



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

VARIACION MORFOLOGICA ASOCIADA AL  
POLIMORFISMO EN EL COLOR FLORAL EN

*Cosmos bipinnatus* (Cav.)

(Asteraceae:Helianteeae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

PALOMA NEUMANN GOMEZ



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. EDUARDO MORALES GUILLAUMIN

2005

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



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  
AVENIDA DE  
MEXICO

**ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ**  
**Jefe de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

Variación morfológica asociada al polimorfismo en el color floral  
en Cosmos bipinnatus (Cav.) (Asteraceae:Helianteae)

realizado por Paloma Neumann Gómez

con número de cuenta 09354887-8 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Eduardo Morales Guillaumin

Propietario Dr. Juan Servando Núñez Farfán

Propietario Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli

Suplente M. en C. María Guadalupe Barajas Guzmán

Suplente Biól. Miguel Angel Moreno García

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco al asesor de esta tesis, el Dr. Eduardo Morales Guillaumin por todo el tiempo invertido, por su apoyo, su paciencia y sus consejos imprescindibles en la realización de esta tesis. Agradezco también a los Doctores Juan Núñez Farfán y Juan Fornoni, y a la M. en C. Ma. Guadalupe Barajas por su amabilidad, sus sugerencias y por haber invertido parte de su tiempo en la revisión de este trabajo.

Agradezco de manera muy especial al Biól. Miguel Angel Moreno, no sólo por su amabilidad, sugerencias y por tomarse la molestia de revisar el texto enemil veces, sino sobre todo por su amistad, y la invaluable y amplísima fracción de tiempo que invirtió en participar en este trabajo, en aspectos tan simples y tan latosos como acompañarme y trabajar conmigo en el campo, y muchos otros aspectos profanos necesarios para hacer una tesis, que no se aprecian en este texto, pero que conforman su estructura. Gracias Miguel, este trabajo no se habrá podido realizar sin tu participación.

Agradezco también, al técnico Jesús Vargas por su gentileza, por haberme facilitado buena parte del material necesario, y por su ayuda en estados de contingencia; agradezco con especial cariño a Sandra Cuartas y a Ana Elisa Martínez por su apoyo incondicional, su ayuda, sus comentarios y sugerencias siempre útiles y atinadas, y por ser siempre amigas aún es estado de queda. Agradezco con mucho afecto, a Paula, a Etzel, a Armando y a todos los compañeros del Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución, por su amistad, paciencia, sugerencias y por la prestada de libros y artículos.

Agradezco a mi familia: a mi hermano, mi madre y mi padre por su cariño, apoyo y paciencia. Por todo.

A todos los lejanos: por su cariño y sus porras.

A la UNAM por el espacio para tantos.

RESUMEN	3
INTRODUCCIÓN	4
<i>Hipótesis</i> .....	13
MÉTODO	14
<i>Especie de estudio</i> .....	14
<i>Sitios de estudio</i> .....	14
<i>Obtención de los datos</i> .....	15
<i>Análisis estadísticos</i> .....	17
RESULTADOS	18
<i>Frecuencia de los morfos florales y densidad poblacional</i> .....	18
<i>Correlación entre los atributos evaluados</i> .....	18
Asociación de los atributos evaluados en las poblaciones dimórficas.....	18
Morfo rosado (poblaciones dimórficas).....	19
Morfo blanco.....	20
<i>Variación morfológica entre poblaciones y entre morfos</i> .....	21
Estatura.....	23
Número de ramas.....	25
Biomasa.....	28
Asignación de recursos a la raíz (relación entre biomasa vegetativa y radicular).....	30
Esfuerzo reproductivo (número de unidades reproductivas por individuo).....	32
Éxito reproductivo.....	34
Longitud y peso de los aquenios.....	36
<i>Adecuación relativa de los morfos florales en C. bipinnatus</i> .....	39
DISCUSIÓN	41
CONCLUSIONES	47
LITERATURA CITADA	48
Apéndice I	53
Apéndice II	60
Apéndice III	64

## RESUMEN

Los polimorfismos pueden ser de importancia ecológica y evolutiva para las poblaciones al representar opciones para enfrentar los cambios en el medio, o simplemente conformar variedades neutras. Los polimorfismos, además, son herramientas útiles en el estudio de las adaptaciones, y de la relación entre el genotipo y el ambiente de los organismos.

En este trabajo presento un panorama de la variación morfológica asociada al polimorfismo en el color floral de *Cosmos bipinnatus* (Cav.) (Asteraceae: Heliantheae). En la gran mayoría de las poblaciones naturales los individuos de esta especie exhiben inflorescencias con flores liguladas de color rosado liláceo, sin embargo, en algunas poblaciones es posible encontrar escasos individuos con flores liguladas de color blanco a una frecuencia promedio de 0.02. Para evaluar la existencia de alguna asociación entre este polimorfismo floral y la variación morfológica medí atributos relacionados con el vigor, y la capacidad reproductiva, en los individuos de tres poblaciones dimórficas y una monomórfica. Con los atributos reproductivos calculé un estimador que me permitió comparar los valores de adecuación relativos que pueden alcanzar los morfos florales en las tres poblaciones dimórficas.

La evidencia expuesta indica que la frecuencia del morfo blanco en las poblaciones dimórficas es muy baja (no mayor al 0.5%), y que es menor en las poblaciones más densas.

Los análisis de varianza entre poblaciones indican que la variación en los atributos morfológicos evaluados muy probablemente esté restringida o influida por la variación en los factores ambientales bióticos y abióticos. Esta variación ambiental podría estar ejerciendo una influencia importante sobre la capacidad de desarrollo de las plantas de los diferentes morfos, afectando por esta vía, su eficacia biológica. En dos de las tres poblaciones dimórficas de estudio, las plantas con flores liguladas de color rosado son más robustas y exhiben una capacidad y éxito reproductivos mayores, logrando valores de adecuación relativa mayores respecto al morfo blanco, que alcanza cerca de un tercio de su adecuación. En la tercera población (Cuautlancingo, Puebla), donde las plantas del morfo blanco son más robustas, y a pesar de que no se detectaron diferencias significativas en esfuerzo ni éxito reproductivo entre morfos, la adecuación del morfo rosado representa el 80% de la alcanzada por el blanco.

## INTRODUCCIÓN

La variación es inherente a los seres vivos y constituye el material imprescindible de la evolución. La variación que observamos en los organismos es reflejo de la variabilidad genética subyacente y su interacción con el ambiente, y conforma la riqueza de posibilidades que permiten que las poblaciones se transformen o no en respuesta a la variabilidad del ambiente.

Dependiendo de la complejidad genética que dicta la expresión de las características de los organismos, estas se pueden manifestar en forma de variación de tipo continuo o discontinuo. La variación discontinua, generalmente determinada por uno o pocos loci, se expresa en el fenotipo en formas discretas de cualquier atributo, claramente distinguibles entre sí, llamadas *morfos*, y una población que posee más de un morfo para un carácter, se denomina *polimórfica* (Dobzhansky *et al.* 1977, Ayala y Kiger 1984, Futuyma 1998, Griffiths *et al.* 2000).

A mediados del siglo pasado, Ford y Huxley definieron el *polimorfismo* como la presencia de varias formas marcadamente diferentes, de un carácter, dependientes de dos o más alelos. Estas formas se expresan como bimodalidad o multimodalidad en una distribución de frecuencias, y además, el (los) alelo(s) menos abundante(s) presenta(n) una frecuencia suficientemente alta para no ser debida a mutación recurrente (Huxley 1943, Wright 1968, Ford 1971), frecuencia que por convención se ha establecido, en un principio, en un valor mayor a 0.05 (Wright 1968), y más recientemente, a 0.01 (Futuyma 1998).

Una definición más actualizada de *polimorfismo*, es propuesta por Futuyma (1998), como la presencia de dos o más fenotipos discretos y diferentes, determinados genéticamente dentro de una población con individuos que se entrecruzan (población mendeliana). Quien además aclara que por extensión, este término también se utiliza para referirse a la presencia de dos o más alelos en una población en *loci polimórficos*, independientemente de sus efectos fenotípicos.

Wright, en su trabajo *Evolution and the genetics of populations* (1968) distingue entre polimorfismos somáticos, perceptibles a nuestros sentidos, y polimorfismos moleculares o genéticos. La relevancia de los polimorfismos somáticos reside en que son especialmente favorables para el estudio de la variación genética. Sin embargo, aunque probablemente son de mayor significado evolutivo que las mutaciones letales o altamente deletéreas, tienen menor significado evolutivo para la evolución morfológica que los aspectos genéticos de la variación cuantitativa (continua), y menor para la evolución fisiológica que las aloenzimas polimórficas.

Esto es debido a que, aunque los polimorfismos somáticos pueden representar una alternativa para la resolución de algún problema ambiental trascendente para la sobrevivencia o fecundidad de la especie, por lo general, no mejoran la adecuación de los individuos o simplemente no la modifican (i. e., son neutros).

A partir de la década de 1940, el estudio de diversos casos de polimorfismo encontrados en poblaciones naturales condujo a la conclusión de que muchos están sujetos a algún grado de selección, de forma que ni la mutación recurrente, ni la deriva génica pueden explicar estas formas de variación (Futuyma 1998). En este sentido, Ford (1971) planteó que el polimorfismo podía explicarse por (1) la presencia de genes mantenidos por el balance de fuerzas evolutivas en las poblaciones, o (2) por genes que al dispersarse en estas desplazan a sus alelomorfos.

En el primer caso, dos o más formas (morfos) de una especie permanecen en proporciones óptimas, y una desviación de este equilibrio en cualquier dirección constituye una desventaja (Ford 1971), constituyendo un polimorfismo de tipo *balanceado* (o estable, Griffiths *et al.* 2000). En el segundo, la dispersión de un gen ventajoso continuaría hasta desplazar a su aleomorfo (Ford 1971), el cual puede ser mantenido únicamente por mutación recurrente, ocasionando un polimorfismo *transitorio* (inestable, Griffiths *et al.* 2000).

Una vez originado el polimorfismo en un atributo cualquiera, puede ser eliminado por selección natural o mantenido por eventos evolutivos como selección a favor de los heterocigotos, selección dependiente de la frecuencia, o selección variable. En el primer caso (ventaja del heterócigo, sobredominancia o heterosis), la selección puede conducir a un polimorfismo estable cuando el heterócigo expresa un valor de adecuación mayor al de ambos homócigos, de tal forma que las frecuencias alélicas y genotípicas de equilibrio dependen del balance en la adecuación de los dos homócigos (Ayala y Kiger 1984, Futuyma 1998). Alternativamente, según Ayala y Kiger (1984), la selección contra los heterocigotos puede tener también un punto de equilibrio polimórfico inestable que conduciría a un polimorfismo transitorio.

En un proceso de selección inversamente dependiente de la frecuencia, la adecuación de los morfos depende de su frecuencia en la población (i.e. mayor eficacia cuando un morfo es raro y eficacia menor cuando es común), y como resultado, independientemente de las frecuencias iniciales, estas cambian bajo presión de selección hacia un valor de equilibrio estable (Ayala y Kiger 1984, Futuyma 1998).

Finalmente, una población reproductiva puede ser sujeto de un evento de selección variable cuando un ambiente fluctuante favorece diferentes morfos en diferentes momentos, o cuando diferentes morfos son más aptos en diversos microhábitats que proveen variación espacial (Ayala y Kiger 1984, Futuyma 1998). La fluctuación temporal (Futuyma 1998) en el ambiente puede desacelerar la tasa a la que uno u otro alelo que codifica para cierto morfo se acerca a la fijación, pero por lo general, no mantiene todos los alelos indefinidamente (generando un polimorfismo transitorio) a menos que la adecuación del heterócigo, promediada por las condiciones variables, exceda la de ambos homócigos (originando un polimorfismo estable).

Respecto al resultado final del establecimiento del polimorfismo en las poblaciones, Wright (1968) sostiene que al menos los polimorfismos somáticos más complejos podrían ser considerados adaptaciones que representan "productos finales especiales de la evolución, que proporcionan versatilidad para afrontar ambientes heterogéneos ", y como tales, "frecuentemente consisten de un gran número de combinaciones alélicas en loci diferentes estrechamente ligados con efectos relacionados funcionalmente". Por lo tanto, si un morfo constituye una alternativa viable respecto al morfo previo o más común, que permita responder a cierta variación en el medio, o a condiciones que podrían originar una reducción en la supervivencia, el desarrollo o la reproducción, entonces puede representar una adaptación para asegurar o incluso mejorar la continuidad de la población. La diferencia en los valores de adecuación de los distintos morfos será entonces sometida a un proceso de selección como los arriba mencionados, estableciéndose como resultado un polimorfismo de tipo estable (en el caso de que las condiciones ambientales varíen cíclicamente, por ejemplo) o transitorio (en caso de que la nueva variedad vaya a sustituir a la anterior).

El polimorfismo en el color floral, bastante común en las poblaciones naturales de diversas especies, tiene una base genética clara en la mayoría de los casos (Hannan 1981, Holton y Cornish 1995, Mol *et al.* 1998, Schemske y Bradshaw 1999, Comba *et al.* 2000, Clegg y Durbin 2000). Debido a la facilidad con que este atributo puede ser percibido a distancia por los polinizadores, muchos investigadores han pensado en la posibilidad de que represente un papel importante en el éxito reproductivo de las plantas a través del establecimiento de un comportamiento de polinización selectiva modificando la fecundidad, las tasas de entrecruzamiento (recombinación) y el flujo polínico, lo que se podría traducir en variación en la adecuación y evolución morfológica en estas poblaciones.

En consecuencia, en varios estudios se ha evaluado la capacidad de percibir y discriminar de diversos grupos de polinizadores entre variantes florales al interior de poblaciones naturales y artificiales, y se ha encontrado que himenópteros de los géneros *Apis* y *Bombus*, varios géneros de lepidópteros, coleópteros, e incluso algunos dípteros (sífidos) poseen visión del color y pueden discriminar entre colores florales, y en algunos de ellos se han observado comportamientos selectivos, incluyendo constancia, por algunos colores o matices (Levin 1969, Levin y Kerster 1970, Levin 1972a y 1972b, Proctor y Yeo 1973, Kay 1978, Kevan 1978, Mogford 1978, Waser y Price 1981, Brown y Clegg 1984, Stanton *et al.* 1989).

El impacto evolutivo de la preferencia que algunos polinizadores exhiben por ciertos colores puede variar en función del grado en que la especie en cuestión depende de aquellos para su reproducción. Probablemente este sea mayor en especies obligadamente xenógamas (totalmente dependientes de los vectores de polen) en las que el establecimiento de un comportamiento selectivo definirá la frecuencia relativa de los morfos florales de una población, influyendo de esta forma sobre la estructura genética de la población. En estas circunstancias, cualquier mecanismo que modifique o incremente los niveles de polinización cruzada podría ser ventajoso (Levin 1972a, Hannan 1981, Grant 1994).

En una especie autocompatible, un morfo seleccionado en contra por los polinizadores bajo ciertas circunstancias, puede mantenerse en la población por medio de la autofecundación. Sin embargo, esta ventaja se puede ver limitada por el incremento en la probabilidad de homocigos en la progenie con alelos letales o deletéreos (carga genética) (Chang y Rausher 1999, Eguiarte *et al.* 1999), por este proceso, el ligamiento del color floral con otros atributos morfológicos o fisiológicos adaptativos, puede conferir una desventaja selectiva (Levin 1972b, Hannan 1981, Waser y Price 1981, Burdon *et al.* 1983, Brown y Clegg 1984, Levin y Brack 1995).

De esta forma, los polimorfismos de color en las flores pueden ser afectados o mantenidos por mecanismos que dependen del comportamiento de los polinizadores, dependiendo de la forma, dimensión y dirección de este comportamiento (Levin 1969, Levin y Kerster 1970, Kay 1978, Levin 1972a, 1972b y 1985, Epperson y Clegg 1987a, Stanton *et al.* 1989, Comba *et al.* 2000, Gigord *et al.* 2001). Estudios con la finalidad de evaluar estos procesos se han realizado a la fecha (Apéndice I, tabla 1) en especies como *Clarkia xantiana*, Onagraceae (Moore y Lewis 1965), *Phlox drummondii* y *P. glaberrima*, Polemoniaceae (Levin 1969, 1970, 1972a y 1985,

Levin y Brack 1995), *Lupinus nanus*, Leguminosae (Harding 1970, Horovitz y Harding 1972), *Raphanus raphanistrum* y *R. sativus* Cruciferae (Kay 1978, Stanton 1987, Stanton *et al.* 1989), *Cirsium palustre*, Asteraceae (Mogford 1978), *Platystemon californicus*, Papaveraceae (Hannan 1981), *Delphinium nelsonii*, Ranunculaceae (Waser y Price 1981), *Echium plantagineum*, Boraginaceae (Burdon *et al.* 1983), *Ipomoea purpurea*, Convolvulaceae (Brown y Clegg 1984, Schoen *et al.* 1984, Schoen y Clegg 1985, Epperson y Clegg 1987a, Clegg y Durbin 2000), *Datura stramonium*, Solanaceae (Motten y Antonovics 1992), *Anthirrinum majus*, Scrophulariaceae (Comba *et al.* 2000), *Dactylorrhiza sambucina*, Orchidaceae (Gigord *et al.* 2001) y *Linanthus parryae*, Polemoniaceae (Schemske y Bierzychudek 2001).

Entre las especies vegetales en las que se ha encontrado evidencia de que la actividad de los polinizadores podría influir en el mantenimiento del polimorfismo en el color floral, se pueden citar las tres especies de *Phlox* estudiadas por Levin (Levin 1969, 1970, 1972a y 1985; Apéndice I, tabla 1) quien ha demostrado que los polinizadores (lepidópteros) discriminan entre colores y formas de corola, y que en este género el color resulta un aislante etológico efectivo, que regula el flujo génico y reduce la hibridación.

En *Delphinium nelsonii*, Waser y Price (1981; Apéndice I, tabla 1) observaron que la baja frecuencia relativa del morfo blanco es inducida por el comportamiento selectivo en contra ejercido por los polinizadores. Mientras que en *Antirrhinum majus* (Comba *et al.* 2000; Apéndice I, tabla 1) la mutación en dos loci génicos que determinan el color de la corola (*nivea*) y la forma de las células de la epidermis interna (*mixta*), influye en la tasa de visita de los polinizadores como resultado de la disminución en la temperatura floral, que a su vez afecta la cantidad y calidad del néctar, provocando que las flores con células epidérmicas planas y corolas blancas produzcan menor cantidad de frutos.

Más recientemente, Gigord y colaboradores (2001) han encontrado que en la orquídea *Dactylorrhiza sambucina* (Apéndice I, tabla 1) el éxito reproductivo de los morfos de flores amarillas y púrpuras está negativamente correlacionado con la respuesta de los polinizadores a su frecuencia en la población (selección inversamente dependiente de la frecuencia).

Así, tradicionalmente, se ha considerado a los polinizadores como los factores de mayor peso en el mantenimiento de los polimorfismos florales, incluidos los del color en las corolas. Sin embargo, en muchas especies, el comportamiento de los polinizadores no explica por sí solo el mantenimiento de los polimorfismos en este atributo (Irwin *et al.* 2003). A este respecto,

procesos alternativos que expliquen su existencia, incluyen la mutación recurrente (Epperson y Clegg 1987b, Levin y Brack 1995), la ventaja de los heterocigos (Harding 1970, Levin y Brack 1995) y la selección variable en tiempo y espacio (Schemske y Bierzychudek 2001).

Un ejemplo del mantenimiento del polimorfismo en el color floral por ventaja de los heterocigos es el caso de *Lupinus nanus* expuesto por Harding (1970), especie en la que el morfo rosado (resultado de la expresión en homocigosis de un gen recesivo) exhibe una menor capacidad competitiva (menor fertilidad y viabilidad, y mayor mortalidad previa a la floración) frente los heterocigos del morfo azul. En *Echium plantagineum* (Burdon *et al.* 1983) el escaso morfo recesivo de flores blancas registra valores medios de biomasa menores frente a los individuos del morfo púrpura (determinado por un gen dominante), y su frecuencia disminuye al aumentar la densidad poblacional, características ambas que podrían explicarse en parte por la depresión endogámica generada en la progenie generada por autofecundación.

