecundación y 48 de polinización cruzada llegaron a etapa adulta. Las 92 plantas parentales de la generación F1 produjeron un total de 3387 semillas, de las cuales 1469 fueron de autofecundación y 1918 de polinización cruzada. De las semillas producidas en la generación F1 se sembraron 421 de autofecundación y 390 de polinización cruzada que dieron origen a 74 plantas de la generación F2. En la generación F2 se obtuvieron 28 plantas adultas de autofecundación y 46 plantas adultas de polinización cruzada.

Finalmente, de las plantas de la generación F2 se obtuvo un total de 3166 semillas, 1895 del tratamiento de autofecundación y 1271 de polinización cruzada.

Peso de semillas

Los resultados mostraron diferencias significativas en el peso de la semilla entre los tratamientos de polinización en todas las generaciones, donde las semillas que provienen de polinización cruzada tuvieron mayor peso que las semillas producto de autofecundación (Figura 1, Apéndice 1, Tabla 1). En todos los casos la identidad de la madre tuvo un efecto significativo (Apéndice 1, Tabla 1). El peso de las semillas fue significativamente mayor ($F_{(2,5751)}=403.96$, $p<0.0001$, Figura 1) en las generaciones obtenidas en invernadero (F1 y F2) con respecto a las semillas obtenidas en campo (F0).

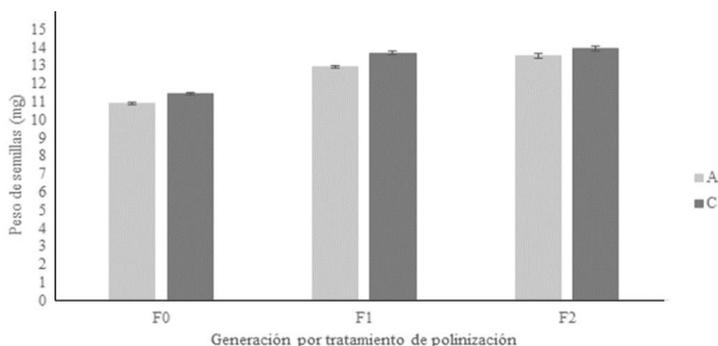


Figura 1. Promedio del peso de las semillas de los tratamientos de polinización: autofecundación (A) y polinización cruzada (C), de la generación parental (F0), de la primera (F1) y segunda (F2) generaciones. Las líneas sobre las barras representan el error estándar.

Porcentaje de germinación de semillas

Los resultados muestran que las semillas de polinización cruzada germinan más que las semillas de autofecundación. Para la generación F0 se registró una germinación del 16.25% de las semillas de autofecundación y 19.20% de las semillas de polinización cruzada.

En la generación F1 germinó el 5.46% de las semillas de autofecundación y el 7.94% de las semillas de polinización cruzada (Figura 2).

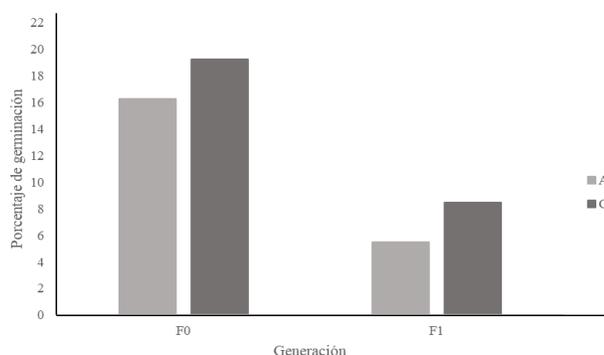


Figura 2. Porcentaje de germinación de semillas de los tratamientos de polinización: autofecundación (A) y polinización cruzada (C), de la generación parental (F0), y de la primera (F1) generación.

Probabilidad de germinación y sobrevivencia

Los resultados indican que no hubo diferencias significativas en la probabilidad de germinación y en la probabilidad de sobrevivencia en las semillas de autofecundación y de polinización cruzada en la primera (F1) y segunda (F2) generaciones (Figura 3). Además, el peso de las semillas tuvo un efecto significativo en la probabilidad de germinación ($F_{(1/852)}=25.05$, $p<0.0001$) y sobrevivencia ($F_{(1/852)}=21.43$, $p<0.0001$) de las semillas en la generación F1 (Apéndice B, Tabla 2). En la generación F1 las semillas de mayor peso fueron las del tratamiento de polinización cruzada y germinaron más rápido que las semillas de autofecundación. Así mismo, en la generación F1, las plántulas del tratamiento de polinización cruzada fueron las que sobrevivieron más que las plántulas de semillas de autofecundación.

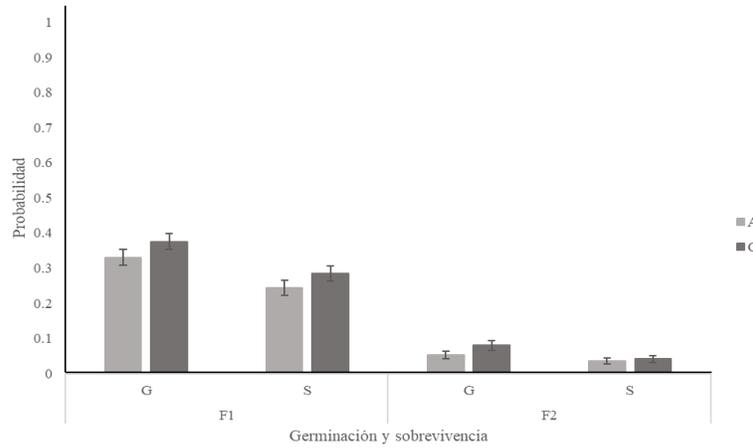


Figura 3. Probabilidad de germinación (G) y sobrevivencia (S) de los tratamientos de polinización: autofecundación (A) y polinización cruzada (C), de la primera (F1) y segunda (F2) generación. Las líneas sobre las barras representan el error estándar.

Al analizar la probabilidad de germinación y sobrevivencia a través de los días no se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas relacionadas con el tratamiento de polinización del que se produjo la descendencia en la primera (F1) y segunda (F2) generación en condiciones de invernadero (Figura 4 a y b). Por su parte, la identidad de la planta materna tuvo un efecto significativo en la probabilidad de germinación y sobrevivencia en la segunda generación (F2) (Apéndice C, Tabla 3).

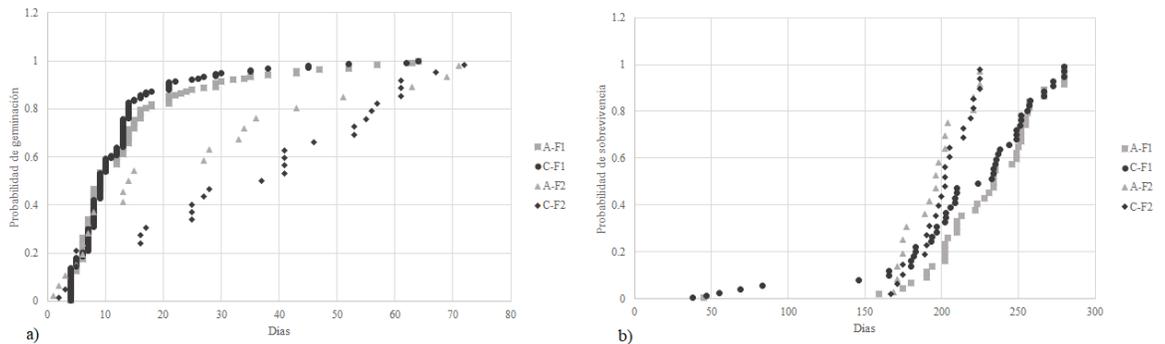


Figura 4. a) Probabilidad de germinación de las semillas y b) probabilidad de sobrevivencia de los tratamientos de polinización: de autofecundación (A) y polinización cruzada (C), de la primera (F1) y de la segunda (F2) generación.

Desarrollo temprano

Los resultados indican diferencias significativas en el desarrollo temprano de las plántulas de la generación F1 entre los tratamientos de autofecundación y de polinización cruzada (Figura 5). Las plántulas provenientes de semillas de polinización cruzada tuvieron un desarrollo más rápido en la emergencia de la radícula ($F_{(1,288)}=12.32$, $p<0.001$), de la segunda ($F_{(1,216)}=6.92$, $p<0.01$), de la tercera ($F_{(1,211)}=6.28$, $p<0.02$), cuarta ($F_{(1,203)}=5.89$, $p<0.02$) y de la quinta ($F_{(1,196)}=11.84$, $p<0.001$) hojas verdaderas (Figura 5, Apéndice D y Tabla 4). En la generación F2 también hubo diferencias significativas en el desarrollo temprano de las plántulas entre los tratamientos de polinización. Donde la emergencia de la radícula ($F_{(1,23)}=11.24$, $p<0.01$), plúmula ($F_{(1,20)}=20.45$, $p<0.001$), cotiledones ($F_{(1,19)}=19.18$, $p<0.001$), segunda ($F_{(1,17)}=10.02$, $p<0.01$) y tercera hoja ($F_{(1,15)}=13.44$, $p<0.01$) se desarrollaron más rápido en plántulas de autofecundación que en plántulas de polinización cruzada (F2, Figura 5, Apéndice D y Tabla 4). Para ambas generaciones F1 y F2 el peso de la semilla tuvo un efecto significativo en los días de emergencia de cotiledones y solo en la generación F2 tuvo un efecto significativo en los días de emergencia de la plúmula. Finalmente, la identidad de la madre tuvo un efecto significativo en todas las variables de desarrollo temprano para las dos generaciones F1 y F2 (Apéndice D y Tabla 4).

