



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**Biología reproductiva de *Fuchsia encliandra*
(Onagraceae): una población subdioica**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Biología Ambiental)**

P R E S E N T A

Lislie Solis Montero

DIRECTOR DE TESIS: Dr. César Augusto Domínguez-Pérez Tejada

MÉXICO, D. F.

Octubre, 2008



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.

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca otorgada con número de registro 203149 para realizar los estudios de maestría.

Al DGAPA-UNAM y al proyecto PAPIIT IN228907 por el apoyo financiero para realizar el proyecto de investigación.

A los miembros del Comité tutorial: Dr. Zenón Cano Santana, Dr. Raúl Ernesto Alcalá Martínez y Dr. César Domínguez-Pérez Tejada por enriquecer esta tesis con sus comentarios.

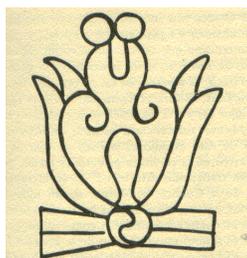
Tlazohcamati

A mi familia que es el impulso de mi corazón

Mis papás Lucy y César

Mis hermanos Circe y Jadir

Mi abuelita Melita y mi tía Rosalba



Yecoc xochitl

Yecoc xochitl:

ma in nequimilolo,

ma in necuiltonolo...

Huel ixtihuitz

cuecuyontihuitz.

Zan xopan nomacicatihuitz,

cempohualxochitl.

Yecoc xochitl tepetitech.

Llegaron las flores

Llegaron las flores:

que sean ellas gala,

que sean ellas riqueza...

Bien nos muestras su faz

vienen a abrir sus corolas.

Sólo en primavera alcanzan su

perfección,

las innumerables flores.

Llegaron las flores al borde de la

montaña.

Traducción: A. M. Garibay

Agradecimientos

A mis ayudantes de campo **Tania Arteaga, Mayra Pérez, Eduardo Blancas, Circe Solís, Isidro Padilla y Carlos Peralta** por compartir las Joyas conmigo.

A **Biól. Rubén Ramírez**, encargado de la estación científica Las Joyas, Reserva de Manantlán, Jalisco por su apoyo logístico en el trabajo de campo, así como, a todo el personal de la estación por su amabilidad durante mi estancia en Las Joyas.

Al **Dr. César Domínguez** por guiarme en este estudio e introducirme a la ecología evolutiva de los sistemas reproductivos en plantas.

Al **Dr. Zenón Cano** y el **Dr. Raúl Alcalá** por sus comentarios, sugerencias e ideas que enriquecieron esta tesis.

Al **Biól. Rubén Pérez Ishiwara** por su ayuda en el trabajo de campo y en la logística de la investigación. Rubik muchas gracias por tu apoyo personal.

Al **Dr. Mariano Ordano** por su ayuda en el trabajo de campo y sus comentarios que enriquecieron esta tesis.

Al **M. en C. Alejandro Martínez Mena** y el **Biól. Alfredo Gamboa** por su apoyo en la fotomicrografía.

A la **M. en C. Mónica Karina Pérez Pacheco** y el **M. en C. Ricardo Wong** por su apoyo en la microtécnica.

A la **Dra. Silvia Espinosa Matías** por su apoyo en Microscopia Electrónica de Barrido.

A la **Dra. Saray Contreras** del CUCSUR por su ayuda en la identificación de los colibríes y al **M. en C. Arturo Solís** por depositar los ejemplares de herbario en el ZEA.

A la **Dra. Judith Márquez** por su apoyo en el estudio de la anatomía floral. En especial por su cariño y por llamarme “Lisi”.

A la **Dra. María del Coro Arizmendi** por enriquecer esta tesis con sus comentarios.

Al **Dr. Alejandro Flores** y el **Dr. Mario Ishiki**, por creer en mí tanto académicamente como personalmente, pero sobre todo por apoyarme siempre.

A mis **amigas** del laboratorio interacción planta-animal **Lupis, Betsa, Poli, Lluvis** y **Jesico**, así como a mis **amigas** de casa **Reynis, Edna y Adrianita** por acompañarme en esta travesía.