De manera similar, en algunas poblaciones de la variedad de flores rojas de *P. drummondii* (var. *drummondii*, Levin y Brack 1995), se presenta un morfo blanco recesivo (frecuencia del 1%) que posee cierta desventaja selectiva asociada a valores bajos en sobrevivencia y fecundidad relativas, posiblemente vinculados a la menor capacidad competitiva observada en condiciones de alta densidad poblacional. Para los autores, el mantenimiento de este polimorfismo podría ser debido a la mutación o a la ventaja de los heterocigos.

Por otro lado, un ejemplo del mantenimiento por selección variable de un polimorfismo balanceado en el color floral, se deriva de la información reciente acerca de los morfos azul y blanco de *Linanthus parryae* (Schemske y Bierzychudek 2001; Apéndice I, tabla 1), especie en la que el volumen de precipitación anual afecta la producción de semillas relativa de cada morfo, de forma que en años lluviosos los individuos del morfo blanco producen mayor número de semillas, mientras que el morfo azul produce más semillas en los años secos.

Complementando la visión acerca de los factores que pueden mantener los polimorfismos de color en las corolas de las flores, y la influencia que estos tienen en la historia evolutiva de las plantas, recientemente se han desarrollado una serie de trabajos en los que se estudia el papel de los herbívoros en este proceso, (Simms y Bucher 1996, Fineblum y Rausher 1997, Strauss 1997, Irwin *et al.* 2003, Strauss *et al.* 2004).

Al evaluar la influencia que dos loci determinantes del color de la corola en *Ipomoea purpurea* podrían tener sobre el desempeño de los herbívoros de esta especie, Simms y Bucher

(1996) encontraron evidencia de diferencias en la tasa de supervivencia de larvas de *Charidotella bicolor* (Coleoptera: Chrysomelidae) asociadas a la presencia o ausencia de color en las flores (locus *W/w*), de tal manera que las plantas del morfo blanco son más resistentes a esta especie. Adicionalmente, la tasa de crecimiento de *Deloyala guttata* asociada a la interacción entre la intensidad del color de la corola (locus *I/i*) y la familia, sugiere al parecer de los autores que "los efectos pleiotrópicos de los alelos en este locus sobre la herbivoría se ven influidos por el trasfondo genético en que se expresan", abriendo la posibilidad de que la selección ejercida por los herbívoros influya sobre el polimorfismo de color floral de *I. purpurea* en algunas poblaciones.

Posteriormente, Fineblum y Rausher (1997) analizaron con mayor detalle la susceptibilidad de el morfo blanco de *I. purpurea* (locus *W/w*) al ataque por enemigos naturales, encontrando poca evidencia de resistencia del morfo blanco a herbívoros que se alimentan de las cápsulas, sin obtener una conclusión distinta de la previamente propuesta por Simms y Bucher (1996) en el sentido de que los efectos pleiotrópicos de este alelo podrían verse afectados por la interacción genética con otros loci.

Otra especie donde se ha evaluado de una manera integradora la influencia e interacción de los polinizadores y los herbívoros, es *Raphanus sativus* (una especie autoincompatible). En una primera aproximación, Stanton (1987) demostró que las abejas, polinizadores responsables del 90% de las visitas, prefieren los morfos carentes de antocianinas (blanco y amarillo) sobre los morfos con antocianinas (rosado y bronce), mientras que los sírfidos, más escasos y menos eficientes, que representan una proporción notablemente menor de los visitantes mostraron preferencia por el morfo rosado.

Posteriormente, Irwin y colaboradores (2003) demostraron la existencia de un sesgo en la preferencia y desempeño que los herbívoros de *R. sativus* exhiben respecto a los morfos de color floral, abriendo la posibilidad de que los herbívoros ejerzan un efecto que genere un balance en sentido contrario a la selección direccional (o modificar su dirección) inducida por los polinizadores, manteniendo de esta forma ambos tipos de morfos (con o sin antocianinas) en la población. La evidencia presentada en este trabajo indica preferencia y un mejor desempeño de algunos grupos de herbívoros (excepto lepidópteros) por plantas en floración de los morfos blanco y amarillo (carentes de antocianinas).

En el último trabajo realizado por Strauss *et al.* (2004) se presenta evidencia de la ausencia de diferencias en las defensas constitutivas contra la acción de los herbívoros asociadas al polimorfismo en el color floral en *R. sativus*, pero también de una mayor capacidad de inducción de compuestos de defensa como respuesta a la herbívora en los morfos rosado y bronce, que son seleccionados en contra por los principales polinizadores de esta especie. Adicional a esta información, la evaluación del desempeño de un herbívoro generalista en un estudio previo, aseguran las autoras, permite postular que además de la posible relación pleiotrópica entre la ruta metabólica de los glucosinolatos que actúan como defensas químicas en contra de la herbivoría, los morfos de color floral podrían además diferir en constitución nutritiva, lo que explicaría el mejor desempeño de algunos herbívoros en morfos de color floral que contienen antocianinas.

En los últimos años ha aumentado la información sobre los posibles efectos pleiotrópicos de la ruta biosintética de los flavonoides que culmina en la producción de antocianinas, pigmentos que producen colores rosado a púrpura en las flores (al igual que en frutos y tejidos vegetales) (Strack 1997, Durbin *et al.* 2003). Las ramas laterales de esta ruta metabólica además de conducir a la síntesis de flavonoles y compuestos importantes en la defensa vegetal contra herbívoros y patógenos, influyen en otras importantes funciones asociadas con la viabilidad del polen, interacción microbiana y protección contra rayos UV (Mo *et al.* 1992, Strack 1997, Mol *et al.* 1998, Clegg y Durbin 2000, Durbin *et al.* 2003). Muchos genes reguladores y los seis genes estructurales básicos responsables de la síntesis de antocianinas, al parecer comunes a todas las angiospermas, han sido identificados y caracterizados en *Antirrhinum*, *Arabidopsis*, *Petunia*, *Ipomoea* y *Zea* (Mol *et al.* 1998, Rausher *et al.* 1999, Durbin *et al.* 2003), y cada estudio realizado en este sentido hasta ahora confirma la universalidad y conservación de la estructura básica de ramificación de esta ruta en especies vegetales ampliamente divergentes, especialmente en angiospermas (Fineblum y Rausher 1997).

Fineblum y Rausher (1997) sugieren que debido a la conexión dinámica entre la producción de compuestos defensivos y de pigmentos, una mutación, un cambio en la cadena de transcripción o en un gen regulador en la ruta biosintética de los flavonoides, además de influir sobre la selección ejercida tanto por polinizadores como por enemigos naturales, podría tener importantes efectos en la ecología y fisiología vegetales, afectando la capacidad competitiva de

las plantas, su sobrevivencia y fertilidad, y por tanto, su adecuación (Fineblum y Rausher 1997, Mol *et al.* 1998, Durbin *et al.* 2003).

De esta forma, la interacción entre la ruta metabólica de los flavonoides y la expresión del color de las flores, sumadas con el ligamiento a otros caracteres que pudiesen afectar la sobrevivencia o la fecundidad de diferentes morfos de color floral, podrían entonces ejercer un efecto relevante no sólo en el mantenimiento de los polimorfismos del color de las flores, sino en la adecuación de las poblaciones.

Un tipo particular de polimorfismo del color floral, que consiste en la presencia predominante de un color de corola brillante, junto con escasos individuos de flores blancas en algunas poblaciones, se ha reportado en especies como *Delphinium nelsonii* (Waser y Price 1981), *Echium plantagineum* (Burdon *et al.* 1983), *Phlox drumondii* (Levin 1969, 1970, Levin y Brack 1995), e *Ipomoea purpurea* (Schoen *et al.* 1984, Schoen y Clegg 1985, Epperson y Clegg 1987a, Clegg y Durbin 2000) (Apéndice I, tabla 1).

Este tipo de polimorfismo es característico de *Cosmos bipinnatus* (Cav.) (Asteraceae:Heliantheae) una hierba ruderal anual, originaria de México y con distribución amplia, desde Durango y Sonora en el Norte, hasta Oaxaca y Chiapas en el Sur (Alvarado 2002). La mayoría de las poblaciones naturales de esta especie están constituidas por individuos con lígulas de color rosado liláceo y en algunas pocas poblaciones es posible encontrar escasos individuos con lígulas blancas.

En visitas previas realizadas a poblaciones dimórficas de esta especie, se observó que los individuos del morfo blanco eran en apariencia de menor talla que su contraparte más común. Hasta la fecha no se han reportado estudios que involucren el polimorfismo en el color floral en esta especie y se desconoce si en este caso influye de alguna manera sobre la adecuación de los morfos o las poblaciones de esta especie. Ryu y Cho (1996) han reportado que el color de las flores liguladas en esta especie es determinado por dos loci (C e I), donde el color rosado se expresa en los individuos con al menos un alelo dominante en el locus C, y el blanco es la expresión del homócigo recesivo para este locus (el locus I determina la intensidad del color).

Por lo anterior, con el objetivo de proporcionar un panorama general del desempeño de los individuos de los diferentes morfos y determinar si el polimorfismo en el color floral de *C. bipinnatus* está asociado de alguna manera con la variación en otros atributos, examiné algunos aspectos de la variación morfológica relacionados con el crecimiento o vigor (estatura de los

individuos, número de ramas, biomasa, asignación vegetativa/radicular, peso y longitud de los achenios), el esfuerzo reproductivo (número de unidades reproductoras por individuo), y el éxito reproductivo (promedio de achenios producidos por inflorescencia), en individuos de los morfos rosado y blanco pertenecientes a tres poblaciones dimórficas y una monomórfica (morfo rosado), esta última con la finalidad de comparar el valor medio de los atributos en ausencia del morfo blanco.

## Hipótesis

Si el morfo escaso con flores liguladas de color blanco de *C. bipinnatus* está constituido siempre por individuos menos robustos (de menor talla y que producen una menor proporción de biomasa), y si esta desventaja tiene influencia además, sobre el esfuerzo y el éxito reproductivo de estos, esperaríamos encontrar que las plantas del morfo blanco sean menos vigorosas y que presenten una menor capacidad reproductiva relativa, en comparación con las plantas del morfo rosado.

De existir una asociación entre la coloración de las flores liguladas y la capacidad de desarrollo y reproductiva, es posible que el polimorfismo en el color floral afecte el valor de adecuación en los morfos de *C. bipinnatus*.

Con base en lo anterior, el objetivo general de este trabajo es determinar si el polimorfismo en el color de las flores liguladas de *C. bipinnatus* está asociado a la variación morfológica en atributos relacionados con el vigor, el esfuerzo reproductivo o el éxito reproductivo, y si esta variación afecta la adecuación de los morfos. Para alcanzar este, se han definido los siguientes objetivos particulares:

- Describir de manera cuantitativa la variación morfológica en los morfos de color floral en tres poblaciones dimórficas y una monomórfica.
- Determinar si los individuos pertenecientes a los morfos de color floral en las poblaciones de estudio difieren respecto a cualquier atributo fenotípico, como el vigor (talla, ramificación o biomasa), el esfuerzo reproductivo (promedio de unidades reproductivas), o el éxito reproductivo (producción promedio de achenios).
- Evaluar, por medio de la información obtenida, si la variación en los atributos medidos podría afectar la adecuación de los morfos de color floral en *C. bipinnatus*.

## MÉTODO

### Especie de estudio

*Cosmos bipinnatus* Cav. (Asteraceae: Heliantheae) es una hierba anual que alcanza a medir de 20 cm a 2 m de alto, poco ramificada, con hojas bipinnadas. Las inflorescencias, vistosas, llegan a medir en la antesis de 3 a 8 cm de diámetro (incluyendo las lígulas). La corola de las flores liguladas (8, de hasta 3 cm de longitud) es comúnmente de color rosado violáceo (morfo rosado) y en escasos individuos en pocas poblaciones, de color blanco (morfo blanco, según Montesinos 1985: *C. bipinnatus* var. *albiflorus*); las flores del disco son numerosas y sus corolas tubulares de color amarillo. Los aquenios son más o menos lineales, con un vilano de por lo general 2 o 3 aristas (Cabrera 1985, Montesinos 1985).

Los nombres comunes conocidos son “Girasol morado” y “mirasol”. Esta especie está ampliamente distribuida y es a menudo abundante en las partes bajas y de mediana altitud del Valle de México (2250-2750 msnm), en zonas de pastizal, matorral xerófilo, bosque de *Quercus*, pero sobre todo como maleza ruderal y arvense (Montesinos 1985; Sherf 1955). Fuera del Valle se localiza en los Estados de Aguascalientes, Coahuila, Chiapas, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Veracruz y Zacatecas (Cabrera 1985).

Los aquenios de *C. bipinnatus* germinan con el inicio de la temporada de lluvias en junio y la época de floración es de finales de agosto a mediados de noviembre (Neumann, obs. pers.).

*C. bipinnatus* es una especie altamente autoincompatible. Este carácter está determinado por un locus con múltiples alelos, cuyas relaciones de dominancia entre pares de alelos son difíciles de predecir, y pueden diferir en el polen y en el estilo (Crowe 1954).

### Sitios de estudio

Para evaluar la posible asociación entre el polimorfismo en el color floral y la variación en los atributos morfológicos, escogí tres poblaciones dimórficas en función de la frecuencia relativa de los individuos del morfo blanco, con la idea de que esta fuese representativa (el número total de individuos de cada morfo fuese de cuando menos 30) y lo más alta posible a simple vista, en comparación con las poblaciones circundantes (definidas arbitrariamente por agrupaciones discontinuas en el espacio), de forma que al analizar la variación intrapoblacional no se originara un sesgo por diferencias en el tamaño de la muestra.

Además de las tres poblaciones dimórficas, incluí en el estudio una población monomórfica con el fin de permitir el contraste entre los valores promedio de las poblaciones dimórficas y de una población donde el morfo blanco estuviese ausente.

Dos poblaciones dimórficas se ubican en el Estado de Puebla. Una de ellas delimitada a un predio de cultivo abandonado, en la localidad de Santa Rita a la altura del km. 55 de la carretera libre Puebla - Río Frío. La segunda, está ubicada a la orilla del Periférico de la Ciudad de Puebla, próxima a la desviación hacia Cuautlancingo, en un terreno abandonado que parece haber sido utilizado para el cultivo en fecha más reciente que el anterior, cercano a un tiradero de desperdicios.

La tercera población dimórfica y la población monomórfica, se localizan en el Estado de México en la carretera México - Toluca, la primera de estas corresponde a una población ruderal establecida en el km. 44 sobre el borde de la carretera en lo que correspondería al paso peatonal y, por lo tanto, expuesta a diversos tipos de estrés como pisoteo, ramoneo y fuertes corrientes de viento (a esta población se le denominó Toluca).

Finalmente, la población monomórfica se encuentra en un predio gubernamental dependiente de la SAGARPA en estado de abandono y localizado en el km. 14.5 de la carretera México - Toluca, que muestra indicios de haber sido un campo de juego (con límites y graderías abandonadas) y a la que no hay acceso sin permiso, por lo que probablemente sea la menos sometida a perturbación reciente.

### **Obtención de los datos**

En el mes de septiembre del 2001, con objeto de determinar la densidad de las poblaciones y la frecuencia relativa de cada morfo (en las poblaciones dimórficas), en las poblaciones Santa Rita (P) y Cuautlancingo (C) establecí tres transectos de 100 m y registré el número de individuos y su color floral en cuadros de 1 m<sup>2</sup> cada 5 m, alternados a ambos lados de cada línea. Debido al tamaño tan reducido de la población dimórfica Toluca (T), en esta evalué la densidad y las frecuencias relativas de la población entera.

En todas las poblaciones y durante el mismo periodo de tiempo, con la finalidad de conocer la variación en los atributos relacionados con el vigor y el esfuerzo reproductivo (calculado como el número total de unidades reproductivas en el momento del muestreo: suma

del número de botones, inflorescencias e infrutescencias) en los individuos de ambos morfos, marqué al individuo más cercano a lo largo de los transectos cada 10 metros y registré estatura (cm), número de ramas y de unidades reproductivas por rama en 30 individuos de cada morfo.

Para evaluar la biomasa (g, peso seco) y la proporción de asignación de recursos a la raíz, al final del periodo de floración (octubre a noviembre) colecté cada individuo marcado en las cuatro poblaciones, para secarlos durante 48 horas en estufa a 35° C, posteriormente pesarlos y registrar el peso seco total (g) y peso de la parte vegetativa (g). Para evaluar la asignación de recursos a la raíz calculé el cociente del peso seco de la parte vegetativa (g) entre peso seco de la raíz(g) (calculado como peso seco total(g) - peso seco de la parte vegetativa(g)). Los cocientes de asignación que resultaron igual a cero debido a un peso seco de la raíz tan pequeño que la capacidad de la balanza utilizada para este efecto no alcanzaba a detectar, fueron sustituidos por un valor arbitrario (0.03) menor al valor más pequeño obtenido para este atributo (0.0465), con la finalidad de los análisis no se viesan afectados por la ausencia falsa de información.

Utilicé el número promedio de aquenios producidos por inflorescencia en cada individuo como indicador del éxito reproductivo. Para cuantificar este atributo separé 4 cabezuelas de cada individuo marcado y colectado, y registré el número de aquenios, para después establecer un promedio. De cada una de estas infrutescencias, medí además la longitud (mm) y el peso (mg) de veinte aquenios para obtener el valor promedio por individuo.

Con objeto de determinar si la variación en los atributos morfológicos evaluados ejerce alguna influencia sobre la adecuación, y si su valor relativo es el mismo entre los morfos florales al interior de cada población, utilicé un estimador indirecto que denominé potencial reproductivo. Para calcular este, obtuve el producto del número de unidades reproductivas observadas en el momento del muestreo (esfuerzo reproductivo), por el número promedio de aquenios que cada individuo producía por unidad reproductiva (éxito reproductivo), por individuo por morfo en cada población dimórfica. Para normalizar los valores de adecuación entre morfos dentro de cada población, dividí el valor del morfo más bajo entre el valor del morfo con la adecuación más alta en esa población, de forma que el valor de adecuación más alta se iguala a 1 y el más bajo representa un porcentaje relativo.

## **Análisis estadísticos**

Con la finalidad de determinar la existencia de asociaciones entre los atributos medidos asociados al vigor, la reproducción y el tamaño de las semillas, y compararlas entre morfos en las poblaciones dimórficas, calculé los valores de correlación con el método de Pearson (JMP 1995).

Para evaluar la existencia de diferencias en los atributos evaluados entre poblaciones y entre morfos al interior de las poblaciones realicé análisis de varianza y pruebas de t de Student, y pruebas de comparación múltiple de Tukey-Kramer y así poder identificar las medias grupales que registraban diferencias estadísticamente significativas entre sí (JMP 1995).

Excepto la longitud de los aquenios, las demás variables evaluadas no cumplieron el supuesto de normalidad para todas o para alguna de las poblaciones, por lo que los valores de biomasa, esfuerzo reproductivo y peso de los aquenios fueron transformados logarítmicamente, y los valores de estatura, asignación a la raíz y éxito reproductivo fueron transformados mediante la raíz cuadrada.

En los casos en los que se violaba el supuesto de igualdad de varianzas realicé paralelamente análisis de varianza de Welch y pruebas de t que evalúan la igualdad entre medias, permitiendo la desigualdad de varianzas (JMP 1995). Cuando el valor de los estadísticos correspondientes difería entre las dos clases de pruebas, se reportan los últimos y en el texto se indica el tipo de prueba con que se calculó.

## RESULTADOS

### Frecuencia de los morfos florales y densidad poblacional

A pesar de que para la realización de este estudio y con la finalidad de poder comparar el mismo número de plantas de cada morfo, las poblaciones evaluadas se escogieron por contener la mayor cantidad aparente de individuos del morfo blanco en comparación con las poblaciones circundantes, la frecuencia relativa de los individuos de este morfo en las tres poblaciones dimórficas es baja y no resultó mayor a 0.05 (Tabla 1).

Tabla 1. Densidad poblacional y frecuencia relativa del morfo blanco en las tres poblaciones dimórficas.