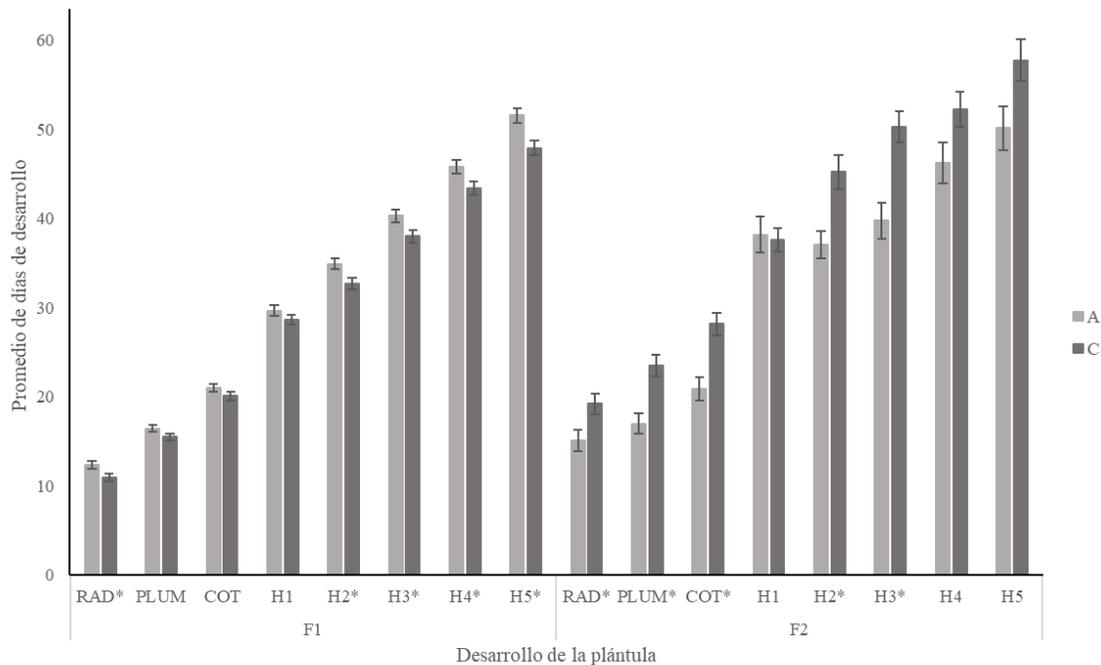


Figura 5. Promedio de días de emergencia de radícula (RAD), plúmula (PLUM), cotiledones (COT), y las 5 primeras hojas verdaderas (H1, H2, H3, H4 y H5), de los tratamientos de polinización: autofecundación (A) y polinización cruzada (C), de la primera (F1) y segunda (F2) generación. Las líneas sobre las barras representan el error estándar. El asterisco (*) indica diferencias significativas ($p < 0.05$). Las líneas sobre las barras representan el error estándar.

Área foliar de los cotiledones y de las hojas de las generaciones F1 y F2

Para el análisis del área foliar se registraron los datos de los cotiledones y de las 5 primeras hojas verdaderas, de 110 plántulas de autofecundación y 136 de polinización cruzada de la generación F1. En la generación F2 se obtuvo el área foliar de los cotiledones y de las 5 hojas de 46 plántulas de autofecundación y 64 plántulas de polinización cruzada. Al comparar el área de los cotiledones y de las primeras 5 hojas de plántulas de autofecundación y de polinización cruzada no obtuvimos diferencias significativas entre tratamientos. Al analizar la suma del área foliar de los cotiledones y de las 5 hojas de los tratamientos se encontraron diferencias significativas, en particular, las plántulas provenientes del tratamiento de polinización cruzada tuvieron un área promedio mayor

comparada con las plántulas de autofecundación en la generación F1 ($F_{(1,220)}=4.49$, $p<0.05$); y en la generación F2 se observaron diferencias en el área de la segunda hoja ($F_{(1,72)}=4.74$, $p<0.05$), de la tercera hoja ($F_{(1,67)}=4.38$, $p<0.05$), así como en la suma del área foliar ($F_{(1,73)}=15.24$, $p<0.001$) siendo mayor el área de las plantas de polinización cruzada (Figura 6, Apéndice E, Tabla 5). El peso de semillas y la identidad de la madre tuvieron efectos significativos en algunas de las estructuras (primera, segunda y cuarta hojas y la suma del área foliar) donde se midió el área foliar en ambas generaciones (Apéndice E, Tabla 5).

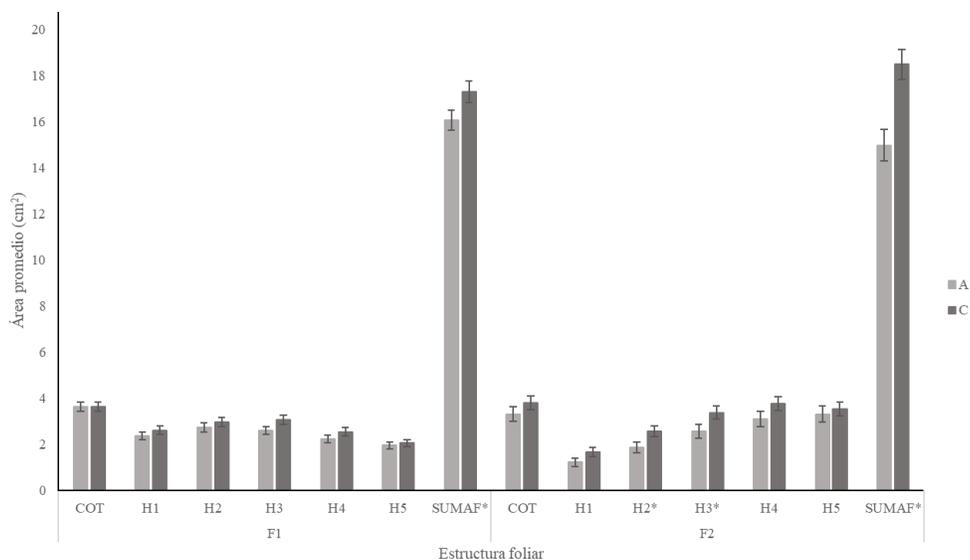


Figura 6. Área promedio (cm²) de cotiledones (COT), primera hoja (H1), segunda hoja (H2), tercera hoja (H3), cuarta hoja (H4), la quinta hoja (H5) y la suma de cotiledones y de las 5 hojas (SUMAF), de los tratamientos de polinización: autofecundación (A) y polinización cruzada (C), de la primera (F1) y segunda (F2) generación. El asterisco (*) indica diferencias significativas. Las líneas sobre las barras representan el error estándar.

Rasgos florales en las generaciones F0, F1 y F2

En la generación F0 en condiciones naturales se tomaron mediciones de 260 flores, 10 flores de cada uno de los 26 individuos seleccionados; en la generación F1 en condiciones de invernadero se midieron 1700 flores de 94 individuos, y en la generación F2 se tomaron mediciones de 879 flores de 74 individuos. La comparación de rasgos florales de los

tratamientos de polinización (autofecundación y polinización cruzada) para las generaciones F1 y F2 no mostraron diferencias significativas (Figura 7, Apéndice F y Tabla 6). Sin embargo, sí hubo diferencias significativas entre las generaciones F0, F1 y F2 para las variables: longitud de la corola ($F_{(1,2645)}=8.2$, $p<0.01$), longitud del tubo ($F_{(1,2645)}=18.44$, $p<0.0001$), diámetro del tubo ($F_{(1,2645)}=3.95$, $p<0.05$), del segundo ($F_{(1,2645)}=9.98$, $p<0.01$), tercer ($F_{(1,2645)}=9.14$, $p<0.01$), cuarto ($F_{(1,2645)}=10.09$, $p<0.01$), y quinto ($F_{(1,2645)}=11.27$, $p<0.001$) estambres, así como la distancia antera-estigma ($F_{(1,2645)}=5.63$, $p<0.02$). Las flores de la generación F0 fueron de mayor tamaño, comparadas con las generaciones F1 y F2 (Figura 7, Apéndice F, Tabla 6). No hubo diferencias significativas en el diámetro de la corola, en el primer estambre, ni en la longitud del estilo. Sin embargo, la madre tuvo un efecto significativo ($p<0.05$) en la mayoría de los rasgos florales, excepto en el diámetro de la corola (DC) en la F1, la longitud de la corola (LC) y el diámetro (DC) de la corola en la F2. En todas las comparaciones, la identidad de la madre tuvo un efecto significativo en el tamaño de los rasgos florales evaluados, mientras que el peso de las semillas no tuvo ningún efecto significativo sobre los rasgos florales analizados (Apéndice F y Tabla 6).