Solis-Montero, L. 2008. Biología reproductiva de *Fuchsia encliandra* (Onagraceae): una población subdioica. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. 58 pp.

Resumen

El dioicismo se caracteriza por la presencia de individuos unisexuales en las poblaciones de plantas. Este sistema reproductivo es considerado raro en las angiospermas. Debido a esto los biólogos evolucionistas se han interesado en las fuerzas evolutivas involucradas en la especialización sexual a partir de un ancestro hermafrodita. Aunque existen varias hipótesis que explican la evolución al dioicismo, existen muy pocos trabajos que identifiquen las fuerzas de selección que promueven este tipo de especialización. En el caso del subdioicismo (individuos unisexuales e individuos diferenciados imperfectamente), es un excelente modelo de estudio que permite evaluar los parámetros relevantes para la evolución al dioicismo tales como: la asignación de recursos a las funciones sexuales, la magnitud de la ventaja compensatoria y la depresión por endogamia. Por lo tanto, el objetivo general de esta tesis fue determinar la magnitud de la ventaja compensatoria de los morfos unisexuales de *Fuchsia encliandra* en una población subdioica. Para ello, se caracterizó la biología de la polinización y la morfología floral de los morfos de esta especie. Así como, se comparó la magnitud de la ventaja compensatoria de los morfos unisexuales (hembra y macho) con el morfo cosexual (los individuos intermedios), a través de evaluar la adecuación de las hembras y los individuos intermedios en condiciones de campo y por medio de un experimento de polinización artificial. Se encontró que *F. encliandra* es un especie morfológicamente subdioica, pero funcionalmente dioica. Debido a que los morfos unisexuales presentan una mayor adecuación que el morfo cosexual. Las hembras presentan una marcada ventaja compensatoria al registrar una mayor producción de frutos y calidad y cantidad de semillas. Así como, los machos producen una mayor cantidad de polen que los individuos intermedios, aunque no se encontraron diferencias en la producción de frutos en las hembras en función del origen del polen. Sin embargo, el subdioicismo se mantiene, ya que los individuos intermedios obtienen adecuación por ambas vías sexuales, además que el morfo intermedio podría ser resultado de la unión

incompleta entre los factores de determinación sexual. Finalmente, se concluye que los individuos intermedios no están sujetos a una fuerza de selección negativa que los elimine y por lo tanto la diecia podría estar evolucionando a una escala muy lenta.

Palabras claves: dioicismo, evolución, *Fuchsia encliandra*, Onagraceae, subdioicismo.

Solis-Montero, L. 2008. Reproductive biology of *Fuchsia encliandra* (Onagraceae): a subdioecious population. Thesis of master degree. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. 58 pp.

Abstract

Dioecy is a rare reproductive system characterized by the presence of male and female individuals within plant populations. Evolutionary biologists have been long interested on the evolutionary forces involved in the evolution of sexual specialization from hermaphroditic ancestors. Although several hypotheses have been advanced, there are very few studies in which the selective forces promoting sexual specialization have been identified. In this sense, intermediate reproductive systems as subdioecy (a population composed by female, male and imperfectly differentiated individuals) represent excellent study systems to test evolutionary hypotheses regarding the evolution of dioecy such as sexual allocation, reproductive compensation and inbreeding depression. The main goal of this thesis was to determine the magnitude of the reproductive compensation expressed by the unisexual morphs of the subdioecious *Fuchsia encliandra*. To this end, I studied the pollination biology and floral morphology of this species floral morphs. Finally, I also estimated the magnitude of the reproductive compensation expressed by males and females compared with intermediate individuals through evaluate the fitnesses of females and intermediate individuals in natural conditions and with a crossing design. Results indicate that although *F. encliandra* is morphologically subdioecious it functions as a dioecious species. Unisexual morphs had a higher reproductive output. Females had a higher fruit set and produced more viable seeds than intermediate individuals. Male flowers produce more pollen than intermediate individuals, although I failed to find differences in their ability to father seeds. Subdioecy seems to persist because intermediate individuals gain some fitness through both sexual functions and because the sex determining mechanism still allows the production of intermediate individuals. Given that there seems to be no selective pressures against intermediate individuals, dioecy seems to be evolving at a very slow rate.