	<i>Santa Rita, Puebla.</i> (P)	<i>Cuautlancingo, Puebla.</i> (C)	<i>Toluca, Edo. México.</i> (T)
<i>Densidad poblacional</i> (individuos / m <sup>2</sup> )	33	31.78	9.58
<i>Frecuencia relativa del</i> <i>morfo blanco</i>	0.001	0.005	0.05

Aunque sin duda es necesaria la evaluación de la densidad poblacional y la frecuencia relativa de los morfos en un mayor número de poblaciones para asegurarlo (el número muestreado en este trabajo es pequeño, N=3), se observa que la frecuencia de los individuos con flores liguladas blancas parece disminuir conforme la densidad poblacional aumenta (Figura 1): de manera que en la población dimórfica de Toluca donde la densidad es de 9.58 individuos por metro cuadrado, se registra la frecuencia relativa más alta, de 0.05; mientras que en Cuautlancingo, donde el número de individuos por metro cuadrado mostró un valor de 31.78, y en Santa Rita de 33, se observan tasas de frecuencia más bajas, de 0.005 y 0.001, respectivamente.

### Correlación entre los atributos evaluados

#### *Asociación de los atributos evaluados en las poblaciones dimórficas*

Los coeficientes de correlación obtenidos a partir de la información recabada en las poblaciones de estudio, indican que en *C. bipinnatus* la estatura está asociada positivamente, de

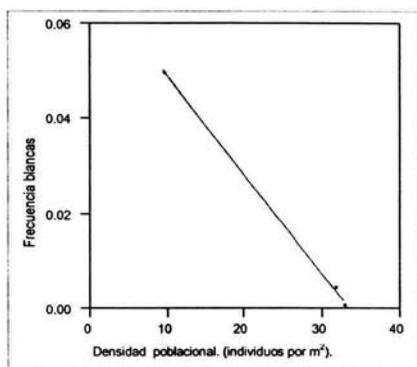


Figura 1. Frecuencia relativa de los individuos del morfo blanco en relación con la densidad poblacional (individuos por m<sup>2</sup>) en tres poblaciones dimórficas de *C. bipinnatus*.

manera importante, con la producción de biomasa ( $r = 0.81$ ,  $gl = 176$ ,  $p = 0.0000$ ) y con el esfuerzo reproductivo ( $r = 0.54$ ,  $gl = 180$ ,  $p = 0.0000$ ), que la producción de biomasa está relacionada de manera importante con el esfuerzo reproductivo ( $r = 0.81$ ,  $gl = 176$ ,  $p = 0.0000$ ) (Apéndice II, tabla 1), y que existe una relación en el mismo sentido entre el éxito reproductivo y la producción de biomasa ( $r = 0.54$ ,  $gl = 153$ ,  $p = 0.0000$ ) y con el esfuerzo reproductivo ( $r = 0.51$ ,  $gl = 153$ ,  $p = 0.0000$ ). Mientras que la longitud de los aquenios está correlacionada positivamente con su peso ( $r = 0.55$ ,  $gl = 153$ ,  $p = 0.0000$ ).

### **Morfo rosado (poblaciones dimórficas)**

En el morfo rosado de Santa Rita se observan correlaciones positivas entre la producción de biomasa, y la estatura ( $r = 0.61$ ,  $gl = 30$ ,  $p = 0.0003$ ), el número de ramas ( $r = 0.50$ ,  $gl = 30$ ,  $p = 0.005$ ), el esfuerzo reproductivo ( $r = 0.85$ ,  $gl = 30$ ,  $p = 0.0000$ ), el éxito reproductivo ( $r = 0.56$ ,  $gl = 27$ ,  $p = 0.002$ ), y el tamaño de los aquenios (peso  $r = 0.63$ ,  $gl = 27$ ,  $p = 0.0004$ ; longitud  $r = 0.56$ ,  $gl = 27$ ,  $p = 0.002$ ). Además, el esfuerzo reproductivo en este morfo está asociado también con la ramificación ( $r = 0.55$ ,  $gl = 30$ ,  $p = 0.001$ ), el éxito reproductivo ( $r = 0.50$ ,  $gl = 27$ ,  $p = 0.008$ ) y el peso de los aquenios ( $r = 0.63$ ,  $gl = 27$ ,  $p = 0.0004$ ). Los dos atributos del tamaño de los aquenios (peso y longitud) muestran una asociación positiva entre sí ( $r = 0.59$ ,  $gl = 27$ ,  $p = 0.001$ ) y respecto a la biomasa (longitud  $r = 0.57$ ,  $gl = 27$ ,  $p = 0.002$ ; peso  $r = 0.63$ ,  $gl = 27$ ,  $p = 0.0004$ ).

En Toluca, la evidencia indica que la producción de biomasa está correlacionada con la estatura ( $r = 0.53$ ,  $gl = 27$ ,  $p = 0.004$ ) y en menor medida con el éxito reproductivo ( $r = 0.48$ ,  $gl = 21$ ,

$p=0.03$ ), y que el esfuerzo reproductivo está asociado de forma positiva con la estatura ( $r= 0.58$ ,  $gI= 29$ ,  $p= 0.001$ ), con la biomasa ( $r= 0.78$ ,  $gI= 27$ ,  $p= 0.0000$ ), y con el éxito reproductivo ( $r= 0.50$ ,  $gI= 21$ ,  $p= 0.02$ ). En este caso también la longitud y el peso de los aquenios están correlacionados entre si ( $r= 0.56$ ,  $gI= 21$ ,  $p= 0.009$ ), pero además, la longitud de los aquenios muestra una asociación pequeña con la proporción de asignación de recursos a la raíz en las plantas madre ( $r= 0.45$ ,  $gI= 21$ ,  $p= 0.04$ ).

En Cuautlancingo, la producción de biomasa en las plantas del morfo rosado está asociada positivamente con su estatura ( $r= 0.92$ ,  $gI= 30$ ,  $p= 0.0000$ ), el número de ramas que producen ( $r= 0.50$ ,  $gI= 30$ ,  $p= 0.005$ ) y con el esfuerzo reproductivo que desarrollan ( $r= 0.91$ ,  $gI= 30$ ,  $p= 0.0000$ ), y que a su vez, este último (esfuerzo) está correlacionado con la estatura ( $r= 0.81$ ,  $gI= 30$ ,  $p= 0.0000$ ) y la ramificación ( $r= 0.51$ ,  $gI= 30$ ,  $p= 0.004$ ).

### ***Morfo blanco***

En Santa Rita, las plantas de lígulas blancas registran valores de correlación positivos entre la estatura y su producción de biomasa ( $r= 0.81$ ,  $gI= 31$ ,  $p= 0.0000$ ), con el esfuerzo reproductivo ( $r= 0.54$ ,  $gI= 31$ ,  $p= 0.001$ ) y el éxito reproductivo ( $r= 0.63$ ,  $gI= 30$ ,  $p= 0.0002$ ); y entre la biomasa con el esfuerzo reproductivo ( $r= 0.80$ ,  $gI= 31$ ,  $p= 0.0000$ ), y el éxito reproductivo ( $r= 0.61$ ,  $gI= 30$ ,  $p= 0.0003$ ).

En las plantas del morfo blanco de Toluca, se observan asociaciones positivas de la estatura con la producción de biomasa ( $r= 0.72$ ,  $gI= 29$ ,  $p= 0.0000$ ), el esfuerzo reproductivo ( $r= 0.69$ ,  $gI= 30$ ,  $p= 0.0000$ ) y el éxito reproductivo ( $r= 0.55$ ,  $gI= 22$ ,  $p= 0.01$ ); de la producción de biomasa con el esfuerzo ( $r= 0.80$ ,  $gI= 29$ ,  $p= 0.0000$ ) y éxito reproductivos ( $r= 0.70$ ,  $gI= 22$ ,  $p= 0.0003$ ); y además, del esfuerzo con éxito reproductivos ( $r= 0.75$ ,  $gI= 22$ ,  $p= 0.0001$ ), y con la proporción de recursos asignados a la raíz ( $r= 0.59$ ,  $gI= 29$ ,  $p= 0.001$ ).

Las plantas de lígulas blancas de Cuautlancingo sólo registran valores de correlación importantes entre la estatura con respecto a la biomasa ( $r= 0.86$ ,  $gI= 29$ ,  $p= 0.0000$ ) y entre el esfuerzo reproductivo con la estatura ( $r= 0.64$ ,  $gI= 30$ ,  $p= 0.0001$ ), con la biomasa ( $r= 0.86$ ,  $gI= 29$ ,  $p= 0.0000$ ), y un valor de correlación bajo de este con el éxito reproductivo ( $r= 0.41$ ,  $gI= 24$ ,  $p= 0.05$ )

### **Variación morfológica entre poblaciones y entre morfos**

Los análisis de varianza realizados por población sugieren que la variación morfológica en los atributos evaluados de *C. bipinnatus*, está influida en gran medida por las condiciones a las que está sujeta cada población (Tabla 2, Figura 2). En la población monomórfica (Tabla 2), por ejemplo, los individuos son en general, más robustos (registraron los valores más altos en estatura, ramificación y producción de biomasa) y alcanzan un esfuerzo y éxito reproductivos mayores en comparación con los individuos en las poblaciones dimórficas.

Mientras que entre las poblaciones dimórficas, se encontraron las plantas con mayor ramificación, y mayor esfuerzo y éxito reproductivos en Santa Rita (Tabla 2, Figura 2). Población en la que el morfo rosado aventaja al blanco en ramificación (Tabla 4, Figura 4), producción de biomasa (Tabla 5, Figura 5), esfuerzo reproductivo (Tabla 7, Figura 7) y éxito reproductivo (Tabla 8, Figura 8), mientras que las plantas del morfo blanco asignan mayor asignación de recursos a la raíz (Tabla 6, Figura 6).

En Cuautlancingo, se encontraron en promedio plantas más altas y que producen mayor cantidad de biomasa con los aquenios más largos y pesados. La producción de biomasa y el esfuerzo reproductivo, sin embargo, son similares a los observados en Santa Rita, pero no la ramificación y el éxito reproductivo, que son menores a los observados en esta población y similares a los de Toluca. Los morfos florales de esta población sólo difieren en la asignación a la raíz, mayor en el morfo rosado (Tabla 6, Figura 6).

En la población dimórfica de Toluca, probablemente la más perturbada, se encontraron las plantas menos altas, con menor ramificación, menor producción de biomasa, y que produjeron los aquenios de menor tamaño de todas las poblaciones evaluadas (Tabla 2, Figura 2). En contraste, el esfuerzo reproductivo en esta población no difiere del observado en las otras poblaciones dimórficas, y su éxito reproductivo poblacional es menor que el observado en Santa Rita, pero similar al de Cuautlancingo. En Toluca las plantas del morfo rosado son más altas (Tabla 3, Figura 3), producen mayor cantidad de biomasa (Tabla 5, Figura 5) y alcanzan un esfuerzo (Tabla 7, Figura 7) y éxito reproductivo (Tabla 8, Figura 8) mayores que las plantas del morfo blanco (estos dos atributos incluso mayores en comparación con Cuautlancingo).

Tabla 2. Valores promedio  $\pm$  desviación estándar para 8 atributos morfológicos evaluados en tres poblaciones dimórficas y una monomórfica de *C. bipinnatus*, y los valores de F correspondientes a ANDEVAs de una vía. Los valores de p en negritas indican diferencias estadísticamente significativas. Los números romanos indican las poblaciones que representan, en orden decreciente, muestras con diferencias estadísticamente significativas en comparación con el resto, según la prueba de Tukey-Kramer (los valores de diferencia de las pruebas correspondientes se encuentran en el Apéndice II).

Atributo	Población			F p	Población	
	Cuautlancingo	Santa Rita	Toluca		Monomórfica	F
	$\mu \pm DE$ Mín - Máx (n)	$\mu \pm DE$ Mín - Máx (n)	$\mu \pm DE$ Mín - Máx (n)		$\mu \pm DE$ Mín - Máx (n)	p
<b>Estatura (cm)</b>	87.11 $\pm$ 0.92 55-131 (60)II	69.08 $\pm$ 1.30 32-115 (61)III	47.48 $\pm$ 1.34 22-101 (59)IV	75.37 <b>&lt;0.0001</b>	123.78 $\pm$ 0.91 67-157 (30)I	116.37 <b>&lt;0.0001</b>
<b>Número de ramas / individuo</b>	1.15 $\pm$ 0.51 1-4 (60)III	2.03 $\pm$ 1.49 1-10 (61)II	1.07 $\pm$ 0.25 1-2 (59)III	19.97 <b>&lt;0.0001</b>	4.27 $\pm$ 6.90 1-22 (30)I	10.85 <b>&lt;0.0001</b>
<b>Biomasa (g)</b>	2.30 $\pm$ 2.10 0.60-11.20 (59)II	1.89 $\pm$ 2.78 0.20-18.00 (61)II	0.61 $\pm$ 3.35 0.10-13.50 (56)III	29.01 <b>&lt;0.0001</b>	9.12 $\pm$ 3.02 2.10-119.80 (30)I	47.60 <b>&lt;0.0001</b>
<b>Asignación de recursos a la raíz</b>	0.18 $\pm$ 0.003 0.10-0.40 (59)	0.18 $\pm$ 0.01 0.03-0.40 (61)	0.14 $\pm$ 0.04 0.03-0.90 (56)	2.91 0.06	0.15 $\pm$ 0.01 0.05-0.34 (30)	1.51 0.22
<b>Número de unidades reproductivas (Esfuerzo)</b>	4.05 $\pm$ 1.92 1-15 (60)II	4.30 $\pm$ 2.32 1-34 (61)II	3.29 $\pm$ 2.25 1-25 (59)II	1.97 0.14	22.06 $\pm$ 2.98 5-243 (30)I	24.32 <b>&lt;0.0001</b>
<b>Producción promedio de achenios (Éxito)</b>	10.04 $\pm$ 1.26 1-33.75 (53)III	17.52 $\pm$ 0.92 3-39.25 (57)II	11.97 $\pm$ 2.11 1-34.75 (43)III	13.72 <b>&lt;0.0001</b>	22.62 $\pm$ 1.50 7.75-49 (30)I	15.11 <b>&lt;0.0001</b>
<b>Longitud achenios (mm)</b>	6.90 $\pm$ 0.76 4.73-9.37 (53)I	6.30 $\pm$ 0.52 5.47-7.42 (57)II	6.24 $\pm$ 0.68 4.42-7.88 (43)II	15.70 <b>&lt;0.0001</b>	5.99 $\pm$ 0.66 4.94-7.41 (30)II	15.20 <b>&lt;0.0001</b>
<b>Peso de los achenios (mg)</b>	8.48 $\pm$ 1.23 4.90-13.33 (53)I	5.18 $\pm$ 1.19 2.88-7.78 (57)II	4.43 $\pm$ 1.31 2.20-8.20 (43)III(≈M)	121.36 <b>&lt;0.0001</b>	4.84 $\pm$ 1.22 2.66-6.48 (30)II	86.24 <b>&lt;0.0001</b>

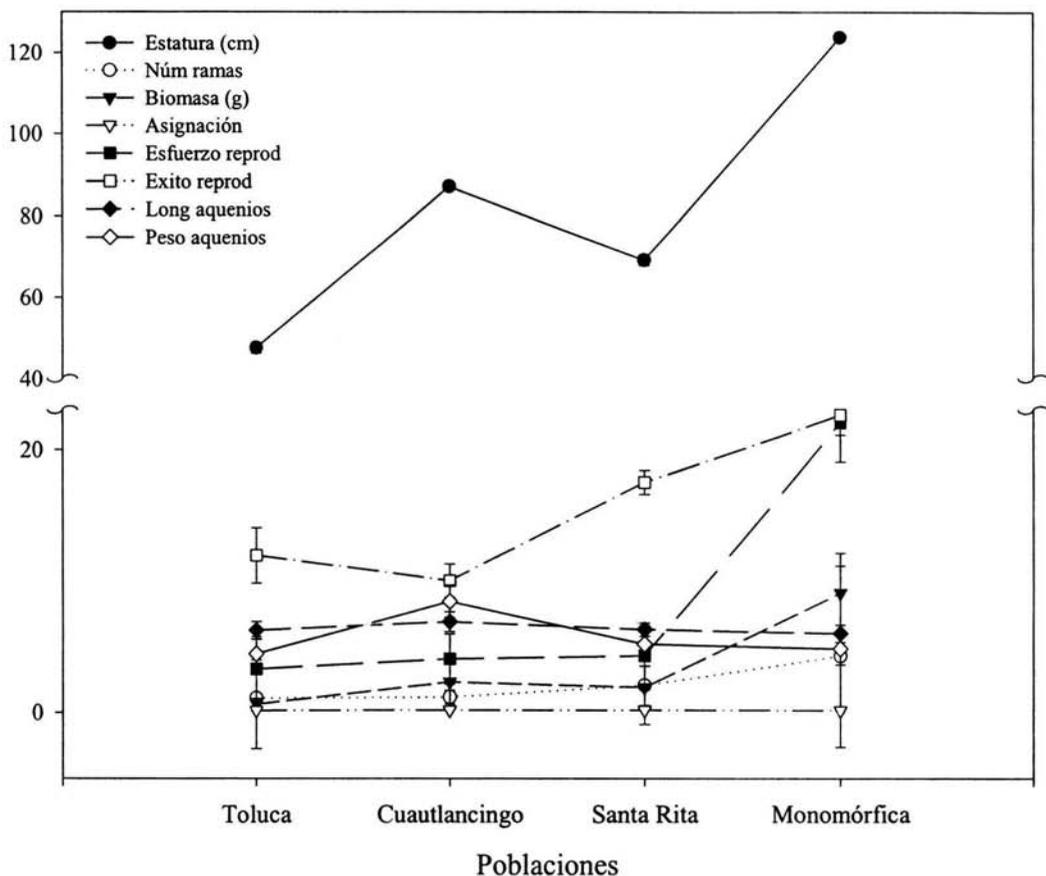


Figura 2. Variación ( $\mu \pm DE$ ) en estatura (cm), número de ramas, biomasa (peso seco, g), asignación de recursos a la raíz, esfuerzo reproductivo (número de unidades reproductivas por individuo), éxito reproductivo (promedio de aquenios producidos por cabezuela), longitud de los aquenios (mm) y peso de los aquenios (mg), en cuatro poblaciones de *C. bipinnatus*.

## **Estatura**

Los individuos de *C. bipinnatus* son hierbas con tallos altos y delgados, que en las poblaciones evaluadas en este trabajo registraron una estatura mínima de 22 cm y máxima de 157 cm con un valor medio de  $74.10 \pm 3.05$  cm. Los análisis de varianza realizados (Tabla 2, Figuras 2 y 3) indican que las tres poblaciones dimórficas alcanzan valores medios de estatura diferentes entre sí ( $R^2=46\%$ ,  $F_{2,177}= 75.37$ ,  $p<0.0001$ ), y respecto a la población monomórfica ( $R^2= 63\%$ ,  $F_{3,206}= 116.37$ ,  $p<0.0001$ ). En la población monomórfica se registró el valor medio de estatura más alto ( $\mu=123.78 \pm 0.91$  cm) y el intervalo de variación más amplio (67 a 157 cm) entre las poblaciones evaluadas (Tabla 2, Figura 2 y 3; Apéndice II: tabla 1).

La población dimórfica que presentó los valores más altos para este atributo fue Cuautlancingo ( $\mu= 87.11 \pm 0.92$  cm), donde la estatura de las plantas varía de 55 a 131 cm. En esta población (Tabla 3), las plantas del morfo blanco presentan un valor medio de estatura más alto ( $\mu=90.55 \pm 0.92$  cm) respecto a las del morfo rosado ( $\mu= 83.74 \pm 0.88$  cm), pero la diferencia no es estadísticamente significativa ( $t= 1.49$ ,  $gl= 58$ ,  $p= 0.14$ ).