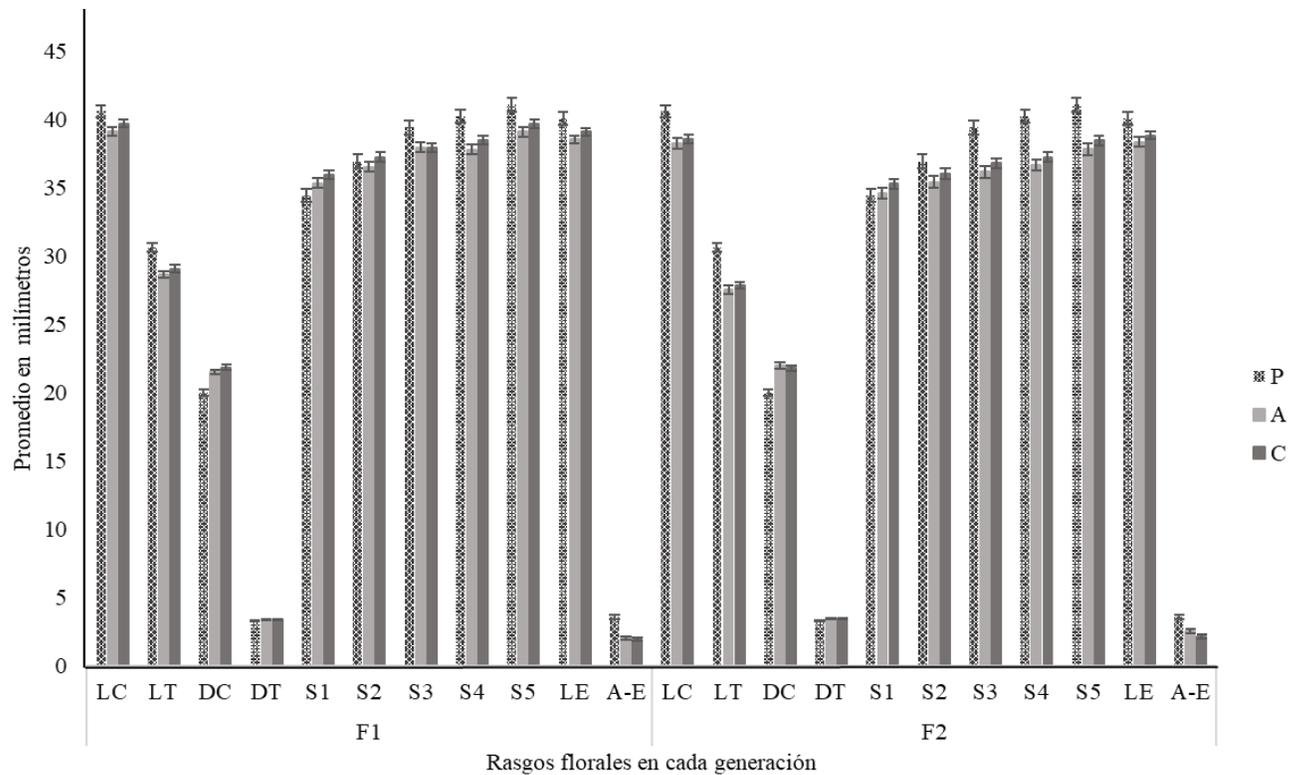


Figura 7. Promedio de las medidas de los rasgos florales: longitud de la corola (LC), longitud del tubo (LT), diámetro de la corola (DC), diámetro del tubo (DT), la longitud de los cinco estambres S1-S5, longitud del estilo (LE) y de la distancia antera-estigma (A-E), de los individuos parentales (P) y de los tratamientos de polinización: autofecundación (A) y polinización cruzada (C), de la primera (F1) y segunda (F2) generación. Las líneas sobre las barras representan el error estándar.

DISCUSIÓN

En este estudio analizamos el efecto de la endogamia en dos generaciones filiales de plantas de *Ipomoea hederifolia* a lo largo de su ciclo de vida. Se evaluó el desarrollo de las plantas producidas por los tratamientos de autofecundación y polinización cruzada en condiciones de invernadero. Nuestros resultados indican que la endogamia resulta en la producción de semillas con menor peso que germinan en menor número y tienen un desarrollo más lento de raíces y hojas con un área foliar reducida comparada con plantas de polinización cruzada. Estos resultados sugieren que la endogamia puede afectar diferentes estadios de desarrollo en plantas de *I. hederifolia*, reduciendo la adecuación y la capacidad competitiva de la descendencia; por lo tanto, altos niveles de endogamia pueden favorecer la reducción de las poblaciones naturales y poner en riesgo su persistencia a largo plazo. Estos resultados coinciden con lo propuesto en la literatura donde se considera que la polinización cruzada en angiospermas es la mejor alternativa para mantener la diversidad genética y favorecer la producción de descendencia con mayor adecuación (Darwin 1876; Lloyd 1979; Lande & Schemske 1985; Barrett 2003; Frankham *et al.* 2003). Asimismo, la endogamia reduce la adecuación de las plantas, favoreciendo la disminución de la probabilidad de germinación y sobrevivencia (Charlesworth & Charlesworth, 1987; Barret & Kohn 1991; Ellstrand & Elam 1993; Keller & Waller 2002; Frankham *et al.* 2003; Fenster & Martén-Rodríguez 2007).

Algunos estudios sugieren que la endogamia causa una disminución en el peso de las semillas y como consecuencia se reduce la probabilidad de germinación y la sobrevivencia de las plántulas (Darwin 1876; Husband & Schemske 1996; Frankham, *et al.* 2003; Falconer & Mackay 1996; Charlesworth & Wright 2001; Porcher & Lande 2005; Charlesworth &

Willis 2009; Duncan & Rausher 2013). Los resultados de este estudio coinciden con este patrón, donde las semillas de autofecundación tuvieron un menor peso y un porcentaje menor de germinación en las generaciones F1 y F2, comparadas con las semillas obtenidas de polinización cruzada (Figura 1 y 2). Las plantas de la generación F2 son resultado de dos generaciones de autofecundación estricta, donde la endogamia posiblemente permitió la expresión de alelos deletéreos y la limitación de la probabilidad de germinación de las semillas. Se considera que las especies de plantas priorizan la asignación de recursos en semillas de polinización cruzada para favorecer una mayor probabilidad de germinación que en semillas de autofecundación donde reducen la asignación de recursos (Harder *et al.* 2012). Por otro lado, los resultados indican que no hubo diferencias significativas en la probabilidad de germinación de las semillas, ni en la sobrevivencia de las plantas entre tratamientos de autofecundación y polinización cruzada en ninguna generación filial. Aunque sí, hubo una tendencia donde la probabilidad de germinación y sobrevivencia se reducen en semillas y plantas del tratamiento de autofecundación a través de las generaciones (Figura 3 y 4). Con base en estos resultados, es posible que, al continuar los experimentos de autofecundación y polinización cruzada en subsecuentes generaciones, la probabilidad de germinación y sobrevivencia podrían mostrar diferencias significativas entre plantas de líneas endógamas y de polinización cruzada.

El desarrollo de estructuras como la radícula, los cotiledones y hojas verdaderas favorece que las plantas tengan los medios para obtener recursos del ambiente y continuar con su desarrollo, llegar a la etapa adulta y reproducirse (Waser & Price 1989; Husband & Schemske 1996). Algunos estudios han sugerido que la endogamia ocasiona que las plantas tengan un desarrollo más lento, limitando sus capacidades competitivas para obtener recursos

y sobrevivir (Darwin 1876; Lloyd 1979; Lande & Schemske 1985; Barrett 2003; Anis *et al.* 2011; Waser & Price 1983; Husband & Schemske 1996). Esta evidencia es parcialmente apoyada por los resultados de este estudio en la primera generación, ya que las plantas de autofecundación requirieron de más tiempo para desarrollar la radícula, plúmula, cotiledones y las 5 primeras hojas verdaderas, comparadas con el tiempo de desarrollo de las plantas del tratamiento de polinización cruzada. Contrario a lo esperado, en la segunda generación, las plantas de autofecundación se desarrollaron con mayor rapidez que las plantas de polinización cruzada (Figura 5). Es posible que el incremento de la endogamia durante sucesivas generaciones de autofecundación promueva la purga de genes que limitan la velocidad de desarrollo de las plantas, por lo que las plantas de autofecundación en la segunda generación se desarrollaron con mayor rapidez que las plantas de polinización cruzada (Husband & Schemske 1996; Angeloni *et al.* 2011).

El desarrollo de los cotiledones fotosintéticos y de las primeras hojas es determinante para la sobrevivencia y la permanencia de las plántulas en las poblaciones, estas estructuras permiten la producción de azúcares mediante la fotosíntesis, lo que favorece el crecimiento, su mantenimiento y desarrollo (Stinchcombe 2002; Bar & Ori 2014). Tener una mayor área foliar favorece una mayor producción de nutrientes al haber una mayor área fotosintética disponible favoreciendo el crecimiento de las plantas (Korner 1991). En este estudio los resultados muestran que cuando se compara el área foliar acumulada (cotiledones y las primeras 5 hojas verdaderas), las plantas de autofecundación tuvieron menor área foliar acumulada que las plantas de polinización cruzada y este efecto fue mayor en la segunda generación (Figura 6). La disminución del área foliar en plantas del tratamiento de autofecundación puede favorecer una menor capacidad fotosintética que se traduce en una

menor productividad, afectando el crecimiento y desarrollo de las plantas endógamas (Lawlor 1995; Weraduwage *et al.* 2015; Uretsky & Loy 2017).