Key words: dioecy, evolution, *Fuchsia encliandra*, Onagraceae, subdioecy.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Justificación de la investigación.	6
2. OBJETIVOS	7
3. MATERIALES Y MÉTODOS	9
3.1. Sitio de estudio.....	9
3.2. Especie de estudio.....	9
3.2.1. <i>El género Fuchsia L.</i>	9
3.2.2. <i>Fuchsia encliandra Steudel.</i>	11
3.3. Descripción del sistema reproductivo de <i>F. encliandra</i>	13
3.3.1. <i>Historia natural.</i>	13
3.3.2. <i>Morfología floral.</i>	14
3.4. Estimación de la magnitud de la ventaja compensatoria de los machos y de las hembras de <i>F. encliandra.</i>	15
3.5. Análisis estadísticos	18
4. RESULTADOS	21
4.1. Descripción del sistema reproductivo de <i>F. encliandra</i>	21
4.1.1. <i>Historia natural.</i>	21
4.1.2. <i>Morfología floral.</i>	25
4.2. Magnitud de la ventaja compensatoria de los machos y de las hembras de <i>F. encliandra.</i>	34
4.2.1. <i>El éxito reproductivo de las hembras y de los individuos intermedios en condiciones de campo.</i> 34	
4.2.2. <i>El éxito reproductivo de las hembras y de los individuos intermedios en el experimento de polinización artificial.</i>	36
5. DISCUSIÓN	43
6. CONCLUSIONES	49
7. RECOMENDACIONES	50
LITERATURA CITADA	52
ANEXO 1. Otras interacciones en <i>F. encliandra.</i>	57

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Sistema reproductivo de las especies de <i>Fuchsia</i> sección <i>Encliandra</i>	10
Tabla 2. Medidas morfológicas de las flores femeninas, hermafroditas y masculinas de <i>F. encliandra</i>	27
Tabla 3. Diferencias en la morfología del gineceo entre las flores femeninas y hermafroditas de <i>F. encliandra</i>	28
Tabla 4. Tamaño de los granos polen con dos aberturas en las flores masculinas y hermafroditas de <i>F. encliandra</i>	33
Tabla 5. <i>Loadings</i> de los dos primeros componentes principales extraídos a partir de 11 variables medidas en los cuatro tipos de flor.....	34
Tabla 6. Componentes de la adecuación femenina de las hembras y de los individuos intermedios de <i>F. encliandra</i> en condiciones de campo.....	38
Tabla 7. Comparación de los frutos y las semillas del experimento de polinización artificial en las hembras de <i>F. encliandra</i>	41

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Esquema de la teoría de asignación de recursos a las funciones sexuales para el caso del hermafroditismo y del dioicismo.....	2
Figura 2. Distribución de <i>F. encliandra</i> en México.....	12
Figura 3. Esquema de los cuatro tipos de flor que produce <i>F. encliandra</i> según las medidas consideradas para caracterizar la morfología floral.....	16
Figura 4. Experimento de polinización artificial en <i>F. encliandra</i>	18
Figura 5. Producción de flores por individuo entre los morfos de <i>F. encliandra</i>	22
Figura 6. Producción de néctar, A) volumen de néctar, B) concentración de azúcar en el néctar, y C) cantidad de azúcar del néctar de los cuatro tipos de flor en <i>F. encliandra</i>	23
Figura 7. Tasa de visitas de los polinizadores para los tres morfos.....	24
Figura 8. Morfo hembra. A) Flores femeninas y frutos, B) flor femenina, C) estambre estéril (estaminodio), D) corte transversal de la antera estéril, E) antera con granos de polen degenerados, F) rafidios en el interior de la antera, G) nectario, H) estigma con cuatro lóbulos, I) corte transversal de ovario con dos óvulos por lóculo y J) corte longitudinal de óvulos sésiles, anátropos y bitégmicos.....	26
Figura 9. Morfo intermedio. A) Flores hermafroditas y frutos, B) flor hermafrodita, C) dos series de estambres S1 y S2, D) estigma bilobulado, E) corte transversal de ovario con óvulos, F) corte transversal de la flor, cuatro anteras con 16 microesporangios, sólo cuatro son funcionales, G) grano de polen con tres aberturas y H) grano de polen con dos aberturas.....	29
Figura 10. Morfo macho. A) Flores masculinas, B) flor masculina, C) corte longitudinal de la flor: nectario y pistilodio, D) corte longitudinal de la antera: epidermis, endotecio, capa media, tapete binucleado y uninucleado y las tétradas rodeadas de calosa, E) dos series de estambres S1 y S2, F) tapete secretor degradado y granos de polen jóvenes, uninucleados con exina, G) corte transversal de la antera tetraesporangiada con granos	