En la población de Santa Rita registró un valor medio de estatura de  $69.08 \pm 1.30$  cm. En este caso, el morfo rosado (Tabla 3) presentó una estatura media ( $\mu= 72.48 \pm 1.46$  cm) más alta respecto al morfo blanco ( $\mu= 65.86 \pm 1.11$  cm), pero la diferencia tampoco es de relevancia estadística ( $t= -1.45$ ,  $gl= 57$ ,  $p=0.15$ ). Mientras que en la población de Toluca se encontraron los valores más bajos en estatura de las poblaciones evaluadas ( $\mu= 47.48 \pm 1.34$ ), sin embargo en esta, la diferencia entre el morfo rosado, que posee el valor más alto para este atributo ( $\mu= 55.06 \pm 1.42$  cm), y el morfo blanco ( $\mu= 40.70 \pm 0.76$  cm), es estadísticamente significativa ( $t= -3.83$ ,  $gl= 57$ ,  $p= 0.0003$ ).

Aunque las plantas del morfo rosado desarrollaron en promedio una estatura ligeramente mayor (morfo rosado:  $\mu= 70.10 \pm 1.74$  cm; blanco:  $\mu= 64.10 \pm 2.56$  cm, Tabla 3), la variación es mayor en el morfo blanco (en Cuautlancingo poseen el valor medio de estatura más alto y en Toluca el valor más bajo). La prueba de t modificada (para varianzas diferentes), indica que en general, no hay diferencias estadísticamente significativas en la talla que alcanzan las plantas de los dos morfos florales de *C. bipinnatus* ( $t= 1.68$ ,  $gl= 1/17.31$ ,  $p= 0.09$ ).

Tabla 3. Variación observada ( $\mu \pm DE$ ) en la estatura (cm) de ambos morfos florales en tres poblaciones dimórficas de *C. bipinnatus*, y valores de las pruebas de *t* correspondientes.

<i>Población</i>	<i>Morfo rosado</i> $\mu \pm DE$ Min - Máx	<i>Morfo blanco</i> $\mu \pm DE$ Min - Máx	<i>t (gl)</i> <i>p</i>
<b>Cuautlancingo</b>	83.74 $\pm$ 0.88 56 - 131	90.55 $\pm$ 0.92 55 - 122	1.49 (58) 0.14
<b>Sta. Rita</b>	73.90 $\pm$ 20.26 32 - 115	66.93 $\pm$ 17.26 42 - 104	-1.45 (57) 0.15
<b>Toluca</b>	55.04 $\pm$ 1.42 24 - 101	40.70 $\pm$ 0.76 22 - 82	-3.83 (57) <b>0.0003</b>
<b>Todos los individuos (poblaciones dimórficas)</b>	70.10 $\pm$ 1.74 24-131	64.10 $\pm$ 2.56 22-122	-1.68 (178) 0.09

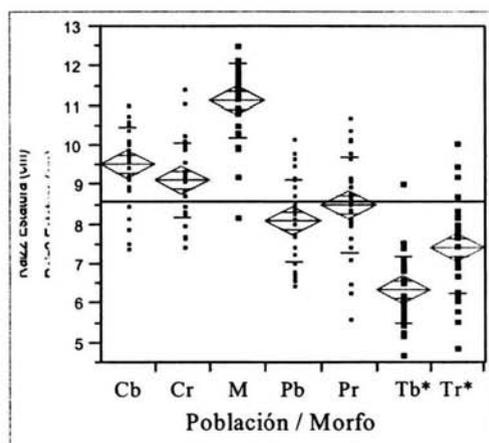


Figura 3. Estatura (cm) registrada en individuos de *C. bipinnatus*, correspondientes a cuatro poblaciones y sus morfos de color floral (Cb: Cuautlancingo, morfo blanco; Cr: Cuautlancingo, morfo rosado; M: población monomórfica; Pb: Santa Rita, morfo blanco; Pr: Santa Rita, morfo rosado; Tb: Toluca, morfo blanco; Tr: Toluca, morfo rosado). Los asteriscos indican la población en la que el valor de la estatura entre morfos es diferente con significancia estadística. La línea transversal en el gráfico representa la media de respuesta total. Los diamantes indican la media grupal (línea media) y los límites (vértices) del intervalo de confianza del 95%. Las líneas exteriores a los diamantes muestran la desviación estándar.

### Número de ramas

En general, los individuos de *C. bipinnatus* desarrollan poca ramificación, característica que se confirma con el valor medio por individuo observado de  $1.83 \pm 2.92$  ramas para todas las poblaciones de estudio (Figura 4), con una variación de 1 a 10 ramas en las poblaciones dimórficas, y de 1 a 22 en la población monomórfica (el valor 1 representa un tallo sin ramificación).

Las plantas en la población monomórfica tienen en promedio más ramas ( $\mu = 4.27 \pm 6.90$ ; Tabla 2, Figuras 2 y 4; Apéndice II: tabla 2) en comparación con las plantas en las poblaciones dimórficas ( $R^2 = 14\%$ ,  $F_{3,206} = 10.85$ ,  $p < 0.0001$ ).

En Santa Rita se encontraron los individuos con mayor ramificación de las poblaciones dimórficas ( $\mu = 2.03 \pm 1.49$ ;  $R^2 = 18\%$ ,  $F_{2,177} = 19.97$ ,  $p < 0.0001$ ; Tabla 2; Apéndice II: tabla 2). En esta, las plantas con lígulas rosadas presentaban mayor número de ramas ( $\mu = 2.43 \pm 1.87$ , Tabla 4) que las de lígulas blancas ( $\mu = 1.64 \pm 0.88$  ramas;  $t = -2.12$ ,  $gI = 59$ ,  $p = 0.04$ ).

Sin embargo, en Cuautlancingo, las plantas del morfo blanco presentaron un número mayor de ramas ( $\mu = 1.23 \pm 0.68$ ) en comparación con el morfo rosado ( $\mu = 1.10 \pm 0.25$ ), pero la diferencia no es significativa ( $t = 1.26$ ,  $gI = 36.94$ ,  $p = 0.22$ ). Mientras que en Toluca todas las plantas registraron poca ramificación, independientemente del morfo al que pertenecen ( $\mu = 1.07 \pm 0.26$ , mín.:1, máx.:2, en ambos casos).

De esta manera, en las poblaciones de estudio, las plantas pertenecientes al morfo rosado presentaron una mayor variación en el número de ramas (Morfo rosado:  $\mu = 1.53 \pm 1.27$ ; blanco:  $\mu = 1.32 \pm 0.70$ ), pero no existen diferencias estadísticamente significativas ( $t = 1.37$ ,  $gI = 135.9$ ,  $p = 0.17$ ; Tabla 4, Figura 4) en el número de ramas que producen las plantas de los morfos florales de esta especie

Tabla 4. Variación observada ( $\mu \pm DE$ ) en el número de ramas en los individuos de ambos morfos florales en tres poblaciones de *C. bipinnatus*, y valores de las pruebas de *t* correspondientes.

<i>Población</i>	<i>Morfo rosado</i> $\mu \pm DE$ Min - Máx	<i>Morfo blanco</i> $\mu \pm DE$ Min - Máx	<i>t (gl)</i> <i>p</i>
<b>Cuautlancingo</b>	1.07 $\pm$ 0.25 1-2	1.23 $\pm$ 0.68 1-4	1.26 (58) 0.23
<b>Sta. Rita</b>	2.43 $\pm$ 1.87 1-10	1.64 $\pm$ 0.88 1-4	-2.12 (59) <b>0.04</b>
<b>Toluca</b>	1.07 $\pm$ 0.26 1-2	1.07 $\pm$ 0.26 1-2	-0.03 (57) 0.97
<b>Todos los individuos (poblaciones dimórficas)</b>	1.53 $\pm$ 1.27 1-10	1.32 $\pm$ 0.70 1-4	1.37 (178) 0.17

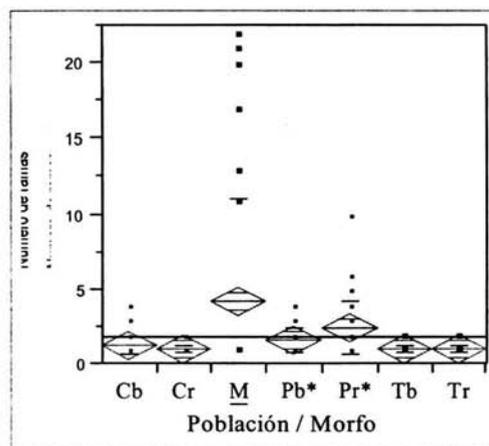


Figura 4. Número de ramas por individuo en los morfos florales de tres poblaciones dimórficas y en una población monomórfica de *C. bipinnatus* (Cb: Cuautlancingo, morfo blanco; Cr: Cuautlancingo, morfo rosado; M: población monomórfica; Pb: Santa Rita, morfo blanco; Pr: Santa Rita, morfo rosado; Tb: Toluca, morfo blanco; Tr: Toluca, morfo rosado). Los asteriscos indican la población en la que el número de ramas entre morfos es diferente con significancia estadística). La línea transversal en el gráfico representa la media de respuesta total. Los diamantes indican la media grupal (línea media) y los límites (vértices) del intervalo de confianza del 95%. Las líneas exteriores a los diamantes muestran la desviación estándar.

## **Biomasa**

La evaluación del peso seco de los individuos colectados en las cuatro poblaciones de estudio muestra que los individuos de *C. bipinnatus* producen una biomasa media de  $1.85 \pm 3.77$ g, que puede fluctuar desde 0.1 g (para el morfo blanco en Toluca) hasta 18.0 g en las poblaciones dimórficas y 199.8 g en la monomórfica (Tabla 2, Figuras 2 y 5).

En la población monomórfica se observó el valor medio de producción de biomasa más alto ( $\mu = 9.12 \pm 3.02$  g) entre las poblaciones evaluadas ( $R^2 = 41\%$ ,  $F_{3,202} = 47.60$ ,  $p < 0.0001$ ; Tabla 2, Figuras 2 y 5; Apéndice II: tabla 3), y en la población de Cuautlancingo se encontró el valor medio de biomasa más alto entre las poblaciones dimórficas ( $\mu = 2.30 \pm 2.10$  g; Tabla 2, Figura 2; Apéndice II: tabla 3). En esta última, el morfo blanco registró valores de biomasa más altos ( $\mu = 2.74 \pm 2.07$  g; Tabla 5, Figura 5) respecto del morfo rosado ( $\mu = 1.93 \pm 2.07$  g); pero no lo suficiente para ser de significancia estadística ( $t = 1.85$ ,  $gl = 57$ ,  $p = 0.07$ ).

En Santa Rita, aunque se observa una producción media de biomasa menor ( $\mu = 1.89 \pm 2.78$  g; Tabla 2, Figura 2), pero el intervalo de variación es más amplio (de 0.20 a 18.0 g) debido a que algunas plantas alcanzan valores más altos. Los valores más altos se registran en plantas del morfo rosado (Tabla 5, Figura 5) con una media de  $2.95 \pm 2.74$  g ( $t = -3.68$ ,  $gl = 59$ ,  $p = 0.0005$ ), mientras que en el morfo blanco las plantas presentaron un peso seco medio de  $1.23 \pm 2.34$  g.

En la población de Toluca se registraron los valores más bajos en peso seco ( $\mu = 0.61 \pm 3.35$  g; Tabla 2, Figura 2). En esta población las plantas del morfo rosado producen también una mayor cantidad de biomasa ( $\mu = 2.13 \pm 3.03$ ) en comparación ( $t = 2.58$ ,  $gl = 28.45$ ,  $p = 0.01$ , para varianzas desiguales) con las de lígulas blancas ( $\mu = 0.59 \pm 0.68$ ; Tabla 5, Figura 5).

La prueba correspondiente, para las plantas de ambos morfos en las tres poblaciones dimórficas, sugiere que las plantas del morfo rosado alcanzan una mayor producción de biomasa ( $\mu = 1.86 \pm 2.88$ ;  $t = -3.23$ ,  $gl = 174$ ,  $p = 0.001$ ) con menor variación, en comparación con el morfo blanco ( $\mu = 1.07 \pm 3.31$ g).

Tabla 5. Variación ( $\mu \pm DE$ ) en la producción de biomasa (peso seco, g) registrada en los morfos de tres poblaciones dimórficas de *C. bipinnatus*, y valores de las pruebas de *t* correspondientes.

<i>Población</i>	<i>Morfo rosado</i>	<i>Morfo blanco</i>	<i>t (gl)</i> <i>p</i>
	$\mu \pm DE$ Min - Máx	$\mu \pm DE$ Min - Máx	
<b>Cuatlancingo</b>	1.93 $\pm$ 2.07 0.6 - 10.2	2.74 $\pm$ 2.07 0.7 - 11.2	1.85 (57) 0.07
<b>Sta. Rita</b>	2.95 $\pm$ 2.74 0.2 - 18	1.23 $\pm$ 2.34 0.3 - 10.7	-3.68 (59) <b>0.0005</b>
<b>Toluca</b>	2.13 $\pm$ 3.03 0.1 - 13.5	0.59 $\pm$ 0.68 0.1 - 3.4	-2.58 (54) <b>0.01</b>
<b>Todos los individuos (poblaciones dimórficas)</b>	1.86 $\pm$ 2.88 0.1-18.20	1.07 $\pm$ 3.31 0.1-11.22	-3.23 (174) <b>0.001</b>

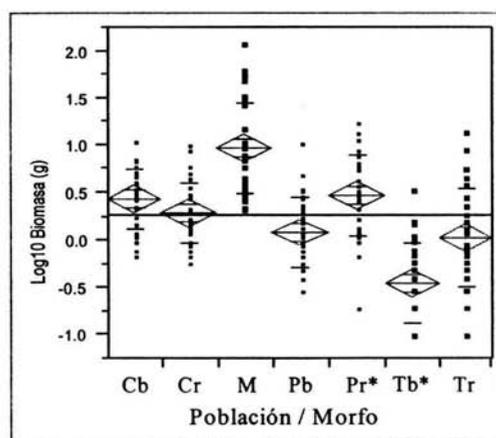


Figura 5. Biomasa (peso seco, g) observada en individuos de *C. bipinnatus* correspondientes a tres poblaciones dimórficas y una monomórfica (Cb: Cuatlancingo, morfo blanco; Cr: Cuatlancingo, morfo rosado; M: población monomórfica; Pb: Santa Rita, morfo blanco; Pr: Santa Rita, morfo rosado; Tb: Toluca, morfo blanco; Tr: Toluca, morfo rosado). Los asteriscos indican las poblaciones en las que la diferencia en la producción de biomasa entre morfos es estadísticamente significativa). La línea transversal en el gráfico representa la media de respuesta total. Los diamantes indican la media grupal (línea media) y los límites (vértices) del intervalo de confianza del 95%. Las líneas exteriores a los diamantes muestran la desviación estándar.

### ***Asignación de recursos a la raíz (relación entre biomasa vegetativa y radicular)***

La proporción media de asignación de recursos a la raíz, calculada como el cociente del peso seco total (g) y el peso seco radicular (g), fue de  $0.18 \pm 0.01$ , y fluctúa desde un valor mínimo  $<0.0465$  (designado por el valor arbitrario 0.03), hasta 0.90 (morfo rosado en Toluca).

Las dos poblaciones localizadas en Puebla: Santa Rita y Cuautlancingo registraron valores medios de asignación a la raíz similares (en Santa Rita,  $\mu = 0.18 \pm 0.01$ ; Cuautlancingo,  $\mu = 0.18 \pm 0.003$ ;  $R^2=3\%$ ,  $F_{2,173} = 2.91$ ,  $p = 0.06$ , Tabla 2). En la población de Santa Rita, las plantas del morfo blanco parecen asignar una mayor cantidad de biomasa a la raíz ( $\mu = 0.23 \pm 0.09$ ;  $t=2.36$ ,  $gI= 59$ ,  $p = 0.02$ ; Tabla 6, Figura 6) que las del morfo rosado ( $\mu = 0.17 \pm 0.06$ ).

En Cuautlancingo, en cambio, el morfo rosado registra un valor medio de asignación más alto ( $\mu = 0.20 \pm 0.06$ ;  $t=2.03$ ,  $gI= 57$ ,  $p = 0.05$ ) respecto al morfo blanco ( $\mu = 0.17 \pm 0.04$ ). De manera similar, en Toluca, el morfo rosado presentó un valor medio de asignación mayor ( $\mu = 0.16 \pm 0.03$ ) que el blanco ( $\mu = 0.13 \pm 0.04$ ), sin embargo en este caso la diferencia no es relevante estadísticamente ( $t = -0.73$ ,  $gI= 54$ ,  $p = 0.47$ ).

No se observan diferencias estadísticamente significativas en la proporción media de asignación de recursos a la raíz, entre los dos morfos de las tres poblaciones dimórficas ( $t=-0.23$ ,  $gI= 174$ ,  $p = 0.82$ ; Tabla 6, Figura 6).

Tabla 6. Variación observada ( $\mu \pm DE$ ) en la asignación de recursos a la raíz (peso seco aéreo (g) / peso seco radicular (g)) de los morfos florales en tres poblaciones dimórficas de *C. bipinnatus*, y valores de las pruebas de *t* correspondientes.

<i>Población</i>	<i>Morfo rosado</i> $\mu \pm DE$ Min - Máx	<i>Morfo blanco</i> $\mu \pm DE$ Min - Máx	<i>t (gl)</i> <i>p</i>
<b>Cuautlancingo</b>	0.20 $\pm$ 0.06 0.1-0.33	0.17 $\pm$ 0.04 0.1-0.25	2.03 (57) <b>0.047</b>
<b>Sta. Rita</b>	0.17 $\pm$ 0.06 0.03-0.3	0.23 $\pm$ 0.09 0.03-0.4	2.36 (59) <b>0.022</b>
<b>Toluca</b>	0.16 $\pm$ 0.03 0.03-0.90	0.13 $\pm$ 0.04 0.03-0.5	-0.73 (54) 0.47
<b>Todos los individuos</b> <i>(poblaciones</i> <i>dimórficas)</i>	0.17 $\pm$ 0.01 0.03-0.90	0.17 $\pm$ 0.02 0.03-0.50	-0.23 (174) 0.82

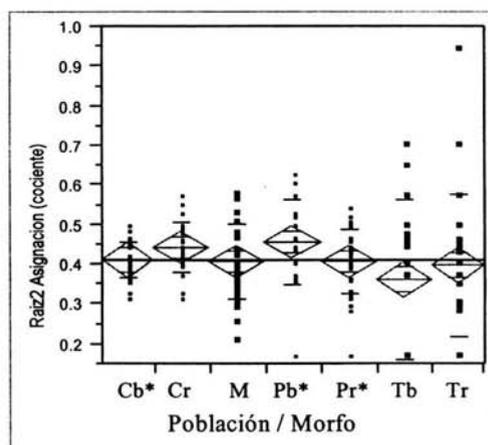


Figura 6. Proporción de asignación de recursos a la raíz (peso seco aéreo (g) / peso seco radicular (g)) en individuos de *C. bipinnatus* observada en tres poblaciones dimórficas y una monomórfica (Cb: Cuautlancingo, morfo blanco; Cr: Cuautlancingo, morfo rosado; M: población monomórfica; Pb: Santa Rita, morfo blanco; Pr: Santa Rita, morfo rosado; Tb: Toluca, morfo blanco; Tr: Toluca, morfo rosado. Los asteriscos indican las poblaciones en que los morfos muestran diferencias estadísticamente significativas). La línea transversal en el gráfico representa la media de respuesta total. Los diamantes indican la media grupal (línea media) y los límites (vértices) del intervalo de confianza del 95%. Las líneas exteriores a los diamantes muestran la desviación estándar.

### ***Esfuerzo reproductivo (número de unidades reproductivas por individuo)***

La información obtenida indica que los individuos de *C. bipinnatus* producen una media de  $1.97 \pm 1.47$  unidades reproductivas (número de botones + inflorescencias + infrutescencias), con una variación de 1 a 5.83 en las poblaciones dimórficas, y que puede alcanzar hasta 243 en la población monomórfica. En esta última, se observó un esfuerzo reproductivo ( $\mu = 22.06 \pm 2.98$ ) que se destaca de manera notable en comparación con las poblaciones dimórficas (Welch  $F_{3,92.3} = 24.32$ ,  $p < 0.0001$ ; Tabla 2, Figuras 2 y 7).