La transición evolutiva de los sistemas de apareamiento predominante exógamos a sistemas autónomos ha ocurrido en repetidas ocasiones dentro de las angiospermas (Barrett 2002). Esta transición evolutiva está acompañada de la reducción en los rasgos florales, por ejemplo, la reducción de la corola, disminución de la proporción polen-óvulo, colores pálidos, entre otras características (Brunet 1992; Chang & Rausher 1998; Duncan & Rausher 2013; Vallejo-Marín *et al.* 2014; Rifkin *et al.* 2019). La endogamia puede estar relacionada con la reducción en el tamaño de las flores y en la disposición de las estructuras reproductivas (Kelly & Arathi 2003; Andersson 1997, 2012; Kennedy & Elle 2008). En especies autocompatibles, de rápido crecimiento como *I. hederifolia* podemos observar rasgos asociados al síndrome de autofecundación, donde un tamaño floral pequeño y una hercogamia reducida, aumenta la probabilidad de autofecundación y por lo tanto incrementan los niveles de endogamia (de Santiago-Hernández 2021; Brunet 1992; Chang & Rausher 1998; Duncan & Rausher 2013; Vallejo-Marín *et al.* 2014; Rifkin *et al.* 2019). Contrario a lo esperado, en este estudio no encontramos diferencias significativas en la longitud de la corola, la longitud del tubo, el diámetro de la corola, el diámetro del tubo, la longitud de los cinco estambres, la longitud del estilo y ni en la distancia antera-estigma, en las flores de plantas de los tratamientos de autofecundación y de polinización cruzada en todas las generaciones de estudio. No obstante, es importante señalar que hay una tendencia a la reducción del tamaño de los rasgos florales en plantas endógamas respecto a plantas de polinización cruzada (Fig. 7). Por lo tanto, de continuar con el análisis de los rasgos florales en generaciones subsecuentes, posiblemente la reducción del tamaño de los rasgos florales

sea evidente en plantas de líneas endógamas (véase Duncan & Rausher 2013; Chang & Rausher 1998; Vallejo-Marín *et al.* 2014; Rifkin *et al.* 2019).

Actualmente, la reducción de las poblaciones naturales de plantas es cada vez más drástica debido a la modificación del paisaje por actividades antropogénicas (Wright 1930; Agren 1996; Frankham 1996; Quesada *et al.* 2011; Aguilar *et al.* 2019). El cambio de uso de suelo, la pérdida de plantas nativas, la agricultura intensiva y el uso de pesticidas favorecen la pérdida de hábitat para los polinizadores, disminuyendo su diversidad y disponibilidad (Kremen *et al.* 2002; Ashworth *et al.* 2009; Harrison & Winfree 2015; Aizen *et al.* 2019; de Santiago-Hernández *et al.* 2019; ENCUSP-SADER-SEMARNAT 2021). En particular, la pérdida de hábitat afecta la presencia de los polinizadores principales (colibríes) y secundarios (mariposas) de *I. hederifolia* (Lara & Ornelas 2001; Arizmendi 2009; de Santiago-Hernández *et al.* 2019). La ausencia total o parcial de estos polinizadores aumenta la probabilidad de autofecundación y de la endogamia en las poblaciones naturales (Aguilar *et al.* 2008, 2019; Cristóbal-Pérez *et al.* 2021). El incremento de la endogamia puede favorecer descendencia donde se reduce el peso de las semillas y el porcentaje de germinación de las plantas autofecundadas; amenazando la permanencia de las poblaciones naturales. Sin embargo, la autofecundación también es una estrategia de aseguramiento reproductivo que permite mantener la continuidad de las poblaciones naturales de plantas cuando los polinizadores son escasos (Moeller 2006; Martén-Rodríguez & Fenster 2010; Busch & Delph 2012; Delgado-Dávila & Martén-Rodríguez 2021). Por lo tanto, la combinación de autofecundación y polinización cruzada en la reproducción de *I. hederifolia* favorece el aseguramiento reproductivo y limita los efectos negativos de la endogamia asegurando la permanencia de las poblaciones naturales a largo plazo.

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio indican que la endogamia en *Ipomoea hederifolia* trae como consecuencia la reducción significativa en el peso y el porcentaje de germinación de las semillas. Esto favorece que, en la primera generación filial, las plántulas de líneas endógamas desarrollen más lento la expansión de la radícula y de las cinco primeras hojas verdaderas que las plántulas de polinización cruzada. En la segunda generación sucedió lo contrario al desarrollarse más rápido de algunas estructuras (radícula, plúmula, cotiledones, segunda y tercera hoja) de plántulas de autofecundación. Además, al sumar las mediciones obtenidas de los cotiledones y de las cinco primeras hojas de las plántulas de polinización cruzada tuvieron una mayor área foliar.

El tamaño de los rasgos florales de plantas del tratamiento de autofecundación y de polinización cruzada no tuvieron diferencias significativas. Sin embargo, estas variables tuvieron una tendencia a reducir sus valores en plantas de autofecundación. Por lo tanto, se espera que en generaciones posteriores, el tamaño de los rasgos florales sea significativamente menor en plantas endógamas que en plantas de polinización cruzada.

Los resultados indican que los efectos de la endogamia pueden expresarse en diferentes etapas del desarrollo de las plantas, principalmente en la germinación y el desarrollo temprano. Por lo tanto, es fundamental analizar los efectos de la endogamia en diferentes etapas del desarrollo de las plantas, para entender los posibles efectos que la endogamia puede traer sobre especies de plantas que se encuentran amenazadas por la pérdida del hábitat.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agren, J. (1996). Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology*, 77(6), 1779-1790.
- Aguilar, R., Cristóbal-Pérez, E. J., Balvino-Olvera, F. J., de Jesús Aguilar-Aguilar, M., Aguirre-Acosta, N., Ashworth, L., ... & Quesada, M. (2019). Habitat fragmentation reduces plant progeny quality: a global synthesis. *Ecology letters*, 22(7), 1163-1173.
- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerías-Diego, Y., & Lobo, J. (2008). Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular ecology*, 17(24), 5177-5188.
- Aizen, M. A., Aguiar, S., Biesmeijer, J. C., Garibaldi, L. A., Inouye, D. W., Jung, C., ... & Seymour, C. L. (2019). Global agricultural productivity is threatened by increasing pollinator dependence without a parallel increase in crop diversification. *Global Change Biology*, 25(10), 3516-3527.
- Andersson, S. (1997). Genetic constraints on phenotypic evolution in *Nigella* (Ranunculaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 62(4), 519-532.
- Andersson, S. (2012). Does inbreeding promote evolutionary reduction of flower size? Experimental evidence from *Crepis tectorum* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 99(8), 1388-1398.
- Angeloni, F., Ouborg, N. J., & Leimu, R. (2011). Meta-analysis on the association of population size and life history with inbreeding depression in plants. *Biological Conservation*, 144(1), 35-43.
- Anis, M., Khan, D., Zaki, M. J., & Khan, M. Q. (2011). Seed mass variation and its effects on germination, seedling growth and the root infectivity with *Macrophomina phaseolina* in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Int. J. Biol. & Biotech*, 8, 155-165.
- Arizmendi, M. D. C., Berlanga, H., Rodríguez-Flores, C., Vargas-Canales, V., Montes-Leyva, L., & Lira, R. (2016). Hummingbird conservation in Mexico: the natural protected areas system. *Natural Areas Journal*, 36(4), 366-376.
- Arizmendi, M.C. (1990). Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- Arizmendi, M.C. (2009). La crisis de los polinizadores. *Biodiversitas*, 85, 1-5.
- Armbruster, P., & Reed, D. H. (2005). Inbreeding depression in benign and stressful environments. *Heredity*, 95(3), 235-242.
- Armbruster, S., Fenster, C., & Dudash, M. (2000). Pollination 'principles' revisited: specialization, pollination syndromes, and the evolution of flowers. *The Scandinavian Association for Pollination Ecology Honours Knut Faegri*, 39, 179-200.
- Armbruster, W. S. (2014). Floral specialization and angiosperm diversity: phenotypic divergence, fitness trade-offs and realized pollination accuracy. *AoB Plants*, 6.

- Armbruster, W. S. (2017). The specialization continuum in pollination systems: diversity of concepts and implications for ecology, evolution and conservation. *Functional ecology*, 31(1), 88-100.
- Armbruster, W. S. 1997. Exaptations link evolution of plant-herbivore and plant-pollinator interactions: a phylogenetic inquiry. *Ecology* 78:1661-1672.
- Armbruster, W. S., Hansen, T. F., Pélabon, C., Pérez-Barrales, R., & Maad, J. (2009). The adaptive accuracy of flowers: measurement and microevolutionary patterns. *Annals of botany*, 103(9), 1529-1545.
- Ashworth, L., & Martí, M. L. (2011). Forest fragmentation and seed germination of native species from the Chaco Serrano forest. *Biotropica*, 43(4), 496-503.
- Ashworth, L., Quesada, M., Casas, A., Aguilar, R., & Oyama, K. (2009). Pollinator-dependent food production in Mexico. *Biological Conservation*, 142(5), 1050-1057.
- Austin D. F. R. S. Bianchini 1998. Additions and corrections in American *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Taxon* 47: 833-838.
- Austin D. F. Z. Huáman 1996. A synopsis of *Ipomoea* (Convolvulaceae) in the Americas. *Taxon* 29: 501-502.
- Baldwin, S. J., & Schoen, D. J. (2019). Inbreeding depression is difficult to purge in self-incompatible populations of *Leavenworthia alabamica*. *New Phytologist*.
- Bar, M., & Ori, N. (2014). Leaf development and morphogenesis. *Development*, 141(22), 4219-4230
- Barrett, S. C. (1998). The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in plant science*, 3(9), 335-341.
- Barrett, S. C. H. (1992). Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. In *Evolution and function of heterostyly* (pp. 1-29). Springer Berlin Heidelberg.
- Barrett, S. C. H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics*, 3(4), 274-284.
- Barrett, S. C. H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing–selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 358(1434), 991-1004.
- Barrett, S. C., & Harder, L. D. (2017). The ecology of mating and its evolutionary consequences in seed plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 135-157.
- Barrett, S. C., & Kohn, J. R. (1991). Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. *Genetics and conservation of rare plants*. 3-30.
- Barrett, S. C., Arunkumar, R., & Wright, S. I. (2014). The demography and population genomics of evolutionary transitions to self-fertilization in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 369(1648), 20130344.