de polen en su interior, septo roto, estomio y engrosamiento del endotecio y H) grano de polen maduro con dos aberturas.	31
Figura 11. Morfo intermedio. A) Dos series de estambres S1 y S2 en flores masculinas, B) corte longitudinal de la flor masculina: nectario (MO), C) flor neutra, sin ovario y anteras atrofiadas, D) corte longitudinal de la antera, microesporangio con granos de polen atróficos y E) grano de polen con dos aberturas.	32
Figura 12. Componentes principales de la morfología floral. A) Componente principal uno (CP1), y B) componente principal dos (CP2) en los diferentes tipos de flor	35
Figura 13. Componente principal uno (CP1) <i>versus</i> el componente principal dos (CP2) en los diferentes tipos de flor.	36
Figura 14. Probabilidad de germinación de las semillas de las hembras y los individuos intermedios polinizadas de manera natural.	39
Figura 15. Resultados del experimento de polinización artificial.	40
Figura 16. Probabilidad de germinación de las semillas de los tratamientos de polinización artificial.	42

1. INTRODUCCIÓN

El dioicismo se caracteriza por la presencia de individuos unisexuales (machos y hembras) en una especie. Sólo el 6% de las especies de angiospermas son dioicas, a diferencia de los animales que presentan en su mayoría sistemas reproductivos caracterizados por individuos unisexuales (gonocorismo) (Charlesworth, 1999).

La teoría de asignación de recursos a las funciones sexuales (masculina y femenina) explica la evolución al dioicismo. Este modelo considera la forma de las curvaturas de la adecuación femenina y la masculina como una función de la proporción de recursos invertidos a la función masculina (r); dado que los recursos son limitados, entonces la proporción de recursos invertidos a la función femenina es $1-r$. Es decir, a medida que la curvatura de la adecuación masculina se incrementa la adecuación femenina decrece o viceversa. Cuando la curvatura de la adecuación es convexa se favorece el hermafroditismo, donde se obtiene la máxima adecuación al invertir la misma cantidad de recursos a ambas funciones sexuales; en cambio cuando la curvatura es cóncava se favorece el dioicismo, porque la máxima adecuación se obtiene cuando se tiene sexos separados (Eguiarte *et al.*, 1999; Campbell, 2000; fig. 1).

Sin embargo, el dioicismo es raro en las angiospermas, por lo que existen varias hipótesis sobre la prevalencia del hermafroditismo que explican el porque la curva de adecuación masculina se satura, es decir la curvatura es convexa (Campbell, 2000). La primera considera que los polinizadores pierden polen o se saturan de éste, por lo tanto, aunque se produzca más polen ya no aumenta su transporte a otras flores. Así como, el hecho de producir más polen incrementaría la geitonogamia a expensas de la polinización cruzada. Finalmente, la competencia que existe entre los granos de polen que se depositan en el mismo estigma, hace hasta cierto punto, que ya no valga la pena invertir más en la producción de polen.