Los valores medios de esfuerzo reproductivo por población entre las poblaciones dimórficas son estadísticamente similares ( $R^2 = 2\%$ ,  $F_{2,177} = 1.97$ ,  $p = 0.14$ , Tabla 2, Figura 2). En Santa Rita, donde se detecta una producción de unidades reproductivas por individuo ( $\mu = 4.30 \pm 2.32$ ) un poco más alta, el morfo rosado ( $\mu = 5.66 \pm 2.35$ ) desarrolló un esfuerzo reproductivo mayor ( $t = -2.62$ ,  $gI = 59$ ,  $p = 0.01$ , Tabla 7, Figura 7) respecto al morfo blanco ( $\mu = 3.30 \pm 2.12$ ). Una tendencia parecida se observó en Toluca, con el esfuerzo reproductivo poblacional medio más bajo ( $\mu = 3.29 \pm 2.25$ ), donde el morfo rosado registró un esfuerzo reproductivo que duplica en magnitud ( $\mu = 6.38 \pm 6.01$ ;  $t = 2.80$ ,  $gI = 57$ ,  $p = 0.008$ ) el alcanzado por el blanco ( $\mu = 3.03 \pm 2.36$ ).

En cambio, en Cuautlancingo ( $\mu = 4.05 \pm 1.92$ ), las plantas con lígulas blancas alcanzaron un esfuerzo reproductivo medio un poco más alto ( $\mu = 4.29 \pm 2.05$ ) respecto al rosado ( $\mu = 3.84 \pm 1.80$ ), sin embargo, esta diferencia no es estadísticamente significativa ( $t = 0.65$ ,  $gI = 58$ ,  $p = 0.51$ ).

La evidencia obtenida, por tanto, sugiere que probablemente las plantas del morfo rosado, en las poblaciones evaluadas, alcanzaron un esfuerzo reproductivo medio mayor ( $\mu = 4.63 \pm 2.15$ ) frente a las del blanco ( $\mu = 3.23 \pm 2.17$ ;  $t = -3.19$ ,  $gI = 178$ ,  $p = 0.002$ , Tabla 7, Figura 7).

Tabla 7. Variación observada ( $\mu \pm DE$ ) en el esfuerzo reproductivo (número de unidades reproductivas = número de botones + inflorescencias + infrutescencias) de ambos morfos florales en tres poblaciones de *C. bipinnatus*, y valores de las pruebas de *t* correspondientes.

<i>Población</i>	<i>Morfo rosado</i> $\mu \pm DE$ Min - Máx	<i>Morfo blanco</i> $\mu \pm DE$ Min - Máx	<i>t (GL)</i> <i>p</i>
<b>Cuatlancingo</b>	3.84 $\pm$ 1.80 2-15	4.29 $\pm$ 2.05 1-14	0.65 (51) 0.51
<b>Sta. Rita</b>	5.66 $\pm$ 2.35 1-34	3.30 $\pm$ 2.12 1-14	-2.62 (59) <b>0.01</b>
<b>Toluca</b>	6.38 $\pm$ 6.01 1-25	3.03 $\pm$ 2.36 1-11	2.80 (57) <b>0.008</b>
<b>Todos los individuos</b> <i>(poblaciones</i> <i>dimórficas)</i>	4.63 $\pm$ 2.15 1-34	3.23 $\pm$ 2.17 1-14	5.92 (178) <b>&lt;0.0001</b>

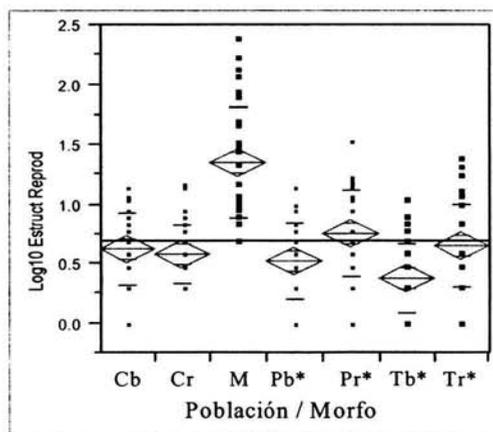


Figura 7. Esfuerzo reproductivo (número de unidades reproductivas = número de botones + inflorescencias + infrutescencias) por individuo en tres poblaciones dimórficas y una monomórfica de *C. bipinnatus* (Cb: Cuatlancingo, morfo blanco; Cr: Cuatlancingo, morfo rosado; M: población monomórfica; Pb: Santa Rita, morfo blanco; Pr: Santa Rita, morfo rosado; Tb: Toluca, morfo blanco; Tr: Toluca, morfo rosado. Los asteriscos indican las poblaciones en las que la diferencia en el esfuerzo reproductivo entre morfos es estadísticamente significativa). La línea transversal en el gráfico representa la media de respuesta total. Los diamantes indican la media grupal (línea media) y los límites (vértices) del intervalo de confianza del 95%. Las líneas exteriores a los diamantes muestran la desviación estándar.

### ***Éxito reproductivo***

En las poblaciones dimórficas evaluadas en este estudio se registró una producción promedio de  $13.25 \pm 1.55$  aquenios por cabezuela, alcanzando como mínimo un aquenio por cabezuela y un máximo de 39.25, y un máximo de 49 en la monomórfica (Tabla 2). En esta última se detectó una producción mayor de aquenios por inflorescencia ( $\mu = 22.62 \pm 1.50$ ; Welch  $F_{3,82.25} = 15.11$ ,  $p < 0.0001$ ; Tabla 2, Figuras 2 y 8), en comparación con las tres poblaciones dimórficas.

Entre las poblaciones dimórficas, el éxito reproductivo más alto se observó en Santa Rita, ( $\mu = 17.52 \pm 0.92$ ; Welch  $F_{2,90.18} = 13.72$ ,  $p < 0.0001$ ), donde las plantas con lígulas rosadas alcanzaron una producción promedio de  $20.61 \pm 0.67$  aquenios por cabezuela (Tabla 8, Figura 8) mayor ( $t = -2.81$ ,  $gl = 55$ ,  $p = 0.007$ ) en comparación con el morfo blanco ( $14.95 \pm 0.95$  aquenios).

En Toluca, la producción promedio fue de  $11.97 \pm 2.11$  aquenios, y al igual que en la población anterior, el morfo rosado desarrolló un éxito reproductivo más alto ( $\mu = 18.19 \pm 1.29$ ;  $t = -4.20$ ,  $gl = 41$ ,  $p = 0.0001$ ), respecto al morfo blanco ( $\mu = 7.24$ , 1.72).

En contraste, en Cuautlancingo, donde la producción poblacional promedio de aquenios fue menor ( $\mu = 10.04 \pm 1.26$ , Tabla 2), el morfo blanco alcanzó un rendimiento reproductivo mayor ( $\mu = 10.76 \pm 1.17$ ) en comparación con el morfo rosado ( $\mu = 9.45 \pm 1.35$ ), pero esta diferencia no es lo suficientemente amplia para ser de importancia estadística ( $t = 0.65$ ,  $gl = 51$ ,  $p = 0.52$ ).

Al comparar los valores de éxito reproductivo en las plantas de los dos morfos pertenecientes a las tres poblaciones dimórficas, se observa que las plantas con lígulas rosadas alcanzaron un éxito reproductivo mayor ( $\mu = 15.32 \pm 1.50$  aquenios por cabezuela;  $t = -2.92$ ,  $gl = 151$ ,  $p = 0.004$ ) respecto a los individuos con lígulas blancas ( $\mu = 11.16 \pm 1.45$  aquenios por cabezuela; Tabla 8).

Tabla 8. Variación observada ( $\mu \pm DE$ ) en el éxito reproductivo (producción promedio de achenios por cabezuela / individuo) en los morfos de tres poblaciones dimórficas de *C. bipinnatus*, y valores de las pruebas de *t* correspondientes.

<i>Población</i>	<i>Morfo rosado</i> $\mu \pm DE$ Min - Máx	<i>Morfo blanco</i> $\mu \pm DE$ Min - Máx	<i>t (gl)</i> <i>p</i>
<b>Cuatlancingo</b>	9.45 $\pm$ 1.35 1 - 29.25	10.76 $\pm$ 1.17 1 - 33.75	0.65 (51) 0.52
<b>Sta. Rita</b>	20.61 $\pm$ 0.67 10.50 - 37.25	14.95 $\pm$ 0.95 3 - 39.25	-2.81 (55) <b>0.007</b>
<b>Toluca</b>	18.19 $\pm$ 1.29 1 - 34.75	7.24 $\pm$ 1.72 1 - 27.75	-4.20 (41) <b>0.0001</b>
<b>Todos los individuos</b> <i>(poblaciones</i> <i>dimórficas)</i>	15.32 $\pm$ 1.50 1-37.25	11.16 $\pm$ 1.45 1-39.25	-2.92 (151) <b>0.004</b>

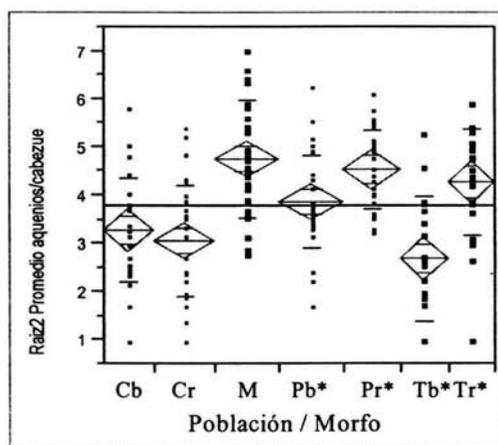


Figura 8. Éxito reproductivo (producción promedio de achenios por cabezuela / individuo) en los morfos de tres poblaciones dimórficas y en una población monomórfica de *C. bipinnatus* (Cb: Cuatlancingo, morfo blanco; Cr: Cuatlancingo, morfo rosado; M: población monomórfica; Pb: Santa Rita, morfo blanco; Pr: Santa Rita, morfo rosado; Tb: Toluca, morfo blanco; Tr: Toluca, morfo rosado. Los asteriscos indican las poblaciones en las que los morfos son diferentes entre sí con significancia estadística). La línea transversal en el gráfico representa la media de respuesta total. Los diamantes indican la media grupal (línea media) y los límites (vértices) del intervalo de confianza del 95%. Las líneas exteriores a los diamantes muestran la desviación estándar.

### **Longitud y peso de los aquenios**

Los aquenios colectados en las poblaciones de estudio registraron una longitud media de  $6.49 \pm 0.72$  mm y un peso medio de  $5.88 \pm 1.42$  mg.

La información obtenida indica que los aquenios producidos en la población monomórfica son de menor tamaño (Tabla 2, Figura 2) en comparación con los aquenios colectados en las poblaciones dimórficas: presentaron una longitud menor ( $\mu = 5.99 \pm 0.66$  mm), y un peso menor ( $\mu = 4.84 \pm 1.22$  mg), sin embargo, la diferencia sólo es estadísticamente significativa respecto a Cuautlancingo (para la longitud,  $R^2 = 20\%$ ,  $F_{3,179} = 15.20$ ,  $p < 0.0001$ ; y para el peso, Welch  $F_{3,86.67} = 86.24$ ,  $p < 0.0001$ , y prueba de Tukey-Kramer, Apéndice II, tabla 7).

Por otro lado, en Cuautlancingo se encontraron los aquenios más grandes, de mayor peso ( $\mu = 8.48 \pm 1.23$  mg), y con una mayor longitud ( $\mu = 6.90 \pm 0.76$  mm) respecto a la población monomórfica (peso: Welch  $F_{3,86.67} = 86.24$ ,  $p < 0.0001$ ,  $R^2 = 20\%$ ; longitud:  $F_{3,179} = 15.20$ ,  $p < 0.0001$ , Apéndice II, tablas 7 y 8) y a las otras dos poblaciones dimórficas (peso:  $R^2 = 61\%$   $F_{2,150} = 121.36$ ,  $p < 0.0001$ , longitud:  $R^2 = 17\%$ ,  $F_{2,150} = 15.70$ ,  $p < 0.0001$ ). Al interior de esta población, no se detectan diferencias estadísticamente significativas entre morfos en la longitud (morfo rosado:  $\mu = 6.81 \pm 0.70$  mm, blanco:  $\mu = 7.00 \pm 0.83$  mm;  $t = 0.92$ ,  $g/l = 51$ ,  $p = 0.36$ , Tabla 9, Figura 9) ni en el peso (morfo rosado:  $\mu = 8.44$  mg  $\pm 1.82$ , blanco:  $\mu = 8.95 \pm 1.87$  mg;  $t = 1.01$ ,  $g/l = 51$ ,  $p = 0.32$ , Tabla 10, Figura 10) de los aquenios.

En la población de Santa Rita, los aquenios presentaron una longitud media de  $6.30 \pm 0.52$  mm, y un peso medio de  $5.18 \pm 1.19$  mg, menor en comparación con los aquenios de Cuautlancingo (Tabla 2,  $R^2 = 61$   $F_{2,150} = 121.36$ ,  $p < 0.0001$ , Apéndice II, tabla 7). En esta población tampoco se existen diferencias de relevancia estadística entre morfos en la longitud (rosado  $\mu = 6.43 \pm 0.54$  mm; blanco  $\mu = 6.18 \pm 0.47$  mm;  $t = -1.85$ ,  $g/l = 55$ ,  $p = 0.07$ , Tabla 9, Figura 9), ni en el peso (rosado  $\mu = 5.49 \pm 0.89$  mg, blanco  $\mu = 5.05 \pm 5.05$  mg;  $t = -1.88$ ,  $g/l = 55$ ,  $p = 0.06$ , Tabla 10, Figura 10) de los aquenios.

En Toluca, los aquenios registraron una longitud media de  $6.24 \pm 0.68$  mm, similar al observado en Santa Rita, y un peso medio de los aquenios menor que el observado en las otras dos poblaciones dimórficas ( $\mu = 4.43 \pm 1.31$  mg,  $R^2 = 61$   $F_{2,150} = 121.36$ ,  $p < 0.0001$ , Apéndice II, tabla 7). En esta población los aquenios producidos por las plantas del morfo blanco son más largos ( $\mu = 6.45 \pm 0.76$  mm;  $t = 2.14$ ,  $g/l = 41$ ,  $p = 0.04$ ) en comparación con los aquenios en el

morfo rosado ( $\mu = 6.02 \pm 0.52$  mm), pero no hay diferencias de importancia estadística en el peso de los aquenios (rosado  $\mu = 4.59$  mg  $\pm$  0.97, blanco  $\mu = 4.58$  mg  $\pm$  1.44 mg;  $t = -0.02$ ,  $gl = 41$ ,  $p = 0.99$ ).

En general, no se observan diferencias de relevancia estadística en la longitud (rosado  $\mu = 6.46 \pm 0.67$  mm, blanco  $\mu = 6.52 \pm 0.76$  mm;  $t = 0.49$ ,  $gl = 151$ ,  $p = 0.62$ ; Tabla 9), ni en el peso de los aquenios (rosado  $\mu = 6.03 \pm 1.38$  mg, blanco  $\mu = 5.73 \pm 1.46$  mg  $t = -0.91$ ,  $gl = 151$ ,  $p = 0.37$ , Tabla 10) asociadas al morfo de color floral.

Tabla 9. Variación observada ( $\mu \pm$  DE) en la longitud de los aquenios (mm) de ambos morfos florales en tres poblaciones dimórficas de *C. bipinnatus*, y valores de las pruebas de *t* correspondientes.

<i>Población</i>	<i>Morfo rosado</i> $\mu \pm$ DE Min - Máx	<i>Morfo blanco</i> $\mu \pm$ DE Min - Máx	<i>t (gl)</i> <i>P</i>
<b>Cuatlancingo</b>	6.81 $\pm$ 0.70 4.73-7.93	7.00 $\pm$ 0.83 5.45-9.37	0.95 (51) 0.36
<b>Sta. Rita</b>	6.43 $\pm$ 0.54 5.53-7.42	6.18 $\pm$ 0.47 5.47-7.19	-185 (55) 0.07
<b>Toluca</b>	6.02 $\pm$ 0.52 5.22-6.92	6.45 $\pm$ 0.76 4.42-7.88	2.14 (41) <b>0.04</b>
<b><i>Todos los individuos</i></b> <b><i>(poblaciones</i></b> <b><i>dimórficas)</i></b>	6.46 $\pm$ 0.67 4.73-7.93	6.52 $\pm$ 0.76 4.42-9.37	0.49 (151) 0.62

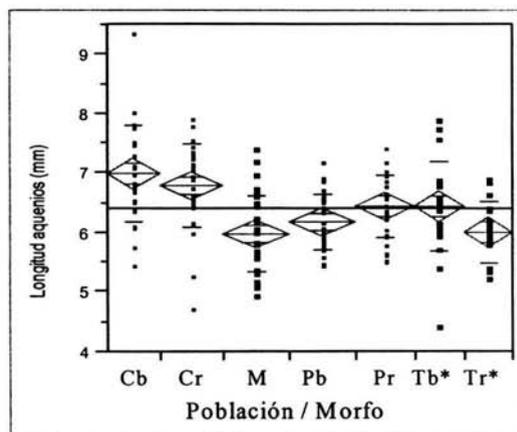


Figura 9. Longitud de los achenios (mm) producidos por individuos de ambos morfos florales de *C. bipinnatus* en tres poblaciones dimórficas y en una monomórfica (Cb: Cuautlancingo, morfo blanco; Cr: Cuautlancingo, morfo rosado; M: población monomórfica; Pb: Santa Rita, morfo blanco; Pr: Santa Rita, morfo rosado; Tb: Toluca, morfo blanco; Tr: Toluca, morfo rosado). Los asteriscos indican la población en la que los morfos registran diferencias estadísticamente significativas). La línea transversal en el gráfico representa la media de respuesta total. Los diamantes indican la media grupal (línea media) y los límites (vértices) del intervalo de confianza del 95%. Las líneas exteriores a los diamantes muestran la desviación estándar.

Tabla 10. Variación observada ( $\mu \pm DE$ ) en el peso de los achenios (mg) de ambos morfos florales en tres poblaciones dimórficas de *C. bipinnatus*, y valores de las pruebas de *t* correspondientes.

<i>Población</i>	<i>Morfo rosado</i>	<i>Morfo blanco</i>	<i>t (gl)</i> <i>p</i>
	$\mu \pm DE$ Mín - Máx	$\mu \pm DE$ Mín - Máx	
<b>Cuautlancingo</b>	8.44 $\pm$ 1.82 4.9-13.33	8.95 $\pm$ 1.87 6.46-12.93	1.01 (51) 0.32
<b>Sta. Rita</b>	5.49 $\pm$ 0.89 3.83-7.78	5.05 $\pm$ 0.85 2.88-7.11	-1.88 (55) 0.06
<b>Toluca</b>	4.59 $\pm$ 0.97 3.16-6.66	4.58 $\pm$ 1.44 2.2-8.2	-0.02 (41) 0.99
<b>Todos los individuos (poblaciones dimórficas)</b>	6.03 $\pm$ 1.38 3.16-13.33	5.73 $\pm$ 1.46 2.20-12.93	-0.91 (151) 0.37

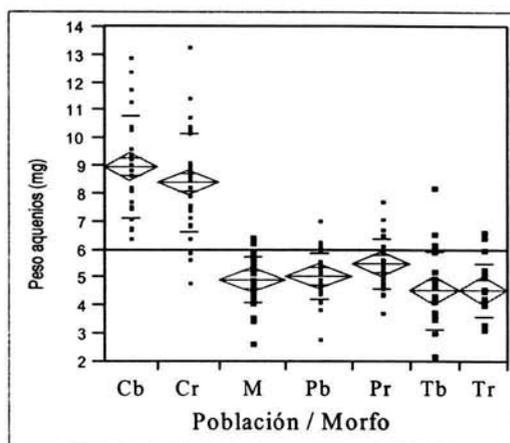


Figura 10. Peso de los achenes (mg) producidos por individuos de los dos morfos florales de *C. bipinnatus* en tres poblaciones dimórficas y en una monomórfica (Cb: Cuautlancingo, morfo blanco; Cr: Cuautlancingo, morfo rosado; M: población monomórfica; Pb: Santa Rita, morfo blanco; Pr: Santa Rita, morfo rosado; Tb: Toluca, morfo blanco; Tr: Toluca, morfo rosado). La línea transversal en el gráfico representa la media de respuesta total. Los diamantes indican la media grupal (línea media) y los límites (vértices) del intervalo de confianza del 95%. Las líneas exteriores a los diamantes muestran la desviación estándar.