- Barrett, S. C., Harder, L. D., & Cole, W. W. (2004). Correlated evolution of floral morphology and mating-type frequencies in a sexually polymorphic plant. *Evolution*, 58(5), 964-975.
- Barrett, S. C., Ness, R. W., & Vallejo-Marín, M. (2009). Evolutionary pathways to self-fertilization in a tristylous plant species. *New Phytologist*, 183(3), 546-556.
- Baskin, J. M., & Baskin, C. C. (2015). Inbreeding depression and the cost of inbreeding on seed germination. *Seed Science Research*, 25(4), 355-385.
- Bawa, K. S., & Beach, J. H. (1981). Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 254-274.
- Blambert, L., Mallet, B., Humeau, L., & Paillet, T. (2016). Reproductive patterns, genetic diversity and inbreeding depression in two closely related *Jumellea* species with contrasting patterns of commonness and distribution. *Annals of Botany*, 118(1), 93-103.
- Britten, H. B. (1996). Meta-analyses of the association between multilocus heterozygosity and fitness. *Evolution*, 2158-2164.
- Brook, B. W., Tonkyn, D. W., O'Grady, J. J., & Frankham, R. (2002). Contribution of inbreeding to extinction risk in threatened species. *Conservation Ecology*, 6(1).
- Brunet, J. (1992). Sex allocation in hermaphroditic plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 7(3), 79-84.
- Brys, R., Geens, B., Beeckman, T., & Jacquemyn, H. (2013). Differences in dichogamy and herkogamy contribute to higher selfing in contrasting environments in the annual *Blackstonia perfoliata* (Gentianaceae). *Annals of Botany*, 111(4), 651-661.
- Bullock, S. H. (1986). Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology, Series B*, 36(3-4), 297-316.
- Busch, J. W. (2005). Inbreeding depression in self-incompatible and self-compatible populations of *Leavenworthia alabamica*. *Heredity*, 94(2), 159-165.
- Busch, J. W., & Delph, L. F. (2012). The relative importance of reproductive assurance and automatic selection as hypotheses for the evolution of self-fertilization. *Annals of botany*, 109(3), 553-562.
- Byers, D. L., & Waller, D. M. (1999). Do plant populations purge their genetic load? Effects of population size and mating history on inbreeding depression. *Annual review of ecology and systematics*, 30(1), 479-513.
- Campbell, D. R. (1991). Effects of floral traits on sequential components of fitness in *Ipomopsis aggregata*. *The American Naturalist*, 137(6), 713-737.
- Carr, D. E., Roulston, T. A. H., & Hart, H. (2014). Inbreeding in *Mimulus guttatus* reduces visitation by bumble bee pollinators. *PloS one*, 9(7), e101463.
- Carranza, E. (2007). Familia Convolvulaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo 151. 159 pp.

- Carranza, E. (2008). Diversidad del género *Ipomoea* L.(Convolvulaceae) en el estado de Michoacán, México (No. F/581.9724 F5/23)
- Caruso, C. M. (2004). The quantitative genetics of floral trait variation in *Lobelia*: potential constraints on adaptive evolution. *Evolution*, 58(4), 732-740
- Chang, S. M., & Rausher, M. D. (1998). Frequency-dependent pollen discounting contributes to maintenance of a mixed mating system in the common morning glory *Ipomoea purpurea*. *The American Naturalist*, 152(5), 671-683.
- Chang, S. M., & Rausher, M. D. (1999). The role of inbreeding depression in maintaining the mixed mating system of the common morning glory, *Ipomoea purpurea*. *Evolution*, 53(5), 1366-1376.
- Charlesworth, D., & Charlesworth, B. (1987). Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual review of ecology and systematics*, 237-268.
- Charlesworth, D., & Willis, J. H. (2009). The genetics of inbreeding depression. *Nature reviews genetics*, 10(11), 783-796.
- Charlesworth, D., & Wright, S. I. (2001). Breeding systems and genome evolution. *Current opinion in genetics & development*, 11(6), 685-690.
- Charlesworth, D., X. Vekemans, V. Castric, and S. Glémin. 2005. Plant self-incompatibility systems: a molecular evolutionary perspective. *New Phytologist* 168:61-69.
- Chemás-Jaramillo, A. C. Bullock, S. H. (2002). Sistema reproductivo de doce especies de *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Historia Natural de Chamela*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 137-144.
- Collin, C. L., & Shykoff, J. A. (2003). Outcrossing rates in the gynomonoeocious-gynodioecious species *Dianthus sylvestris* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*, 90(4), 579-585.
- Cox, D. R. (1972). Regression models and life-tables. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 34(2), 187-202.
- Crane, P. R., Friis, E. M., & Pedersen, K. R. (1995). The origin and early diversification of angiosperms. *Nature*, 374(6517), 27-33.
- Cristóbal-Pérez, E. J., Fuchs, E. J., Martín-Rodríguez, S., & Quesada, M. (2021). Habitat fragmentation negatively affects effective gene flow via pollen, and male and female fitness in the dioecious tree, *Spondias purpurea* (Anacardiaceae). *Biological Conservation*, 256, 109007.
- Cuevas-García, E., & Abarca-García, C. A. (2006). Origen, mantenimiento y evolución del ginodioicismo. *Botanical Sciences*, (78), 33-42.
- D'Abbrera, B. (1986). *Sphingidae mundi: hawk moths of the world*. E. W. Classey Ltd, Faringdon, Oxon UK.

- Darwin, C. (1876). The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom. J. Murray.
- de Santiago, M. H. (2021). Evolución de los caracteres florales en el género *Ipomoea*. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México.
- de Santiago-Hernández, M. H., Martén-Rodríguez, S., Lopezaraiza-Mikel, M., Oyama, K., González-Rodríguez, A., & Quesada, M. (2019). The role of pollination effectiveness on the attributes of interaction networks: from floral visitation to plant fitness. *Ecology*, *100*(10), e02803.
- Delgado-Dávila, R., & Martén-Rodríguez, S. (2021). A test of the reproductive assurance hypothesis in *Ipomoea hederacea*: does inbreeding depression counteract the benefits of self-pollination?. *American Journal of Botany*.
- Delgado-Dávila, R., Martén-Rodríguez, S., & Huerta-Ramos, G. (2016). Variation in floral morphology and plant reproductive success in four *Ipomoea* species (Convolvulaceae) with contrasting breeding systems. *Plant Biology*, *18*(6), 903-912.
- Duncan, T. M., & Rausher, M. D. (2013). Evolution of the selfing syndrome in *Ipomoea*. *Frontiers in plant science*, *4*, 301.
- Duncan, T. M., & Rausher, M. D. (2020). Selection favors loss of floral pigmentation in a highly selfing morning glory. *PloS one*, *15*(4), e0231263.
- Eckert, C. G., & Herlihy, C. R. (2004). Using a cost–benefit approach to understand the evolution of self-fertilization in plants: the perplexing case of *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). *Plant Species Biology*, *19*(3), 159-173.
- Edwards, E. P. (1998). A field guide to the birds of Mexico and adjacent areas: Belize, Guatemala, and El Salvador. University of Texas Press.
- Elle, E., & Carney, R. (2003). Reproductive assurance varies with flower size in *Collinsia parviflora* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, *90*(6), 888-896.
- Elle, E., & Hare, J. D. (2002). Environmentally induced variation in floral traits affects the mating system in *Datura wrightii*. *Functional Ecology*, *16*(1), 79-88.
- Ellstrand, N. C., & Elam, D. R. (1993). Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual review of Ecology and Systematics*, *24*(1), 217-242.
- Ennos, R. A. (1981). Quantitative studies of the mating system in two sympatric species of *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Genetica*, *57*(2), 93-98.
- Estrategia Nacional para la Conservación y Uso Sustentable de los Polinizadores (ENCUSP). (2021). Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (SADER).
- Falconer, D. S., Mackay, T. F., & Frankham, R. (1996). Introduction to quantitative genetics (4th edn). *Trends in Genetics*, *12*(7), 280. 131-312

- Fenster, C. B., & Martén-Rodríguez, S. (2007). Reproductive assurance and the evolution of pollination specialization. *International Journal of Plant Sciences*, 168(2), 215-228.
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35, 375-403.
- Fisher, R. A. (1941). Average excess and average effect of a gene substitution. *Annals of Eugenics*, 11(1), 53-63.
- Fornoni, J., Ordano, M., Pérez-Ishiwara, R., Boege, K., & Domínguez, C. A. (2015). A comparison of floral integration between selfing and outcrossing species: a meta-analysis. *Annals of Botany*, 117(2), 299-306.
- Frankham, R. (1996). Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation biology*, 10(6), 1500-1508.
- Frankham, R., Ballou, J. D., & Briscoe, D. A. (2003). *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Galen, C. (1999). Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience*, 49(8), 631-640.
- García-Oliva, F., Camou, A., & Maass, J. M. (2002). El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. *Historia natural de Chamela*, 3(10).
- Glémin, S. (2003). How are deleterious mutations purged? Drift versus nonrandom mating. *Evolution*, 57(12), 2678-2687.
- Goodwillie, C. (1999). Multiple origins of self-compatibility in *Linanthus* section *Leptosiphon* (Polemoniaceae): phylogenetic evidence from internal-transcribed-spacer sequence data. *Evolution*, 1387-1395.
- Goodwillie, C., & Ness, J. M. (2005). Correlated evolution in floral morphology and the timing of self-compatibility in *Leptosiphon jepsonii* (Polemoniaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 166(5), 741-751.
- Goodwillie, C., & Weber, J. J. (2018). The best of both worlds? A review of delayed selfing in flowering plants. *American Journal of Botany*, 105(4), 641-655.
- Goodwillie, C., Kalisz, S., & Eckert, C. G. (2005). The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47-79.
- Goodwillie, C., Sargent, R. D., Eckert, C. G., Elle, E., Geber, M. A., Johnston, M. O., ... & Winn, A. A. (2009). Correlated evolution of mating system and floral display traits in flowering plants and its implications for the distribution of mating system variation. *New Phytologist*, 185(1), 311-321.
- Griffin, C. A., & Eckert, C. G. (2003). Experimental analysis of biparental inbreeding in a self-fertilizing plant. *Evolution*, 57(7), 1513-1519.