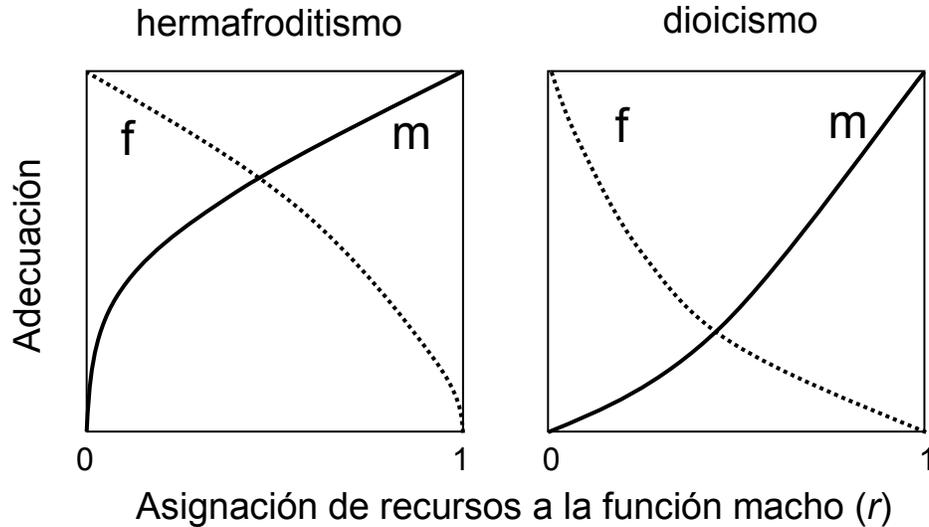


Figura 1. Esquema de la teoría de asignación de recursos a las funciones sexuales (f = femenina y m = masculina) para el caso del hermafroditismo y del dioicismo (el esquema se elaboró según los esquemas de Eguiarte *et al.*, 1999 y Campbell, 2000).

Por otra parte, la evolución al dioicismo tiene costos asociados a la especialización sexual como la reducción de la variabilidad genética debido a un menor tamaño efectivo de la población. Esta disminución puede ocurrir porque los polinizadores discriminan a las hembras por su menor despliegue floral y menor producción de recompensas; por un sesgo en la proporción sexual; y por la falta de sincronía reproductiva entre machos y hembras (Abarca *et al.*, 2008).

La mayoría de los modelos de la evolución al dioicismo o diecia consideran como principal fuerza de selección el incrementar la polinización cruzada (Thomson y Barrett, 1981), la cual favorece a los individuos unisexuales, ya que los individuos hermafroditas son susceptibles al efecto negativo de las cruza endogámicas (Charlesworth, 1999). Otro modelo considera un simple argumento energético: el esfuerzo reproductivo de las hembras está limitado por la disponibilidad de recursos. La selección actúa incrementando el esfuerzo reproductivo a una función sexual y disminuyendo la otra (Olson y Antonovics, 2000). Este modelo no excluye la hipótesis tradicional de la ventaja del entrecruzamiento (Atsatt y Rundel, 1982).

Además de los modelos comentados anteriormente, algunos autores mencionan otras fuerzas de selección que explican la evolución a la diecia tales como: la selección sexual, la influencia de los polinizadores, la dispersión de semillas y la depredación (Willson, 1979; Bawa, 1980; Ross, 1982). Bawa (1980) señala que son diversos los factores que favorecen la diecia y que la importancia de cada uno de ellos es diferente dependiendo del taxa y del hábitat. En su opinión, en los ambientes tropicales en donde las comunidades son más complejas, los factores mencionados anteriormente juegan un papel más importante que el entrecruzamiento, aunque, Thomson y Barrett (1981) consideran que la principal fuerza de selección a la evolución a la diecia es el entrecruzamiento, ya que existe una correlación negativa entre la diecia y la incompatibilidad. Estos autores también consideran que las correlaciones ecológicas pueden ser explicadas como un producto de la selección por entrecruzamiento.

Por su parte, la evolución al dioicismo requiere de tres mutaciones, una mutación que esterilice la función masculina, otra que esterilice la función femenina y, finalmente, una que ligue los genes de determinación sexual y evite la formación de individuos hermafroditas o neutros en la progenie (Bawa, 1980; Charlesworth, 1991).

Una vez que surge una mutación que esteriliza una de las funciones sexuales se reduce la adecuación que originalmente se obtenía por esa vía. Por lo tanto, el mantenimiento de un mutante unisexual depende de su “ventaja compensatoria” y/o de la depresión por endogamia en los individuos hermafroditas (Lewis, 1941; Charlesworth y Charlesworth, 1978; Charlesworth, 1999). En el caso de las hembras (estériles para la función masculina), esta ventaja se expresa a través de la producción de más y/o mejores semillas (Wolfe y Shmida, 1997). En contraste, los machos (estériles para la función femenina) deberán producir más polen con una mayor habilidad competitiva que el de los individuos hermafroditas (Ross, 1978, 1980; Domme *et al.*, 1999).