### Adecuación relativa de los morfos florales en *C. bipinnatus*

Finalmente, para evaluar la posible existencia de una relación entre la variación observada en los atributos morfológicos en los morfos de cada población dimórfica y la adecuación de estos, calculé el potencial reproductivo (el producto del esfuerzo y éxito reproductivos de cada individuo) como un estimador indirecto de la eficacia biológica de cada morfo al interior de las tres poblaciones dimórficas.

La evidencia obtenida por este medio indica que, en Santa Rita y Toluca, donde las plantas del morfo rosado son más robustas, alcanzan también una mayor adecuación respecto al blanco, de forma que la adecuación del morfo blanco representa cerca de un tercio de la del primero (Tabla 11); y que las plantas más robustas del morfo blanco en Cuautlancingo, logran un valor de adecuación relativa mayor respecto al rosado cuya adecuación representa el 80% en relación con el morfo blanco.

Tabla 11. Valores de adecuación relativos para los morfos de color floral (rosado y blanco) en tres poblaciones dimórficas de *C. bipinnatus*.

	<b>Toluca</b>	<b>Cuatlaningo</b>	<b>Santa Rita</b>
<b><i>Morfo Rosado</i></b>	1	0.80	1
<b><i>Morfo Blanco</i></b>	0.25	1	0.38

## DISCUSIÓN

Los atributos relacionados con el vigor (como muchos otros con distribución continua) son, por lo general, resultado de una interacción compleja entre el genotipo y el ambiente (Dobzhansky *et al.* 1977, Griffiths *et al.* 2000). Sin embargo, a pesar de la dificultad que implica determinar claramente la magnitud de esta interacción, es claro que la capacidad de desarrollar una talla y una producción de biomasa superiores, asociadas con la proporción de superficie fotosintética, debe afectar de manera significativa la capacidad reproductiva de las plantas al posibilitar la formación de un mayor número de unidades reproductivas.

Como se observa en los valores de correlación obtenidos, en las plantas de *C. bipinnatus* la estatura y la producción de biomasa (producción de materia seca) están fuertemente asociadas. Esta relación es predecible, como reflejo del hábito en esta especie, constituida por hierbas erectas de tallos delgados, con escasa ramificación, y cuyas hojas bipinnadas con segmentos subfiliformes de 1 a 3 mm de ancho (Montesinos 1985) no componen parte importante de la biomasa.

Las correlaciones realizadas indican además que en los individuos evaluados la estatura y la producción de biomasa están asociadas de manera importante (en todas las poblaciones y en todos los morfos) con el esfuerzo reproductivo. Debido a que los datos de biomasa corresponden a la etapa final de la floración, esta asociación concuerda con el carácter ruderal de *C. bipinnatus*, que al ser una especie anual expuesta a las restricciones cíclicas del ambiente (Grime 1989), exhibe una tasa rápida de producción de materia seca durante el desarrollo, y al concluir el ciclo de vida (asociado al término de la temporada de lluvias; Neumann, obs. pers.) los recursos son asignados en buena parte a la formación de unidades reproductivas para lograr una producción de achenios alta, asegurando la continuidad de la población.

En poblaciones con una densidad poblacional alta, como ocurre en las incluidas en este estudio, la estatura y la expansión lateral del despliegue reproductivo (esto es, ramificación y número de unidades reproductivas) deben tener un efecto importante sobre la visibilidad o disponibilidad de los individuos y, por tanto, sobre la cantidad de visitas recibidas por polinizadores. Por esta razón, en una especie exógama como es el caso, la talla y la capacidad de producir unidades reproductivas de los individuos seguramente determinan de manera relevante su fertilidad y continuidad génica. Esta suposición se fundamenta con la evidencia presentada: el

éxito reproductivo mostró coeficientes de correlación positivos respecto a la producción de biomasa y al esfuerzo reproductivo, en casi todos los casos (excepto en los individuos del morfo rosado en Cuautlancingo), y además, en las plantas del morfo blanco de Santa Rita y Toluca, el éxito reproductivo está asociado positivamente con la altura.

Al respecto, Grime (1989) postula que en los ambientes inciertos en los que crecen las ruderales, son características las tasas de mortalidad altas en plántulas y posteriormente en los progenitores, riesgo que se ve compensado con una fecundidad alta, de manera que la supervivencia de las poblaciones en especies ruderales anuales como *C. bipinnatus*, depende del éxito reproductivo (producción de achenios) y, en consecuencia, del despliegue reproductivo.

En el caso de los achenios, el peso y la longitud están asociados en sentido positivo en ambos morfos en todas las poblaciones evaluadas (sin embargo, el coeficiente de correlación es menor en el morfo rosado de Santa Rita y en ambos morfos de Cuautlancingo, Apéndice II, tablas 2, 4 y 5). Adicionalmente, se observan asociaciones entre la longitud de los achenios y el esfuerzo reproductivo en las plantas del morfo rosado de Santa Rita, y entre la longitud y la asignación a la raíz en el morfo rosado de Toluca (lo que sugiere cierta influencia del vigor de las madres sobre el tamaño de los achenios en las poblaciones en las que el morfo rosado tiene mejor adecuación).

La comparación de la variación de los atributos evaluados entre morfos en las poblaciones dimórficas indica que en Santa Rita y Toluca el morfo rosado está representado por plantas más robustas (más altas, con mayor producción de biomasa), que alcanzan un esfuerzo y éxito reproductivos mayores respecto al morfo blanco, lo que conduce a valores de adecuación relativos más altos en las plantas con flores de lígulas rosadas. En estas dos poblaciones el morfo blanco registra una adecuación que equivale a aproximadamente un tercio de la alcanzada por el rosado.

En Cuautlancingo la situación se invierte: las plantas del morfo blanco se desarrollaron mejor, alcanzan valores medios de estatura y biomasa mayores incluso, que los observados en los morfos rosados de Santa Rita y Toluca. Sin embargo, en esta población no se detectan diferencias estadísticamente significativas entre morfos en los valores del esfuerzo ni éxito reproductivos. A pesar de ello, los valores de adecuación relativos indican que en esta población, el morfo rosado alcanza apenas a desarrollar el 80% del valor de adecuación logrado por las plantas del morfo blanco.

Por otro lado, los análisis de varianza realizados entre poblaciones indican la posibilidad de que la variación en los factores ambientales podría determinar de manera relevante la variación poblacional en los atributos evaluados, lo que considerando los valores de correlación observados entre los atributos evaluados sugiere que las diferentes condiciones ambientales en que se desarrolla cada población puede tener un papel determinante sobre el desempeño de las plantas. Para ilustrar esto, con base a observaciones realizadas en cada sitio, llama la atención que en la población más protegida a la perturbación humana, la monomórfica, se observan los valores más altos en talla, ramificación, producción de biomasa, esfuerzo y éxito reproductivos; mientras que en Toluca, la población probablemente más sujeta a perturbación, se registraron los valores más bajos. Entre Santa Rita y Cuautlancingo, quizás la última presenta más características de perturbación por estar adyacente a un tiradero de desperdicios, a orillas de una vía de alta velocidad (mayor exposición) y porque entre las poblaciones que se utilizaron en este trabajo, sólo en ella se observó una cantidad notable de herbívoros (coleópteros y larvas de lepidópteros) alimentándose de las inflorescencias. De esta forma, ya que el morfo blanco se encuentra en mayor frecuencia en poblaciones que parecen ser las más perturbadas, y que en una de estas se desarrolla mejor, se abre la posibilidad de que este morfo sea más tolerante al estrés ambiental.

Para complementar la información expuesta, una prueba piloto realizada para establecer un método artificial de entrecruzamiento mostró que la tasa de autofecundación en *C. bipinnatus* es considerablemente baja: un 25% (7 de 28) de las inflorescencias cerradas, desarrollaron tan sólo un aquenio (Neumann, obs. pers.), cuando en la poblaciones naturales se registró una producción promedio de  $13.25 \pm 1.55$  aquenios por cabezuela, con un máximo de hasta 49 aquenios, lo que descarta la posibilidad de que la baja frecuencia del morfo blanco en las poblaciones dimórficas, y su bajo desempeño en Santa Rita y Toluca sea originado por una selección en contra por parte de los polinizadores y la una consecuente depresión por endogamia generada por una tasa de autofecundación alta. La realización de entrecruzamientos entre individuos del mismo morfo y entre morfos, en esta prueba, indica además que las inflorescencias fecundadas con polen "rosado" producen una mayor cantidad de aquenios respecto a las inflorescencias fecundadas con polen de individuos del morfo blanco, diferencia que es estadísticamente significativa ( $t = -3.11$ ,  $gl = 39$ ,  $P = 0.003$ ).

La información anterior se ve confirmada con la evidencia presentada por Crowe (1954), quien demostró que el sistema de autocompatibilidad de *C. bipinnatus* está determinado por un

locus con múltiples alelos que presentan complejas relaciones de compatibilidad. En cruza experimentales, encontró que la autofecundación experimental de 12 individuos no condujo a la producción de un solo aquenio, mientras que en las polinizaciones compatibles produjeron de 20 a 30 aquenios por cabezuela.

El hecho de que las plantas pertenecientes al morfo rosado tengan un mayor éxito reproductivo en Santa Rita y Toluca, no necesariamente es debido al valor de atracción intrínseco del color como ocurre en especies con polimorfismo en el color floral en que se ha reportado una preferencia ejercida por los polinizadores, como *Phlox drummondii* (Levin 1972a, véase Apéndice I), *Raphanus raphanistrum* (Kay 1978), *Delphinium nelsonii* (Waser y Price 1981), *Ipomoea purpurea* (Brown y Clegg 1984), y *Dactylorhiza sambucina* (Gigord *et al.* 2001).

Como ya se ha mencionado, en *C. bipinnatus* la estatura y el despliegue reproductivo logrado por cada individuo tiene un efecto directo sobre su éxito reproductivo, y además, desde otra perspectiva, (como la mayoría de las especies en la familia de las Compuestas) posee un síndrome de polinización "no especializado" determinado por la estructura de la inflorescencia (Proctor y Yeo 1973), visitado por una amplia variedad de polinizadores "promiscuos" (Proctor 1978). Esta idea se ve confirmada con la observación en el campo de lepidópteros, sírfidos, coleópteros, e himenópteros de los géneros *Apis* y *Bombus* sobre las inflorescencias de *C. bipinnatus* (Neumann, obs. pers.), circunstancia que podría disminuir la importancia del comportamiento selectivo de un grupo de polinizadores hacia un morfo en particular.

Dado que el valor de adecuación de un organismo varía como resultado de la relación entre su genotipo y el medio en el que vive (Griffiths *et al.* 2000), es desde esta perspectiva predecible, que si existen diferencias en la captación de recursos o en el desempeño en un ambiente determinado para un morfo, este se vea favorecido en ciertos aspectos (si representa una alternativa), como podría ser el caso del morfo blanco en Cuautlancingo. De esta forma, la existencia de una población en que la diferencia o la relación en los valores de adecuación entre morfos cambia, podría ser el reflejo de la expresión de ciertas ventajas de los genotipos favorecidos en ciertas circunstancias ambientales.

Un ejemplo de un caso en que dos morfos de color floral muestran diferencias en adecuación asociadas a la variación ambiental, es el de *Linanthus parryae*, expuesto por Schemske y Bierzychudek (2001), donde la frecuencia de los morfos, altamente variable entre poblaciones (puede acercarse al 100% en cualquiera de los morfos) está asociada a diferencias en

la fecundidad de cada morfo respecto a la variación en las condiciones hídricas del ambiente (volumen de precipitación anual) (véase Introducción y Apéndice I).

Existen ejemplos también de polimorfismo en el color floral en que morfos blancos escasos exhiben desventajas en adecuación asociadas a su variación morfológica. En *Echium plantagineum* (Burdon *et al.* 1983), el morfo blanco, que se observa en una frecuencia menor a 0.1%, registra valores de biomasa bajos y disminuye inversamente en frecuencia respecto a la densidad poblacional; y en *Phlox drummondii* (Levin y Brack 1995), el morfo blanco (presente a una frecuencia menor al 1%) registra valores menores de supervivencia a la floración y producción floral, además de baja biomasa. En el primer caso se cree que la endogamia originada por una alta autofecundación es la causante de la baja capacidad competitiva respecto al morfo común. Mientras que en *P. drummondii*, los autores consideran que las diferencias respecto al morfo común podrían ser debidas al pleiotropismo asociado al gen que determina el color.

Finalmente, la diferencia en los valores de adecuación relativos alcanzados por los morfos florales en las tres poblaciones dimórficas de *C. bipinnatus*, la variación poblacional observada, y la probable reducción en la fecundidad masculina en el morfo blanco, sugieren la posibilidad de que el gen que determina el color en el morfo blanco en *C. bipinnatus* tenga asociados efectos fisiológicos pleiotrópicos que le confieran cierta ventaja en desarrollo, fenología o supervivencia a alguna fase del ciclo de vida, que le permitan, bajo de estrés ambiental, alcanzar un valor de adecuación más alto respecto al morfo rosado.

Existe la posibilidad de que ciertos eventos de selección variable en el tiempo y en el espacio induzcan un mejor desarrollo del morfo blanco en algunos años o en ciertas áreas, favoreciendo el aumento en su frecuencia y mantenimiento del alelo blanco en algunas poblaciones, contrabalanceados por la baja fecundidad del polen blanco o por algún otro evento de selección durante el ciclo de vida.

En las poblaciones donde el morfo rosado es más robusto, es probable que las plantas de lígulas blancas, si no son seleccionadas en contra por los polinizadores se mantengan en los heterócigos o aumenten a consecuencia de tasas bajas de flujo génico, manteniendo así el morfo blanco en las poblaciones, que podría aumentar su frecuencia en el caso de presentarse las condiciones ambientales en las que este morfo resulta más eficiente.

Todo lo anterior sugiere que el polimorfismo en el color floral en *C. bipinnatus* no representa un polimorfismo neutro dado que el escaso morfo blanco parece constituir una opción

viable bajo ciertas condiciones ambientales, a pesar de que el rosado aparentemente es más exitoso y supera en número en la mayoría de las poblaciones.

Es por supuesto posible, debido al número de poblaciones de estudio, que la tendencia observada en las poblaciones sean casos particulares, por lo que para obtener una visión más completa del desempeño de los morfos en *C. bipinnatus*, y confirmar si persiste el patrón vislumbrado, sería necesaria la evaluación de la densidad poblacional, y la frecuencia y adecuación relativa de los morfos en otras poblaciones dimórficas del área de distribución de la especie en varios años consecutivos; el desarrollo de estudios enfocados a evaluar si existe algún comportamiento selectivo por parte de los polinizadores; y diseños experimentales que permitan distinguir posibles diferencias en la fenología o en la capacidad competitiva de los morfos en condiciones naturales en diferentes etapas del ciclo de vida. Sería además, particularmente interesante el desarrollo de un diseño experimental que permita poner a prueba la diferencia en fecundidad masculina del morfo blanco.

## CONCLUSIONES

La evidencia presentada en este trabajo indica que existen diferencias en la variación morfológica entre poblaciones y entre los morfos de color floral de *C. bipinnatus*, y que los individuos más robustos y con un mayor esfuerzo reproductivo, logran un mejor éxito reproductivo y, por tanto, exhiben un valor de adecuación mayor.

Los individuos del morfo blanco son escasos, su frecuencia en las poblaciones de estudio fluctúa de 0.5 a 0.001, y disminuye al aumentar la densidad poblacional.

El morfo rosado se desempeña mejor en las poblaciones que parecen estar menos expuestas a estrés ambiental, y además, en las dos poblaciones más perturbadas hay una menor densidad poblacional y una mayor frecuencia del morfo blanco.

En las dos poblaciones (Santa Rita y Toluca) en las que el morfo rosado se desempeña mejor, el morfo blanco alcanza una adecuación que representa aproximadamente un tercio de la adecuación que logran las plantas de lígulas rosadas.

En una de las poblaciones más perturbadas (Cuautlancingo) el morfo blanco está constituido por las plantas más robustas observadas entre las tres poblaciones dimórficas, y a pesar de que en esta población no existen diferencias estadísticamente significativas entre morfos en el esfuerzo y éxito reproductivos, las plantas de lígulas blancas alcanzaron un valor de adecuación relativo mayor respecto al morfo rosado.

El mantenimiento del alelo blanco en las poblaciones dimórficas podría ser debido a selección variable en el tiempo y en el espacio, y al flujo génico (polínico) entre poblaciones cercanas.

## LITERATURA CITADA

- Alvarado Moreno, C. 2002. **Taxonomía del género *Cosmos* (Asteraceae, Heliantheae) en el Estado de México**. Tesis Licenciatura (Biólogo). Fac. Ciencias, UNAM. México.
- Ayala, F. J. y Kiger, J.A. 1984. **Genética moderna**. Ediciones Omega. Barcelona.
- Brown, B. H. y M. T. Clegg. 1984. Influence of flower color polymorphisms on genetic transmission on a natural population of the common morning glory, *Ipomoea purpurea*. **Evolution** 38(4):796-803.
- Burdon, J. J., D. R. Marshall y A. H. D. Brown. 1983. Demographic and genetic changes in population of *Echium plantagineum*. **J. Ecol.** 71:667-679.
- Cabrera R., L. 1985. **El género *Cosmos* (Compositae) en Veracruz**. Tesis (Licenciatura) Biólogo. Fac. Ciencias, UNAM.
- Chang, S. y M. D. Rausher. 1999. The role of inbreeding depression in maintaining the mixed mating system of the common morning glory, *Ipomoea pupurea*. **Evolution** 53(5):1366-1376.
- Clegg, M. T y M. T. Durbin. 2000. Flower color variation: a model for the experimental study of evolution. **Proc. Natl. Acad. Sci.** 97(13):7016-7023.
- Comba, L., S. A. Corbet, H. Hunt, S. Outram, J. S. Parker y B. J. Glover. 2000. The role of genes influencing the corolla in pollination of *Antirrhinum majus*. **Plant, Cell & Environ.** 23:639-647.
- Crowe, L. K. 1954. Incompatibility in *Cosmos bipinnatus*. **Heredity** 8(1):1-11.
- Dobzhansky, T., F. J. Ayala, G. L. Stebbins y J. W. Valentine. 1977. **Evolution**. W. H. Freeman. San Francisco.
- Durbin, M. L., K. E. Lundy, P. L. Morrell, C. L. Torres-Martínez y M. T. Clegg. 2003. Genes that determine flower color: the role of regulatory changes in the evolution of phenotypic adaptations. **Mol. Phyl. & Evol.** 29(3):507-518.
- Eguiarte L. E., Núñez-Farfán J., Domínguez, C. y Cordero, C. 1999. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. En: Núñez-Farfán J. y Eguiarte L. E. (Comp.) **La evolución biológica**. UNAM. CONABIO. México.
- Epperson, B. K. y M. T. Clegg. 1987a. Frequency-dependent variation for outcrossing rate among flower-color morphs of *Ipomoea purpurea*. **Evolution** 4(16):1302-1311.