- Harder, L. D., & Barrett, S. C. (1995). Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature*, 373(6514), 512-515.
- Harder, L. D., & Barrett, S. C. (1996). Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In *Floral biology* (pp. 140-190). Springer, Boston, MA.
- Harder, L. D., Hobbhahn, N., & Richards, S. A. (2012). How depressed? Estimates of inbreeding effects during seed development depend on reproductive conditions. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 66(5), 1375-1386.
- Harder, L. D., Richards, S. A., & Routley, M. B. (2007). Effects of reproductive compensation, gamete discounting and reproductive assurance on mating-system diversity in hermaphrodites. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62(1), 157-172
- Harrison, T., & Winfree, R. (2015). Urban drivers of plant-pollinator interactions. *Functional Ecology*, 29(7), 879-888.
- Hayes, C. N., Winsor, J. A., & Stephenson, A. G. (2005). Multigenerational effects of inbreeding in *Cucurbita pepo* ssp. *texana* (Cucurbitaceae). *Evolution*, 59(2), 276-286.
- Herrera, C. M., Cerdá, X., Garcia, M. B., Guitián, J., Medrano, M., Rey, P. J., & Sánchez-Lafuente, A. M. (2002). Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(1), 108-121.
- Heschel, M. S., & Paige, K. N. (1995). Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in scarlet gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conservation Biology*, 9(1), 126-133.
- Holtsford, T. P., & Ellstrand, N. C. (1990). Inbreeding effects in *Clarkia tembloriensis* (Onagraceae) populations with different natural outcrossing rates. *Evolution*, 2031-2046.
- Holtsford, T. P. 1996. Variation in Inbreeding depression among families and populations of *Clarkia tembloriensis* (Onagraceae). *Heredity* 76:83-91.
- Holtsford, T. P., & N. C. Ellstrand. 1992. Genetic and environmental variation in floral traits affecting outcross in grate in *Clarkia tembloriensis* (Onagraceae). *Evolution* 46:216-225.
- Hull-Sanders, H. M., & Eubanks, M. D. (2005). Plant defense theory provides insight into interactions involving inbred plants and insect herbivores. *Ecology*, 86(4), 897-904.
- Hull-Sanders, H. M., Eubanks, M. D., & Carr, D. E. (2005). Inbreeding depression and selfing rate of *Ipomoea hederacea* var. *integriuscula* (Convolvulaceae). *American journal of botany*, 92(11), 1871-1877.
- Husband, B. C., & Schemske, D. W. (1996). Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, 54-70.
- Jain, S. K. (1976). The evolution of inbreeding in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 469-495.

- Jiménez-Lobato, V., Martínez-Borda, E., Núñez-Farfán, J., Valverde, P. L., Cruz, L. L., López-Velázquez, A., & Arroyo, J. (2018). Changes in floral biology and inbreeding depression in native and invaded regions of *Datura stramonium*. *Plant Biology*, *20*, 214-223.
- Johnston, M. O., & Schoen, D. J. (1996). Correlated evolution of self-fertilization and inbreeding depression: an experimental study of nine populations of *Amsinckia* (Boraginaceae). *Evolution*, 1478-1491.
- Kaplan, E. L., & Meier, P. (1958). Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American statistical association*, *53*(282), 457-481.
- Kariyat, R. R., Bentley, T. G., Nihranz, C. T., Stephenson, A. G., De Moraes, C. M., & Mescher, M. C. (2021). Inbreeding in *Solanum carolinense* alters floral attractants and rewards and adversely affects pollinator visitation. *American Journal of Botany*, *108*(1), 74-82.
- Karkkainen, K., Kuittinen, H., van Treuren, R., Vogl, C., Oikarinen, S., & Savolainen, O. (1999). Genetic basis of inbreeding depression in *Arabis petraea*. *Evolution*, 1354-1365.
- Keller, L. F., & Waller, D. M. (2002). Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*(5), 230-241.
- Kelly, J. K., & Arathi, H. S. (2003). Inbreeding and the genetic variance in floral traits of *Mimulus guttatus*. *Heredity*, *90*(1), 77-83.
- Kennedy, B. F., & Elle, E. (2008). The inbreeding depression cost of selfing: importance of flower size and population size in *Collinsia parviflora* (Veronicaceae). *American Journal of Botany*, *95*(12), 1596-1605.
- Kliber, A., & Eckert, C. G. (2004). Sequential decline in allocation among flowers within inflorescences: proximate mechanisms and adaptive significance. *Ecology*, *85*(6), 1675-1687.
- Korner, C. H. (1991). Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. *Functional ecology*, 162-173.
- Kremen, C., Williams, N. M., & Thorp, R. W. (2002). Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *99*(26), 16812-16816.
- Lande, R., & Schemske, D. W. (1985). The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution*, 24-40.
- Lara, C., & Ornelas, J. (2001). Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. *Oecologia*, *128*(2), 263-273.
- Lawlor, D. W. (1995). Photosynthesis, productivity and environment. *Journal of experimental botany*, *46*(special_issue), 1449-1461.

- Lloyd, D. G. (1979). Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *American Naturalist*, 67-79.
- Lloyd, D. G. (1980). Sexual strategies in plants. *New phytologist*, 86(1), 69-79.
- Lloyd, D. G. (1992). Self-and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *International journal of plant sciences*, 153(3, Part 1), 370-380.
- Lloyd, D. G., & Schoen, D. J. (1992). Self-and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *International Journal of Plant Sciences*, 358-369.
- Lobo, J. A., Jiménez, D., Solís-Hernández, W., & Fuchs, E. J. (2015). Lack of early inbreeding depression and distribution of selfing rates in the neotropical emergent tree *Ceiba pentandra*: Assessment from several reproductive events. *American journal of botany*, 102(6), 983-991.
- Lott, E. J. (1993). Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, Mexico. Occasional papers of the California Academy of Sciences (USA).
- Loveless, M. D., & Hamrick, J. L. (1984). Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual review of ecology and systematics*, 65-95.
- Lynch, M. (1991). The genetic interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression. *Evolution*, 622-629.
- Martén-Rodríguez, S., & Fenster, C. B. (2010). Pollen limitation and reproductive assurance in Antillean Gesneriaceae: a specialists vs. generalist comparison. *Ecology*, 91(1), 155-165.
- Mason, C. M., Christopher, D. A., Rea, A. M., Eserman, L. A., Pilote, A. J., Batora, N. L., & Chang, S. M. (2015). Low inbreeding depression and high plasticity under abiotic stress in the tall morning glory (*Ipomoea purpurea*). *Weed Science*, 63(4), 864-876.
- Matilla, A. J. (2008). Desarrollo y germinación de las semillas. *Fundamentos de fisiología vegetal*, 2, 549.
- Mayer, S. S., Charlesworth, D., & Meyers, B. (1996). Inbreeding depression in four populations of *Collinsia heterophylla* Nutt (Scrophulariaceae). *Evolution*, 879-891.
- McDonald, A. (1991). Origin and diversity of Mexican. *Anales del Instituto de Biología serie Botánica. Convolvulaceae*. 62:65-82.
- McDonald, J. A., Hansen, D. R., McDill, J. R., & Simpson, B. B. (2011). A phylogenetic assessment of breeding systems and floral morphology of North American *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 159-177.
- Miller, R. E., Rausher, M. D., & Manos, P. S. (1999). Phylogenetic systematics of *Ipomoea* (Convolvulaceae) based on ITS and waxy sequences. *Systematic Botany*, 209-227.
- Moeller, D. A. (2006). Geographic structure of pollinator communities, reproductive assurance, and the evolution of self-pollination. *Ecology*, 87(6), 1510-1522.

- Neaves, L. E., Eales, J., Whitlock, R., Hollingsworth, P. M., Burke, T., & Pullin, A. S. (2015). The fitness consequences of inbreeding in natural populations and their implications for species conservation—a systematic map. *Environmental Evidence*, 4(1), 1-17.
- Nihraz, C. T., Walker, W. S., Brown, S. J., Mescher, M. C., De Moraes, C. M., & Stephenson, A. G. (2020). Transgenerational impacts of herbivory and inbreeding on reproductive output in *Solanum carolinense*. *American journal of botany*, 107(2), 286-297.
- Ogunwenmo, K. O. (2006). Variation in fruit and seed morphology, germination and seedling behaviour of some taxa of *Ipomoea* L.(Convolvulaceae). *Feddes Repertorium: Zeitschrift für botanische Taxonomie und Geobotanik*, 117(3-4), 207-216.
- Onofri, A., Gresta, F., & Tei, F. (2010). A new method for the analysis of germination and emergence data of weed species. *Weed Research*, 50(3), 187-198.
- Onofri, A., Mesgaran, M. B., Tei, F., & Cousens, R. D. (2011). The cure model: an improved way to describe seed germination?. *Weed Research*, 51(5), 516-524.
- Pannell, J. R. (2002). The evolution and maintenance of androdioecy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 397-425.
- Pérez F, Arroyo MTK, Medel R. 2007. Phylogenetic analysis of floral integration in *Schizanthus* (Solanaceae): does pollination truly integrate corolla traits? *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1730– 1738
- Porcher, E., & Lande, R. (2005). Reproductive compensation in the evolution of plant mating systems. *New Phytologist*, 166(2), 673-684.
- Quesada, M., Rosas, F., Aguilar, R., Ashworth, L., Rosas-Guerrero, V. M., Sayago, R., Lobo J.A., Herrerías-Diego, Y. & Sánchez-Montoya, G. (2011). Human impacts on pollination, reproduction, and breeding systems in tropical forest plants. In *Seasonally dry tropical forests* (pp. 173-194). Island Press, Washington, DC.
- Quesada, M., Winsor, J. A., & Stephenson, A. G. (1993). Effects of pollen competition on progeny performance in a heterozygous cucurbit. *The American Naturalist*, 142(4), 694-706.
- Ralls, K., Ballou, J. D., & Frankham, R. (2001). Inbreeding and outbreeding. *Encyclopedia of biodiversity*.
- Rausher, M. D., & Chang, S. M. (1999). Stabilization of mixed-mating systems by differences in the magnitude of inbreeding depression for male and female fitness components. *The American Naturalist*, 154(2), 242-248.
- Richards, A. J. (1986). *Plant breeding systems*. George Allen & Unwin.
- Rifkin, J. L., Liao, I. T., Castillo, A. S., & Rausher, M. D. (2019). Multiple aspects of the selfing syndrome of the morning glory *Ipomoea lacunosa* evolved in response to selection: A Qst-Fst comparison. *Ecology and Evolution*.
- Roldán, J. S., & Ashworth, L. (2018). Disentangling the role of herkogamy, dichogamy and pollinators in plant reproductive assurance. *Plant Ecology & Diversity*, 11(3), 383-392.

- Rosas-Guerrero, V., Quesada, M., Armbruster, W. S., Pérez-Barrales, R., & Smith, S. D. (2011). Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution*, 65(2), 350-364.
- Rosas-Guerrero, V., R. Aguilar, S. Martén-Rodríguez, L. Ashworth, M. Lopezaraiza-Mikel, J. M. Bastida, & M. Quesada. (2014). A quantitative review of pollination syndromes: Do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters* 17:388–400.
- Schemske, D. W., & Lande, R. (1985). The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. *Evolution*, 41-52.
- Sentínes, E. M. (2014) Evolución de los caracteres florales y los síndromes de polinización en dos especies del género *Ipomoea* (Convolvulaceae). Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Silvertown, J. & Charlesworth, D. 2001. Introduction to Plant Population Biology. Fourth Edition. Blackwell Science. Oxford, UK
- Solbrig, O. T. (1976). On the relative advantages of cross-and self-fertilization. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 262-276.
- Soltis, P. S., Folk, R. A., & Soltis, D. E. (2019). Darwin review: angiosperm phylogeny and evolutionary radiations. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1899), 20190099.
- Spigler, R. B., & Kalisz, S. (2017). Persistent pollinators and the evolution of complete selfing. *American journal of botany*, 104(12), 1783-1786.
- Srivastava, L. M. (2002). Plant growth and development: hormones and environment. Elsevier. 3-22.
- Stebbins, G. L. (1957). Self fertilization and population variability in the higher plants. *The American Naturalist*, 91(861), 337-354.
- Stebbins, G. L. (1970). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 307-326.
- Stefanović, S., Austin, D. F., & Olmstead, R. G. (2003). Classification of Convolvulaceae: a phylogenetic approach. *Systematic Botany*, 28(4), 791-806.
- Stephenson, A. G. (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual review of ecology and systematics*, 12(1), 253-279.
- Stinchcombe, J. R. (2002). Fitness consequences of cotyledon and mature-leaf damage in the ivyleaf morning glory. *Oecologia*, 131(2), 220-226.
- Suárez, L. H., González, W. L., & Gianoli, E. (2004). Biología reproductiva de *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae) en una población de Aucó (centro-norte de Chile). *Revista chilena de historia natural*, 77(4), 581-591.
- Sun, M., Gross, K., & Schiestl, F. P. (2014). Floral adaptation to local pollinator guilds in a terrestrial orchid. *Annals of botany*, 113(2), 289-300.

- Trejo, I., & Dirzo, R. (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological conservation*, 94(2), 133-142.
- Uretsky, J., & Loy, J. B. (2017). Evaluation of morphological traits associated with productivity in F1 Interspecific (*Cucurbita maxima* Duch. x *C. moschata* Duch.) hybrid processing squash. *Hortscience*, 52(9), 1156-1163.
- Vallejo-Marín, M., Walker, C., Friston-Reilly, P., Solís-Montero, L., & Iqbal, B. (2014). Recurrent modification of floral morphology in heterantherous *Solanum* reveals a parallel shift in reproductive strategy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1649), 20130256.
- Waser, N. M., & Price, M. V. (1983). Pollinator behaviour and natural selection for flower colour in *Delphinium nelsonii*.
- Waser, N. M., & Price, M. V. (1989). Optimal outcrossing in *Ipomopsis aggregata*: seed set and offspring fitness. *Evolution*, 43(5), 1097-1109.
- Webb, C. J. & Lloyd, D. G. (1986). The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand journal of botany*, 24(1), 163-178.
- Webb, C. J. & Lloyd, D. G. (1986). The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand journal of botany*, 24(1), 163-178.
- Weber, J. J., & Goodwillie, C. (2007). Timing of self-compatibility, flower longevity, and potential for male outcross success in *Leptosiphon jepsonii* (Polemoniaceae). *American Journal of Botany*, 94(8), 1338-1343.
- Weraduwage, S. M., Chen, J., Anozie, F. C., Morales, A., Weise, S. E., & Sharkey, T. D. (2015). The relationship between leaf area growth and biomass accumulation in *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in plant science*, 6, 167.
- Wilmowicz, E., Kućko, A., Frankowski, K., Świdziński, M., Marciniak, K., & Kopcewicz, J. (2016). Methyl jasmonate-dependent senescence of cotyledons in *Ipomoea nil*. *Acta Physiologiae Plantarum*, 38(9), 1-9.
- Winn, A. A., Elle, E., Kalisz, S., Cheptou, P. O., Eckert, C. G., Goodwillie, C., ... & Vallejo-Marín, M. (2011). Analysis of inbreeding depression in mixed-mating plants provides evidence for selective interference and stable mixed mating. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 65(12), 3339-3359.
- Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16(2), 97.
- Wright, S. I., Ness, R. W., Foxe, J. P., & Barrett, S. C. (2008). Genomic consequences of outcrossing and selfing in plants. *International Journal of Plant Sciences*, 169(1), 105-118.
- Yang, C. F., Sun, S. G., & Guo, Y. H. (2005). Resource limitation and pollen source (self and outcross) affecting seed production in two louseworts, *Pedicularis siphonantha* and *P. longiflora* (Orobanchaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 147(1), 83-89.

APÉNDICES

Apéndice A. Análisis GLIMMIX (SAS 9.4) del peso de las semillas de los tratamientos de polinización (autofecundación y polinización cruzada) en las generaciones (F0, F1 y F2).

Tabla 1. Peso de semillas de los tratamientos de polinización (autofecundación y polinización cruzada) en la generación parental (F0), primera (F1) y segunda (F2) generación. Usando el tratamiento y la interacción del tratamiento y el individuo materno como variables de respuesta. Los valores de p en negritas indican que existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

	TRATAMIENTO			ID MATERNO			TRATAMIENTO*ID MATERNO		
	F	ndf/ddf	p	F	ndf/ddf	p	F	ndf/ddf	p
F0	21.91	1/1892	<.0001	20.16	1/1892	<.0001	5.4	1/1892	<.0001
F1	21.37	/2894	<.0001	30.01	/2894	<.0001	3.35	/2894	<.0001
F2	5.33	1/725	0.0212	12.09	1/725	<.0001	2.2	1/725	<.0001

Apéndice B. Análisis GLIMMIX (SAS 9.4) de probabilidad de germinación y sobrevivencia de semillas de los tratamientos de polinización (autofecundación y polinización cruzada) en la primera (F1) y segunda (F2) generación.

Tabla 2. Probabilidad de germinación y sobrevivencia de la descendencia de los tratamientos de polinización (autofecundación y polinización cruzada) en la primera (F1) y segunda (F2) generación, usando el individuo materno como factores de variación y el peso de la semilla como covariable. Los valores en negritas indican que existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

GENERACIÓN	TRATAMIENTO	ID MATERNO			PESO					
		F	ndf/d df	p	F	ndf/d df	p	F	ndf/d df	p
F1	GERMINACIÓN	0.0	1/852	0.835	1.6	25/85	0.019	25.0	1/852	<.0001
	N	4		9	9	2	3	5		1
F2	SOBREVIVENCIA	0.0	1/852	0.767	1.2	25/85	0.160	21.4	1/852	<.0001
	CIA	9		5	8	2	1	3		1
F2	GERMINACIÓN	1.7	1/766	0.188	0.4	42/76	0.999	0.05	1/766	0.830
	N	3		6	3	6	5			4
F2	SOBREVIVENCIA	0.1	1/766	0.716	0.2	42/76	1	0.01	1/766	0.932
	CIA	3		6		6				5

Apéndice C. Análisis LIFEREG (SAS 9.4) de probabilidad de germinación y sobrevivencia de semillas de los tratamientos de polinización (autofecundación y polinización cruzada) primera (F1) y segunda (F2) generación.