- Epperson, B. K. y M. T. Clegg. 1987b. Instability at a flower color locus in the morning glory. **J. Hered.** **78**:346-352.
- Fineblum W. L. y M. D. Rausher. 1997. Do floral pigmentation genes also influence resistance to enemies? The *W* locus in *Ipomoea purpurea*. **Ecology** **78**(6):1646-1654.
- Ford, E. B. 1971. Polymorphism and taxonomy. En: Huxley, J. (Ed.) 1971. **The New Systematics**. Oxford University Press, London.
- Futuyma, D. J. 1998. **Evolutionary Biology**. 3ª edición. Sinauer Associates. Massachusetts.
- Gigord, L. D. B., M. R. Macnair y A. Smithson. 2001. Negative frequency-dependent selection maintains a dramatic flower color polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soo. **Proc. Natl. Acad. Sci.** **11**:6253-6255.
- Grant, V. 1994. Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms. **Proc. Natl. Acad. Sci.** **91**:3-10.
- Griffiths, A.J.F., J.H Miller, D.T. Suzuki, R.C. Lewontin y W.M. Gelbart. 2000. **An Introduction to Genetic Analysis**. 7ª edición. W. H. Freeman. New York.
- Grime, J. P. 1989. **Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación**. Limusa. México.
- Hannan, G. L. 1981. Flower color polymorphism and pollination biology of *Platystemon californicus* Benth. (Papaveraceae). **Am. J. Bot.** **68**:233-243.
- Harding, J. 1970. Genetics of *Lupinus*. II. The selective disadvantage of the pink flower color mutant in *Lupinus nanus*. **Evolution** **24**:120-127.
- Holton, T. A. y E. C. Cornish. 1995. Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis. **Plant Cell** **7**:1071-1083.
- Horovitz, A. y J. Harding. 1972. Genetics of *Lupinus*. V. Intraspecific variability for reproductive traits in *Lupinus nanus*. **Bot. Gaz.** **133**:155-165.
- Huxley, J. 1943. **Evolution. The Modern Synthesis**. George Allen & Unwin. London.
- Irwin, R. E., S. Y. Strauss, S. Storz, A. Emerson y G. Guibert. 2003. The role of herbivores in the maintenance of flower color polymorphism in wild radish. **Ecology** **84**(7): 1733-1743.
- JMP® (1995). **Statistics and Graphics Guide, Version 3.1**. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.

- Kay, Q. O. N. 1978. The role of preferential and assortative pollination in the maintenance of flower colour polymorphisms. En: Richards, A. J. (Ed.) **The Pollination of Flowers by Insects**. Academic Press, London.
- Kevan, P. G. 1978. Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. En: Richards, A. J. (Ed.) **The Pollination of Flowers by Insects**. Academic Press, London.
- Levin, D. A. 1969. The effect of corolla color and outline on interspecific pollen flow in *Phlox*. **Evolution** 23:444-455.
- Levin, D. A. 1970. The exploitation of pollinators by species and hybrids of *Phlox*. **Evolution** 24:367-377.
- Levin, D. A. 1972a. The adaptedness of corolla-color variants in experimental and natural populations of *Phlox drummondii*. **Am. Nat.** 106(947):57-70.
- Levin, D. A. 1972b. Low frequency disadvantage in the exploitation of pollinators by corolla variants in *Phlox*. **Am. Nat.** 106(950):453-460.
- Levin, D. A. 1985. Reproductive character displacement in *Phlox*. **Evolution** 39(6):1275-1281.
- Levin, D. A. y H. W. Kerster. 1970. Phenotypic dimorphism and population fitness in *Phlox*. **Evolution** 24:128-134.
- Levin, D. A. y E. T. Brack. 1995. Natural selection against white petals in *Phlox*. **Evolution** 49(5):1017-1022.
- Mo, Y., C. Nagel y L. P. Taylor. 1992. Biochemical complementation of chalcone synthase mutants defines a role for flavonols in functional pollen. **Proc. Natl. Acad. Sci.** 89:7213-7217.
- Mogford, D. J. 1978. Pollination and flower color polymorphism, with special reference to *Cirsium palustre*. En: Richards, A. J. (Ed.) **The Pollination of Flowers by Insects**. Academic Press, London.
- Mol, J., E. Grotewold y R. Koes. 1998. How genes paint flowers and seeds. **Trends Plant Sci.** 3(6):212-217.
- Montesinos, M. D. 1985. *Cosmos* Cav. En: Rzedowski J. y Calderón G. (Ed.) **Flora fanerogámica del Valle de México**. Vol. II. Pp. 536-538. Instituto de Ecología, Michoacán. 674 pp.
- Moore, D. M. y H. Lewis. 1965. The evolution of self-pollination in *Clarkia xantiana*. **Evolution** 19:104-114.

- Motten, A. F. y Antonovics, J. 1992. Determinants of outcrossing rate in a predominantly self-fertilizing weed, *Datura stramonium* (Solanaceae). **Am. J. Bot.** 79(4):419-427.
- Proctor, M. y P. Yeo. 1973. **The Pollination of Flowers**. Collins, London.
- Rauscher, M. D., Miller, R. E. Y Tiffin, P. 1999. Patterns of evolutionary rate variation among genes of the anthocyanin biosynthetic pathway. *Mol. Biol. Evol.* 16(2):266-274.
- Ryu, Jang-Bal y Cho Moon-Soo. 1996. Inheritance of red, pink and white color in *Cosmos bipinnatus*. **Jor. Kor. Soc. Hort. Sci.** 37(4):588-592.
- Schemske, D. W. y H. D. Bradshaw. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in mokeyflowers (*Mimulus*). **Proc. Natl. Acad. Sci.** 96(21): 11910-11915.
- Schemske, D. W. y P. Bierzychudek. 2001. Perspective: Evolution on flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: Wright revisited. **Evolution** 55(7):1269-1282.
- Schoen, D. J. y M. T. Clegg. 1985. The influence of flower color on outcrossing rate and male reproductive success in *Ipomoea purpurea*. **Evolution** 39(6):1242-1249.
- Schoen, D. J., D. E. Giannasi, R. A. Ennos y M. T. Clegg. 1984. Stem color and pleiotropy of genes determining flower color in the common morning glory. **J. Hered.** 75: 113-116.
- Sherf, E. A. 1955. *Cosmos*. **North Amer. Flora. Series II.** 2: 130-149.
- Simms, E. L. y M. A. Bucher. 1996. Pleiotropic effects of flower-color intensity on herbivore performance on *Ipomoea purpurea*. **Evolution** 50(2):957-963.
- Stanton, M. L. 1987. Reproductive biology of petal color variants in wild populations of *Raphanus sativus*: I. Pollinator response to color morphs. **Amer. J. Bot.** 74(2):178-187.
- Stanton, M. L., A. A. Snow, S. N. Handel y J. Berezsky. 1989. The impact of flower-color polymorphism on mating patterns in experimental populations of wild radish (*Raphanus ristrum* L.). **Evolution** 43(2): 335-346.
- Strack, D. 1997. Phenolic metabolism. En: Dey, P. M. y J. B. Harbone. (Eds.) **Plant Biochemistry**. Academic Press. Nueva York.
- Strauss, S. Y. 1997. Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. **Ecology** 78(6):1640-1645.
- Strauss, S. Y.; Irwin, R. E.; Lambrix, V. M. 2004. Optimal defense theory and flower petal colour predict variation in the secondary chemistry of wild radish. **J. Ecol.** 92:132-141.
- Waser, N. M., L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams y J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology** 77(4):1043-1060.

Waser, N. M. y M. V. Price. 1981. Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. **Evolution** 35(2):376-390.

Wright, S. 1968. **Evolution and the genetics of populations a treatise in four volumes**. Vol. 4. University of Chicago.

Zar, J. H. 1999. **Biostatistical Analysis**. 4ª Ed. Prentice Hall, New Jersey.

## APÉNDICE I

Tabla 1. Antecedentes del estudio con polimorfismos en el color floral.

<i>Autor/año</i>	<i>Especie, familia y características principales.</i>	<i>Polinizadores</i>	<i>Evidencia aportada sobre el polimorfismo</i>
Moore y Lewis, 1965	<i>Clarkia xantiana</i> , Onagraceae. Hierba anual, autocompatible, con aislamiento reproductivo temporal (protandria). Corolas normalmente color rosado- lavanda.	Abejas.	Dos poblaciones con autofecundación en un área ecológicamente marginal y morfológicamente similares entre sí, muestran flores de menor tamaño, rosadas en una y blancas en otra. Estas son diferentes del resto de las poblaciones en: hábitat más xérico, floración temprana, y el estigma madura durante la antesis haciendo contacto con las anteras dehiscentes, sin alargamiento posterior. Al parecer poblaciones habrían surgido por una fuerte reducción poblacional originada a partir de un evento de estrés hídrico en que sobrevivieron los genotipos con floración temprana con ventajosos genes promotores de la autofecundación. Los individuos de la población con flores blancas difieren de la población de flores rosadas y del resto por una translocación cromosómica, por esta razón se cree que los primeros derivaron de la población con flores rosadas.
Levin, 1969	<i>Phlox glaberrima</i> , (corolas rosa rojizo, márgenes enteros) <i>P. drummondii</i> (variedades en forma del margen y color en lóbulos y márgenes), Polemoniaceae.	Lepidópteros	El autor demostró la capacidad de los lepidópteros para discriminar entre variedades de color y forma de la corola, y la relevancia de la variación en el color floral en <i>Phlox</i> para la regulación del flujo génico interespecífico.

Levin, 1970.	<p><i>Phlox drummondii</i> Hook. var. <i>drummondii</i> tiene corolas grandes, rojas, xenógama obligada. <i>P. cuspidata</i>, corolas pequeñas, rosadas, autofecundación facultativa. Ambas especies anuales, con periodos de floración sincrónicos, ocasionalmente simpátricas. Hibridación reportada en varias localidades.</p>	<p>Lepidópteros, transportan el polen entre las dos especies. Muestran preferencia (al parecer inherente) por la especie de flores rosadas.</p>	<p>Esta variedad de <i>P. drummondii</i>, única del género con flores rojas en poblaciones naturales, es fecundada por los mismos polinizadores que la variedad común de flores rosadas y <i>P. cuspidata</i>. Se encuentra únicamente donde ambas especies son simpátricas. El aislamiento entre ambas especies es de tipo etológico (fidelidad), y no existen barreras mecánicas para la hibridación. Los polinizadores identifican a los híbridos como entidades discretas (existen diferencias en las cargas polínicas respecto a las especies parentales). Las corolas rojas serían una estrategia adaptativa para evitar la hibridación en zonas simpátricas, reforzando la barrera etológica y reduciendo la posibilidad de flujo génico disruptivo; como consecuencia, <i>P. drummondii</i> var. <i>drummondii</i> no explota al máximo la disponibilidad de polinizadores y experimenta reducción en la tasa reproductiva relativa.</p>
Harding, 1970	<p><i>Lupinus nanus</i>, Leguminosae. Hierba anual, con autofecundación. Flores generalmente azules, individuos escasos con flores rosadas a una frecuencia de <math>&lt;10^{-3}</math> a 1-2%.</p>	<p>Abejas (Apídea) <i>Anthophora</i> sp. y abejorros, <i>Bombus</i> ssp.</p>	<p>Las diferencias observadas entre ambos morfos parecen ser debidas a menor capacidad competitiva del morfo rosado (pp) (fertilidad y viabilidad menores, mortalidad previa a la floración mayor) en condiciones naturales. La selección contra el genotipo pp actúa a lo largo de todo el ciclo de vida.</p>
Horovitz, y Harding, 1972.	<p><i>Lupinus nanus</i>, utilizaron varias variedades de color floral y caracteres reproductivos (temporales, de atracción, fertilidad).</p>		<p>Los mutantes en color floral y patrón de color que son raros en la naturaleza mostraron mayor variación en la tasa de entrecruzamiento. Los individuos con flores blancas presentaron una menor producción polínica.</p>

Levin, 1972a.	<i>Phlox drummondii</i> . Establecieron una población polimórfica con 6 variedades de cultivo con colores de corola distintos.		La variedad de flores rosadas recibe mayor proporción de visitas que el morfo de flores rojas (que son las variedades silvestres), reflejado en diferencias en la fertilidad media. Esto comprueba que los polinizadores tienen preferencia por algunos colores, y que actúan como agentes selectivos fuertes sobre el color de la corola.
Kay, 1978.	<i>Raphanus raphanistrum</i> , Cruciferae. Hierba anual, polimórfica para el color de los pétalos (dos alelos, blanco dominante sobre amarillo) y su venación, con segregación independiente en ambos caracteres.	Abejorros ( <i>Bombus spp.</i> ), abejas ( <i>Apis mellifera</i> ), lepidópteros ( <i>Pieris spp.</i> ) y sírfidos.	<i>Pieris spp.</i> y <i>Eristalis spp.</i> (Sirfidae) exhiben comportamiento selectivo importante hacia el morfo de flores amarillas; <i>A. Mellifera</i> muestra la misma preferencia, pero en menor magnitud; mientras que los individuos del género <i>Bombus spp.</i> mostraron una preferencia menos pronunciada por el morfo blanco. Al parecer la discriminación entre morfos ejercida por los polinizadores influye sobre la proporción de morfos y en el mantenimiento del polimorfismo.
Mogford, 1978.	<i>Cirsium palustre</i> , Asteraceae. Hierba bianual, alta autocompatibilidad. Flores púrpura en la mayoría de los individuos, morfo blanco escaso y dos categorías de tonalidades intermedias.	Abejorros, visita preferencial hacia los morfos blancos.	La frecuencia de los individuos de los morfos es clinal geográfica y altitudinalmente: en zonas costeras bajas predomina el morfo púrpura, la presencia del blanco aumenta altitudinalmente, y además el tamaño poblacional está inversamente correlacionado con la frecuencia del morfo púrpura. Los polinizadores exhiben preferencia por visitar el morfo blanco, sin embargo la tasa neta de discriminación al parecer varía con las condiciones ambientales estacionales y diarias.
Hannan, 1981.	<i>Platystemon californicus</i> , Papaveraceae. Hierba anual, altamente autocompatible. Cinco morfos distintos blanco/amarillo.	Abejas solitarias (Andrenidae y Halictidae). Discriminación inconsistente y polinización por viento.	Los cinco morfos consisten en patrones distintos en la distribución de los colores blanco/amarillo, con distribución geográfica diferencial. La tasa de visita preferencial no es consistente ni pronunciada, se desconocen los efectos del comportamiento sobre la distribución no estocástica de los morfos de color floral.

Waser, y Price, 1981.	<i>Delphinium nelsonii</i> , Ranunculaceae. Hierba perenne, flores normalmente de color azul oscuro; morfo blanco con frecuencia <0.1% (mutación de un gen recesivo).	Colibríes ( <i>Selasphorus platycercus</i> ) y abejorros ( <i>Bombus</i> sp.). Ambos grupos discriminan en contra de los individuos de flores blancas.	La producción de semillas en los albinos es menor y no debida a menor producción floral. La selección en contra ejercida por los polinizadores es inversamente dependiente de la frecuencia y en contra del color de manera directa (aparentemente por dificultad intrínseca en la extracción del néctar) se refleja como fertilidad relativa baja, se desconoce el grado de influencia preciso de estos factores.
Burdon <i>et al.</i> , 1983.	<i>Echium plantagineum</i> , Boraginaceae. Hierba ruderal anual, exógama. Morfo común: flores púrpura azulado, individuos blancos a una frecuencia <0.1%.		Los individuos con flores blancas presentan una biomasa menor y una capacidad competitiva reducida en comparación con los del morfo común. Existe una relación inversa entre la frecuencia de este morfo y la densidad poblacional en campo e invernadero. La tasa aparentemente alta de autofecundación del morfo blanco (alelo recesivo) explicaría su frecuencia, biomasa y capacidad competitiva bajas.
Brown, y Clegg, 1984.	<i>Ipomoea pupurea</i> , Convolvulaceae. Trepadora anual, autocompatible. Polimorfismo en el color de la corola altamente variable.	<i>Bombus</i> spp., abejas y ocasionalmente lepidópteros. Exhiben discriminación entre los morfos de color.	El polimorfismo en el color floral altamente variable de esta especie es determinado por varios loci, los colores principales son azul y rosado con gran variación en matices y tonos, existe una forma blanca escasa. Los polinizadores discriminan entre morfos y muestran preferencia por los colores oscuros. El valor de entrecruzamiento varía entre los morfos: el morfo blanco presentó la tasa más baja.
Schoen <i>et al.</i> , 1984.	<i>Ipomoea pupurea</i>		Confirman que la segregación entre loci es responsable en gran parte del patrón de variación en el polimorfismo floral y que la acción de estos loci influye además en la producción de pigmentos en los tallos de las plántulas. La expresión de estos loci en el desarrollo temprano y asociado a otros tejidos abre la posibilidad de selección en fases tempranas del ciclo de vida.

Levin, 1985.	<i>Phlox drummondii</i> Y <i>P. cuspidata</i>		Se comprueba la hibridación dependiente de la proximidad entre ambas especies, que llega al valor máximo en áreas simpátricas. La hibridación es sustancial y dependiente del morfo de <i>P. drummondii</i> (13% de la progenie del morfo rojo y 38% de la del rosa es híbrida). Se cree que la presencia de <i>P. cuspidata</i> ha promovido el cambio en el grado de autocompatibilidad y en el color de la corola de <i>P. drummondii</i> , y que el morfo de flores rojas sería el estado derivado.
Schoen y Clegg, 1985.	<i>Ipomoea pupurea</i>		La tasa de visita al morfo blanco disminuye cuando este representa el morfo raro.
Epperson y Clegg, 1987a.	<i>I. pupurea</i>		La tasa de entrecruzamiento inversamente proporcional a la frecuencia del morfo blanco desaparece cuando este alcanza una frecuencia cercana al 50%, en estos casos los polinizadores muestran preferencias neutras por el color. La tasa de autofecundación aumenta al disminuir la visita a las flores blancas.
Stanton <i>et al.</i> , 1989.	<i>Raphanus raphanistrum</i> , (sistema de autoincompatibilidad esporofítico). Morfos blanco (dominante) y amarillo.		Aunque existe asimetría en las visitas de los polinizadores, la reproducción materna en los dos morfos es casi idéntica. En cambio, la masculina está sesgada hacia el morfo amarillo, esta diferencia en fecundidad es originada por el comportamiento selectivo de los polinizadores. El mantenimiento del polimorfismo podría ser originada por una tasa alta de mutación, selección dependiente de la frecuencia, heterosis o selección direccional a favor del morfo blanco en otros estadios del ciclo del vida.
Levin y Brack, 1995.	<i>Phlox drummondii</i> , en ciertas poblaciones naturales (morfo rojo) existen individuos con flores blancas (alelo recesivo) a una	No hay indicios de que los polinizadores actúen como agentes selectivos.	El morfo blanco exhibe desventaja selectiva que se expresa en menor supervivencia a la floración y producción floral (fecundidad), asociadas a una menor biomasa. Muestra además cierta inferioridad competitiva: en condiciones de alta densidad poblacional la frecuencia de este morfo disminuye hasta 50% durante la floración.

---

Clegg y Durbin, 2000.	frecuencia de $\approx$ 1%. <i>Ipomoea pupurea</i>	Han encontrado al menos 21 fenotipos florales determinados por 4 loci genéticos. Los pigmentos antocianídicos son importantes en el éxito reproductivo por su papel en la atracción de los polinizadores, al afectar la coloración del despliegue floral. Además de la producción de pigmentos, varias ramas laterales de esta ruta biosintética producen compuestos importantes en la defensa contra fitopatógenos, en la viabilidad del polen, interacciones microbianas y protección UV, por lo que los loci asociados a esta ruta pueden tener efectos pleiotrópicos en las plantas.	
Comba <i>et al.</i> , 2000.	<i>Antirrhinum majus</i> , Scrophulariaceae. Flores normalmente de color magenta con células de la epidermis interna de la corola de forma cónica.	Abejas, preferencia por flores magenta con células epidérmicas cónicas.	La mutación en los genes <i>nivea</i> y <i>mixta</i> en esta especie inducen el desarrollo de flores blancas (ausencia de la enzima CHS necesaria en la síntesis de flavonoides) y células epidérmicas de la corola con superficie plana, respectivamente. Ambos mutantes inducen menor fertilidad. Las células epidérmicas cónicas permiten el aumento de la temperatura intrafloral, lo que al parecer influye sobre la cantidad y calidad del néctar.
Gigord <i>et al.</i> , 2001.	<i>Dactylorhiza sambucina</i> , Orchidaceae. Especie sin recompensa alimenticia, con flores amarillas (frecuencia media 53%) o púrpuras.	Abejorros ( <i>Bombus</i> sp.) discriminan entre los morfos de color floral.	No existen diferencias entre morfos en atributos como estatura de los individuos, número de hojas o flores, peso seco de las semillas, y tamaño o aroma floral. Se demostró que la selección inversamente dependiente de la frecuencia mediada por los polinizadores podría influir en el mantenimiento del polimorfismo floral en las poblaciones naturales de esta especie.