Tabla 3. Probabilidad de germinación y sobrevivencia de la descendencia al paso del tiempo (días), usando los tratamientos de polinización (autofecundación y polinización cruzada), y el individuo materno como factores de variación, en la primera (F1) y segunda (F2) generación. Los valores en negritas indican que existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

VARIABLES	GERMINACIÓN- F1			GERMINACIÓN- F2			SOBREVIVENCIA- F1			SOBREVIVENCIA- F2		
	X2	ddf	p	X2	ddf	p	X2	ddf	p	X2	ddf	p
TRATAMIENTO	1.60	1	0.2056	1.27	1	0.2589	0.1284	1	0.7201	1.33	1	0.2492
ID MATERNO	27.15	25	0.3485	46.34	28	0.0161	-	-	-	46.81	28	0.0143
TRAT*ID MATERNO	9.51	20	0.9762	7.50	10	0.6774	-	-	-	7.50	10	0.6772
PESO	0.16	1	0.6925	0.00	1	0.954	-	-	-	0.02	1	0.8919

Apéndice D. Análisis GLIMMIX (SAS 9.4) de los días necesarios para que se desarrollen las estructuras de la plántula provenientes de los tratamientos de polinización (autofecundación y polinización cruzada).

Tabla 4. Promedio de días de desarrollo de las estructuras de la plántula: radícula (RAD), plúmula (PLUM), cotiledones (COT) y las cinco hojas (H1-H5), por tratamiento de polinización (autofecundación y polinización cruzada) de la primera (F1) y segunda (F2) generación, incluyendo el efecto de la planta materna y el peso de la semilla como factores de variación. Los valores de negritas indican que existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

GENERACIÓN	ESTRUCTURA	TRATAMIENTO			ID MATERNO			PESO		
		F	ndf/ddf	p	F	ndf/ddf	p	F	ndf/ddf	p
F1	RAD	12.32	1/288	0.0005*	10.4	25/288	<.0001*	10.07	1/288	0.0017*
	PLUM	3	1/260	0.0846	11.19	23/260	<.0001*	3.36	1/260	0.0681
	COT	1.98	1/221	0.1608	7.98	23/221	<.0001*	1.41	1/221	0.2362
	H1	1.71	1/218	0.1927	4.46	23/218	<.0001*	0.07	1/218	0.79
	H2	6.91	1/216	0.0092*	4.66	23/216	<.0001*	0.02	1/216	0.8924
	H3	6.28	1/211	0.013*	2.43	23/211	0.0005*	2.9	1/211	0.0898
	H4	5.89	1/203	0.0161*	2.12	23/203	0.0032*	4.98	1/203	0.0268*
	H5	11.84	1/196	0.0007*	3.77	23/196	<.0001*	7.59	1/196	0.0064*
F2	RAD	11.24	1/23	0.0028*	16.04	28/23	<.0001*	0.07	1/23	0.7936
	PLUM	20.45	1/20	0.0002*	15.1	28/20	<.0001*	0.03	1/20	0.8758
	COT	19.18	1/19	0.0003*	14.97	27/19	<.0001*	0.1	1/19	0.7612
	H1	0.06	1/17	0.8089	16.73	27/17	<.0001*	3.62	1/17	0.0743
	H2	10.02	1/17	0.0056*	9.95	26/17	<.0001*	0.36	1/17	0.5551
	H3	13.44	1/15	0.0023*	7.85	24/15	<.0001*	0.01	1/15	0.9382
	H4	3.16	1/11	0.1031	6.23	22/11	0.0016*	1.44	1/11	0.2548
	H5	4.03	1/9	0.0755	5.12	21/9	0.0079*	2.66	1/9	0.137

Apéndice E. Análisis GLIMMIX de la comparación del área foliar de los tratamientos de polinización (autofecundación y polinización cruzada), de la primera (F1) y segunda (F2) generación.

Tabla 5. Promedio del área de los cotiledones (AFCOT), de la primera a la quinta hoja (AFH1-AFH5) y de la suma de las áreas de los cotiledones hasta la quinta hoja (SUMAF), por tratamiento de polinización (autofecundación y polinización cruzada) de la primera (F1) y segunda (F2) generación, incluyendo el efecto del individuo materno y el peso de la semilla como factores de variación. Los valores en negritas indican que existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

GENERA CIÓN	ÁREA FOLIAR	TRATAMIENTO			ID MATERNO			PESO		
		F	ndf/ddf	p	F	ndf/ddf	p	F	ndf/ddf	p
F1	AFCOT	0	1/210	0.9998	1.38	23/210	0.1221	10.62	1/210	0.0013*
	AFH1	1.04	1/220	0.3085	1.82	23/220	0.0149*	8.82	1/220	0.0033*
	AFH2	1.07	1/219	0.3028	2.41	23/219	0.0005*	5.74	1/219	0.0174*
	AFH3	3.67	1/215	0.0568	8.52	23/215	<.0001*	3.72	1/215	0.0551
	AFH4	2.16	1/214	0.1432	13.28	23/214	<.0001*	5.1	1/214	0.0249*
	AFH5	0.22	1/213	0.6377	13.52	23/213	<.0001*	0.01	1/213	0.9035
	SUMAF	4.49	1/220	0.0352*	27.95	23/220	<.0001*	31.62	1/220	<.0001*
F2	AFCOT	1.33	1/70	0.2519	0.69	33/70	0.8779	0.87	1/70	0.3534
	AFH1	3.01	1/73	0.0868	0.63	34/73	0.9328	0.16	1/73	0.6921
	AFH2*	4.74	1/72	0.0328*	1.6	34/72	0.049*	5.83	1/72	0.0183*
	AFH3*	4.38	1/67	0.04*	1.22	34/67	0.2397	0.89	1/67	0.3497
	AFH4	2.5	1/65	0.1188	2.09	34/65	0.0054*	0.9	1/65	0.3467
	AFH5	0.26	1/61	0.6151	1.58	34/61	0.0587	1.43	1/61	0.2357
	SUMAF	15.24	1/73	0.0002*	5.46	34/73	<.0001*	6.02	1/73	0.0165*

Apéndice F. Tabla de resultados del análisis GLIMMIX de la comparación de los rasgos florales entre tratamientos de polinización (autofecundación y polinización cruzada), de la primera (F1) y segunda (F2) generación. Comparación de rasgos florales entre generaciones (F0, F1 y F2).

Tabla 6. Promedio de las variables longitud de la corola (LC), longitud del tubo (LT), diámetro de la corola (DC), diámetro del tubo (DT), la longitud de los cinco estambres S1-S5 y longitud del estilo (LE), por tratamiento de polinización (autofecundación y polinización cruzada) de la primera (F1) y segunda (F2) generación, con la planta materna y el peso de la semilla como factores de variación. Los valores en negritas indican que existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

GENERACIÓN	VARIABLES	TRATAMIENTO			ID MATERNO			PESO		
		F	ndf/ddf	p	F	ndf/ddf	p	F	ndf/ddf	p
F1	LC	0	1/66	0.9713	2.71	22/1582	<.0001*	0.57	1/1582	0.4496
	LT	0.13	1/66	0.717	3.39	22/1582	<.0001*	0.99	1/1582	0.3192
	DC	0.18	1/66	0.6728	1.35	22/1582	0.1299	0.06	1/1582	0.8035
	DT	0.04	1/66	0.8506	1.63	22/1582	0.0334*	0.01	1/1582	0.9054
	S1	0.51	1/66	0.4767	2.19	22/1582	0.0012*	0.73	1/1582	0.392
	S2	0.28	1/66	0.5976	2.35	22/1582	0.0004*	1.33	1/1582	0.2489
	S3	0.32	1/66	0.5751	2.29	22/1582	0.0006*	1.6	1/1582	0.206
	S4	0.28	1/66	0.5986	2.35	22/1582	0.0004*	1.78	1/1582	0.1824
	S5	0.15	1/66	0.6982	2.39	22/1576	0.0003*	2.09	1/1576	0.1488
	LE	0.02	1/66	0.8842	2.09	22/1582	0.0023*	0.6	1/1582	0.4388
A-E	1.9	1/66	0.1729	1.58	22/1582	0.0433*	0.21	1/1582	0.6508	
F2	LC	0.29	1/44	0.5952	1.41	28/804	0.0788	0.25	1/804	0.6144
	LT	0.62	1/44	0.435	1.53	28/804	0.0387*	0.47	1/804	0.4929
	DC	0.25	1/44	0.6165	1.4	28/804	0.0842	0.25	1/804	0.6153
	DT	0	1/44	0.9563	1.66	28/804	0.0176*	0.35	1/804	0.5562
	S1	0.99	1/44	0.3255	1.91	28/804	0.0033*	0	1/804	0.9679
	S2	1.05	1/44	0.3122	2	28/804	0.0017*	0	1/804	0.9649
	S3	0.88	1/44	0.3539	1.91	28/804	0.0033*	0.01	1/804	0.941
	S4	0.65	1/44	0.4251	1.87	28/804	0.0044*	0	1/804	0.9859
	S5	0.51	1/44	0.4793	1.85	28/804	0.005*	0	1/804	0.955
	LE	0.57	1/44	0.456	1.99	28/804	0.0019*	0.18	1/804	0.6755
A-E	2.33	1/44	0.1342	1.6	28/804	0.0264*	1.54	1/804	0.2145	