---

---

Schemske y Bierzychudek 2001.	<i>Linanthus parryae</i> , Polemoniaceae. Hierba anual, flores blancas y/o azules. El color está regulado por un loci, donde el azul es dominante sobre el blanco.	Escarabajo <i>Trichochorus</i> sp. (Melyridae). No encontraron diferencias significativas entre la proporción de visita a cada morfo.	El morfo azul produce más semillas en años con lluvias escasas, el morfo blanco produce más semillas en años húmedos. No hay diferencias significativas en la visita de los polinizadores entre morfos, ni en la eficiencia en el uso del agua. La selección variable en tiempo y espacio, tanto en dirección como en magnitud podría ser responsable de mantener el polimorfismo en algunas poblaciones, mientras que en otras se debe al flujo génico entre poblaciones vecinas.
-------------------------------	--	---	--

---

**ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA**

## APÉNDICE II

Tablas con los valores de diferencia entre las medias de los atributos medidos, según la prueba de comparaciones múltiples de Tukey-Kramer, para cada morfo en las tres poblaciones dimórficas y la monomórfica.

Tabla 1. Valores de diferencia para la **estatura media** de los individuos por población y morfo según la prueba de comparaciones múltiples de Tukey-Kramer. Los valores positivos en negritas son estadísticamente significativos ( $p \leq 0.05$ ). Las diferencias cercanas a la diagonal corresponden a medias similares y con valores de diferencia menores, los valores de diferencia mayores se encuentran en la esquina inferior izquierda.

	<i>M</i>	<i>Cb</i>	<i>Cr</i>	<i>Pr</i>	<i>Pb</i>	<i>Tr</i>
<i>Cb</i>	<b>0.81626</b>					
<i>Cr</i>	<b>1.18066</b>	-0.42945				
<i>Pr</i>	<b>1.81817</b>	<b>0.20806</b>	-0.15634			
<i>Pb</i>	<b>2.22273</b>	<b>0.61262</b>	<b>0.24822</b>	-0.38929		
<i>Tr</i>	<b>2.90592</b>	<b>1.29581</b>	<b>0.93141</b>	<b>0.29390</b>	-0.09786	
<i>Tb</i>	<b>3.95246</b>	<b>2.34235</b>	<b>1.97795</b>	<b>1.34044</b>	<b>0.94873</b>	-0.79385

Tabla 2. Valores de diferencia para el **número de ramas** por población y morfo según la prueba de comparaciones múltiples de Tukey-Kramer. Los valores positivos en negritas son estadísticamente significativos ( $p \leq 0.05$ ). Las diferencias cercanas a la diagonal corresponden a medias similares y con valores de diferencia menores, los valores de diferencia mayores se encuentran en la esquina inferior izquierda.

	<i>M</i>	<i>Pr</i>	<i>Pb</i>	<i>Cb</i>	<i>Tr</i>	<i>Cr</i>
<i>Pr</i>	-0.27446					
<i>Pb</i>	<b>0.53077</b>	-1.30256				
<i>Cb</i>	<b>0.92554</b>	-0.90780	-1.67890			
<i>Tr</i>	<b>1.07181</b>	-0.76152	-1.53277	-1.96152		
<i>Cr</i>	<b>1.09220</b>	-0.74113	-1.51224	-1.94113	-2.12359	
<i>Tb</i>	<b>1.09220</b>	-0.74113	-1.51224	-1.94113	-2.12359	-2.10780

Tabla 3. Valores de diferencia para la **biomasa** de los individuos por población y morfo según la prueba de comparaciones múltiples de Tukey-Kramer. Los valores positivos en negritas son estadísticamente significativos ( $p \leq 0.05$ ). Las diferencias cercanas a la diagonal corresponden a medias similares y con valores de diferencia menores, los valores de diferencia mayores se encuentran en la esquina inferior izquierda.

	<i>M</i>	<i>Pr</i>	<i>Cb</i>	<i>Cr</i>	<i>Pb</i>	<i>Tr</i>
<i>Pr</i>	<b>0.17502</b>					
<i>Cb</i>	<b>0.20358</b>	-0.29047				
<i>Cr</i>	<b>0.35850</b>	-0.13555	-0.16958			
<i>Pb</i>	<b>0.55860</b>	<b>0.06456</b>	<b>0.03050</b>	-0.11892		
<i>Tr</i>	<b>0.61068</b>	<b>0.11663</b>	<b>0.08267</b>	-0.06684	-0.26185	
<i>Tb</i>	<b>1.08291</b>	<b>0.58887</b>	<b>0.55486</b>	<b>0.40539</b>	<b>0.21043</b>	<b>0.13580</b>

Tabla 4. Valores de diferencia para la **asignación de recursos a la raíz** por población y morfo según la prueba de comparaciones múltiples de Tukey-Kramer. Los valores positivos en negritas son estadísticamente significativos ( $p \leq 0.05$ ). Las diferencias cercanas a la diagonal corresponden a medias similares y con valores de diferencia menores, los valores de diferencia mayores se encuentran en la esquina inferior izquierda.

	<i>Pb</i>	<i>Cr</i>	<i>Cb</i>	<i>M</i>	<i>Pr</i>	<i>Tr</i>
<i>Cr</i>	-0.07963					
<i>Cb</i>	-0.05309	-0.06802				
<i>M</i>	-0.04408	-0.05901	-0.08718			
<i>Pr</i>	-0.04361	-0.05854	-0.08718	-0.09408		
<i>Tr</i>	-0.04003	-0.05494	-0.08309	-0.09049	-0.09096	
<i>Tb</i>	-0.00086	-0.01579	-0.04395	-0.05134	-0.05181	-0.06057

Tabla 5. Valores de diferencia para el **esfuerzo reproductivo** por población y morfo según la prueba de comparaciones múltiples de Tukey-Kramer. Los valores positivos en negritas son estadísticamente significativos ( $p \leq 0.05$ ). Las diferencias cercanas a la diagonal corresponden a medias similares y con valores de diferencia menores, los valores de diferencia mayores se encuentran en la esquina inferior izquierda.

	<i>M</i>	<i>Pr</i>	<i>Tr</i>	<i>Cb</i>	<i>Cr</i>	<i>Pb</i>
<i>Pr</i>	0.324315					
<i>Tr</i>	0.413203	-0.17781				
<i>Cb</i>	0.444830	-0.14618	-0.23965			
<i>Cr</i>	0.493106	-0.0979	-0.19137	-0.21842		
<i>Pb</i>	0.560950	-0.03006	-0.12354	-0.15057	-0.19885	
<i>Tb</i>	0.698826	0.107816	0.014350	-0.0127	-0.06097	-0.1245

Tabla 6. Valores de diferencia para el **éxito reproductivo** por población y morfo según la prueba de comparaciones múltiples de Tukey-Kramer. Los valores positivos en negritas son estadísticamente significativos ( $p \leq 0.05$ ). Las diferencias cercanas a la diagonal corresponden a medias similares y con valores de diferencia menores, los valores de diferencia mayores se encuentran en la esquina inferior izquierda.

	<i>M</i>	<i>Pr</i>	<i>Tr</i>	<i>Pb</i>	<i>Cb</i>	<i>Cr</i>
<i>Pr</i>	-0.65906					
<i>Tr</i>	-0.44699	-0.68415				
<i>Pb</i>	0.03831	-0.20096	-0.54000			
<i>Cb</i>	0.57285	0.33488	-0.00093	-0.31712		
<i>Cr</i>	0.82065	0.58157	0.24300	-0.06932	-0.70677	
<i>Tb</i>	1.14006	0.90262	0.56813	0.25009	-0.38384	-0.54629

Tabla 7. Valores de diferencia para la **longitud de los aquenios** por población y morfo según la prueba de comparaciones múltiples de Tukey-Kramer. Los valores positivos en negritas son estadísticamente significativos ( $p \leq 0.05$ ). Las diferencias cercanas a la diagonal corresponden a medias similares y con valores de diferencia menores, los valores de diferencia mayores se encuentran en la esquina inferior izquierda.

	<i>Cb</i>	<i>Cr</i>	<i>Tb</i>	<i>Pr</i>	<i>Pb</i>	<i>Tr</i>
<i>Cr</i>	-0.3397					
<i>Tb</i>	-0.01443	-0.1846				
<i>Pr</i>	<b>0.027840</b>	-0.14102	-0.54174			
<i>Pb</i>	<b>0.288951</b>	<b>0.120743</b>	-0.28093	-0.26508		
<i>Tr</i>	<b>0.406351</b>	<b>0.235873</b>	-0.16245	-0.14911	-0.38484	
<i>M</i>	<b>0.479951</b>	<b>0.311743</b>	-0.08993	-0.07408	-0.30858	-0.52518

Tabla 8. Valores de diferencia para el **peso de los aquenios** por población y morfo según la prueba de comparaciones múltiples de Tukey-Kramer. Los valores positivos en negritas son estadísticamente significativos ( $p \leq 0.05$ ). Las diferencias cercanas a la diagonal corresponden a medias similares y con valores de diferencia menores, los valores de diferencia mayores se encuentran en la esquina inferior izquierda.

	<i>Cb</i>	<i>Cr</i>	<i>Pr</i>	<i>Pb</i>	<i>M</i>	<i>Tr</i>
<i>Cr</i>	-0.04976					
<i>Pr</i>	<b>0.131209</b>	<b>0.108183</b>				
<i>Pb</i>	<b>0.170025</b>	<b>0.147092</b>	-0.03649			
<i>M</i>	<b>0.182655</b>	<b>0.159722</b>	-0.02386	-0.05887		
<i>Tr</i>	<b>0.207741</b>	<b>0.184483</b>	<b>0.001018</b>	-0.03417	-0.0468	
<i>Tb</i>	<b>0.221371</b>	<b>0.198157</b>	<b>0.014676</b>	-0.02048	-0.03311	-0.07186

### APÉNDICE III

Tabla 1. Coeficientes de asociación (correlación) de Pearson para los individuos de **ambos morfos** pertenecientes a las tres poblaciones dimórficas. EI, estatura por individuo; RI, ramificación por individuo; BI, biomasa por individuo; AR, asignación a la raíz; ESR, esfuerzo reproductivo; EXRP, éxito reproductivo; PPA, peso promedio de los achenios; LPA, longitud promedio de los achenios. Las negritas indican los valores estadísticamente significativos de  $\text{Prob}>|\text{Rho}|$  \*\*\*<0.0001, \*\*<0.0010, \*<0.0050, +≤0.05

<i>Todos los individuos</i>	<i>EI</i>	<i>RI</i>	<i>BI</i>	<i>AR</i>	<i>ESR</i>	<i>EXRP</i>	<i>PPA</i>
<i>RI</i>	0.1159						
<i>BI</i>	<b>0.8150***</b>	<b>0.3570***</b>					
<i>AR</i>	<b>0.1609*</b>	0.0391	<b>0.3164***</b>				
<i>ESR</i>	<b>0.5372***</b>	<b>0.3676***</b>	<b>0.8134***</b>	<b>0.2104+</b>			
<i>EXRP</i>	<b>0.2842*</b>	<b>0.2806**</b>	<b>0.5405***</b>	<b>0.2309*</b>	<b>0.5127***</b>		
<i>PPA</i>	<b>0.5003***</b>	-0.0678	<b>0.3112**</b>	-0.0134	0.0107	<b>-0.2108+</b>	
<i>LPA</i>	<b>0.2217*</b>	-0.0129	<b>0.2032+</b>	0.0717	-0.0018	-0.0766	<b>0.5542***</b>

Tabla 2. Coeficientes de asociación (correlación) de Pearson para los individuos del **morfo rosado en Santa Rita**. EI, estatura por individuo; RI, ramificación por individuo; BI, biomasa por individuo; AR, asignación a la raíz; ESR, esfuerzo reproductivo; EXRP, éxito reproductivo; PPA, peso promedio de los achenios; LPA, longitud promedio de los achenios. Las negritas indican los valores estadísticamente significativos de  $\text{Prob}>|\text{Rho}|$  \*\*\*<0.0001, \*\*<0.0010, \*<0.0050, +≤0.05

<i>Todos los individuos</i>	<i>EI</i>	<i>RI</i>	<i>BI</i>	<i>AR</i>	<i>ESR</i>	<i>EXRP</i>	<i>PPA</i>
<i>RI</i>	0.0594						
<i>BI</i>	<b>0.6138**</b>	<b>0.5022*</b>					
<i>AR</i>	-0.0869	-0.0322	0.1011				
<i>ESR</i>	<b>0.4492+</b>	<b>0.5525*</b>	<b>0.8508***</b>	0.0128			
<i>EXRP</i>	0.1078	0.2478	<b>0.5634*</b>	0.2144	<b>0.5008+</b>		
<i>PPA</i>	<b>0.4709+</b>	0.2819	<b>0.6347**</b>	-0.2172	<b>0.6330**</b>	0.2472	
<i>LPA</i>	0.1274	0.1061	<b>0.5653*</b>	-0.0149	0.3371	0.3165	<b>0.5897*</b>

Tabla 3. Coeficientes de asociación (correlación) de Pearson para los individuos del **morfo blanco en Santa Rita**. EI, estatura por individuo; RI, ramificación por individuo; BI, biomasa por individuo; AR, asignación a la raíz; ESR, esfuerzo reproductivo; EXRP, éxito reproductivo; PPA, peso promedio de los achenios; LPA, longitud promedio de los achenios. Las negritas indican los valores estadísticamente significativos de  $\text{Prob}>|\text{Rho}|$  \*\*\*<0.0001, \*\*<0.0010, \*<0.0050, +≤0.05

<i>Todos los individuos</i>	<i>EI</i>	<i>RI</i>	<i>BI</i>	<i>AR</i>	<i>ESR</i>	<i>EXRP</i>	<i>PPA</i>
<i>RI</i>	-0.0566						
<i>BI</i>	<b>0.8203***</b>	<b>0.3642+</b>					
<i>AR</i>	-0.2410	0.1549	0.0800				
<i>ESR</i>	<b>0.5451*</b>	<b>0.4081+</b>	<b>0.8036***</b>	-0.0218			
<i>EXRP</i>	<b>0.6352**</b>	0.1020	<b>0.6117**</b>	0.0270	0.3047		
<i>PPA</i>	0.0364	0.1828	0.1788	0.2578	-0.0511	0.1592	
<i>LPA</i>	0.2415	-0.0085	0.3308	0.2939	0.2062	0.3092	<b>0.3679</b>

Tabla 4. Coeficientes de asociación (correlación) de Pearson para los individuos del **morfo rosado en Cuautlancingo**. EI, estatura por individuo; RI, ramificación por individuo; BI, biomasa por individuo; AR, asignación a la raíz; ESR, esfuerzo reproductivo; EXRP, éxito reproductivo; PPA, peso promedio de los achenios; LPA, longitud promedio de los achenios. Las negritas indican los valores estadísticamente significativos de  $\text{Prob}>|\text{Rho}|$  \*\*\*<0.0001, \*\*<0.0010, \*<0.0050, +≤0.05

<i>Todos los individuos</i>	<i>EI</i>	<i>RI</i>	<i>BI</i>	<i>AR</i>	<i>ESR</i>	<i>EXRP</i>	<i>PPA</i>
<i>RI</i>	<b>0.4385+</b>						
<i>BI</i>	<b>0.9190***</b>	<b>0.4978+</b>					
<i>AR</i>	-0.0441	0.0460	-0.0034				
<i>ESR</i>	<b>0.8056***</b>	<b>0.5115*</b>	<b>0.9092***</b>	-0.0411			
<i>EXRP</i>	0.2954	0.0649	0.4435	0.1281	0.3151		
<i>PPA</i>	-0.0144	-0.0946	-0.1387	-0.2456	-0.1451	-0.1368	
<i>LPA</i>	-0.1729	0.2837	-0.1178	0.2837	-0.1741	0.2117	0.2505

Tabla 5. Coeficientes de asociación (correlación) de Pearson para los individuos del **morfo blanco en Cuautlancingo**. EI, estatura por individuo; RI, ramificación por individuo; BI, biomasa por individuo; AR, asignación a la raíz; ESR, esfuerzo reproductivo; EXRP, éxito reproductivo; PPA, peso promedio de los achenios; LPA, longitud promedio de los achenios. Las negritas indican los valores estadísticamente significativos de  $Prob > |Rho|$  \*\*\*<0.0001, \*\*<0.0010, \*<0.0050, +≤0.05

<i>Todos los individuos</i>	<i>EI</i>	<i>RI</i>	<i>BI</i>	<i>AR</i>	<i>ESR</i>	<i>EXRP</i>	<i>PPA</i>
<i>RI</i>	0.1740						
<i>BI</i>	<b>0.8606***</b>	0.1523					
<i>AR</i>	-0.1473	-0.0061	-0.1215				
<i>ESR</i>	<b>0.6407**</b>	0.1284	<b>0.8557***</b>	0.0745			
<i>EXRP</i>	0.3409	0.2732	0.3731	0.0163	<b>0.4081+</b>		
<i>PPA</i>	-0.0075	-0.0666	-0.1160	-0.2543	-0.3490	-0.3533	
<i>LPA</i>	0.0772	0.0046	-0.0334	-0.0827	-0.1056	-0.3376	<b>0.4553+</b>

Tabla 6. Coeficientes de asociación (correlación) de Pearson para los individuos del **morfo rosado en Toluca**. EI, estatura por individuo; RI, ramificación por individuo; BI, biomasa por individuo; AR, asignación a la raíz; ESR, esfuerzo reproductivo; EXRP, éxito reproductivo; PPA, peso promedio de los achenios; LPA, longitud promedio de los achenios. Las negritas indican los valores estadísticamente significativos de  $Prob > |Rho|$  \*\*\*<0.0001, \*\*<0.0010, \*<0.0050, +≤0.05

<i>Todos los individuos</i>	<i>EI</i>	<i>RI</i>	<i>BI</i>	<i>AR</i>	<i>ESR</i>	<i>EXRP</i>	<i>PPA</i>
<i>RI</i>	0.3439						
<i>BI</i>	<b>0.5326*</b>	0.2220					
<i>AR</i>	0.0335	0.0482	<b>0.3878+</b>				
<i>ESR</i>	<b>0.5771*</b>	0.1111	<b>0.7791***</b>	0.2280			
<i>EXRP</i>	0.3554	0.1072	<b>0.4829+</b>	0.3870	<b>0.5014+</b>		
<i>PPA</i>	0.0903	-0.0823	0.1011	-0.0701	-0.0492	-0.0210	
<i>LPA</i>	0.3742	0.3630	0.4001	<b>0.4507+</b>	0.2135	0.2552	<b>0.5576+</b>

Tabla 7. Coeficientes de asociación (correlación) de Pearson para los individuos del **morfo blanco en Toluca**. EI, estatura por individuo; RI, ramificación por individuo; BI, biomasa por individuo; AR, asignación a la raíz; ESR, esfuerzo reproductivo; EXRP, éxito reproductivo; PPA, peso promedio de los achenios; LPA, longitud promedio de los achenios. Las negritas indican los valores estadísticamente significativos de  $\text{Prob}>|\text{Rho}|$  \*\*\*<0.0001, \*\*<0.0010, \*<0.0050, + $\leq 0.05$

<i>Todos los individuos</i>	<i>EI</i>	<i>RI</i>	<i>BI</i>	<i>AR</i>	<i>ESR</i>	<i>EXRP</i>	<i>PPA</i>
<i>RI</i>	-0.1016						
<i>BI</i>	<b>0.7172***</b>	<b>0.7172***</b>					
<i>AR</i>	<b>0.4202+</b>	<b>0.4202+</b>	<b>0.3896+</b>				
<i>ESR</i>	<b>0.6908***</b>	0.1467	<b>0.7960***</b>	<b>0.5891**</b>			
<i>EXRP</i>	<b>0.5457+</b>	0.0899	<b>0.6989**</b>	<b>0.4462+</b>	<b>0.7512**</b>		
<i>PPA</i>	0.0193	0.2490	0.0334	-0.1118	0.0007	-0.0130	
<i>LPA</i>	-0.3055	0.1551	-0.0376	-0.1189	-0.2968	-0.0317	<b>0.4198+</b>