La magnitud de la compensación para mantener un mutante unisexual está determinada por el modo de herencia de la esterilidad masculina. Cuando la herencia es nuclear, las hembras necesitan más del doble de la fertilidad de las hermafroditas. Si la esterilidad es citoplasmática, las hembras sólo necesitan un poco más de fertilidad que las hermafroditas para mantenerse en la población (Lewis, 1941). En cambio, cuando la esterilidad es núcleo-citoplasmática, la magnitud de compensación es la intermedia entre la

esperada por la herencia nuclear y la citoplasmática. Aunque, la variación en la fecundidad está asociada con el modo de herencia y el mecanismo fisiológico de compensación, también depende de factores ambientales y de las interacciones bióticas como planta-polinizador y planta-depredador (Rosas *et al.*, 2005; Boege y Domínguez, 2008).

Las rutas reportadas de evolución al dioicismo son: 1) hermafroditismo-ginodiecia-diecia, 2) monoecia-paradiecia-diecia, 3) heterostilia-diecia, 4) hermafroditismo-andromonoecia-androdiecia-diecia, y 5) hermafroditismo (dicogamia o heterodicogama)-diecia (Bawa, 1980; Ross, 1982; Webb, 1999). La ruta uno es la que tiene mayor evidencia empírica. Esta ruta del ginodioicismo presenta en su mayoría esterilidad núcleo-citoplasmática, la cual se genera a partir de conflictos genéticos entre el núcleo (genes biparentales) y la mitocondria (genes maternos). Estos conflictos surgen cuando los genes citoplasmáticos son favorecidos con cualquier incremento en el éxito de los óvulos, mientras que los genes nucleares son favorecidos al incrementarse tanto el polen como los óvulos, estas diferencias, establecen conflictos intragenómicos sobre la reasignación de recursos a los óvulos o al polen. Por lo tanto, los genes citoplasmáticos causan la esterilidad masculina, mientras que los genes nucleares la contrarrestan restaurando la fertilidad del polen y asumen el control de la esterilidad masculina (Domínguez, 1995). La separación de los sexos resolvería estos problemas pues tanto el polen como los óvulos se producirían en distintos individuos. En la mayoría de los sistemas dioicos la esterilidad masculina es nuclear, por lo que sería necesario proponer un mecanismo que explique la transición desde la esterilidad núcleo-citoplasmática a una nuclear. Para ello se propone la migración de genes citoplasmáticos al núcleo y su posterior control nuclear en la expresión de estos genes (Cuevas-García y Abarca-García, 2006), o bien, que los genes citoplasmáticos están fijos y sólo haya variación nuclear (Domínguez, com. pers.).

El subdioicismo es un paso intermedio a la evolución al dioicismo a partir de la ruta del ginodioicismo. Este sistema se caracteriza porque las poblaciones contienen individuos unisexuales e individuos diferenciados imperfectamente esto es, individuos intermedios con flores unisexuales y perfectas (Ross, 1982). Los sistemas subdioicos son importantes porque permiten evaluar los parámetros que en teoría son relevantes para la evolución al dioicismo como la asignación de recursos a la función femenina o la masculina (Olson y Antonovics, 2000), la magnitud de la ventaja compensatoria y la depresión por endogamia.

Finalmente, se pueden explorar otros aspectos ecológicos relacionados con el polimorfismo sexual como la producción de recompensas, la polinización, la herbivoría y/o la florivoría y la dispersión de semillas.

En las especies subdioicas, en general, las hembras son constantes en su expresión sexual y los individuos incompletamente diferenciados son los machos. Éstos presentan flores hermafroditas funcionales que se convierten en frutos. Por lo tanto, estos individuos transmiten genes a través de la vía masculina (polen) y la femenina (óvulos) (Charlesworth y Charlesworth, 1978; Bawa, 1980; Ross, 1980; Barrett, 1999; Ramsey y Vaughton, 2001; Delph y Wolf, 2005; Aguirre *et al.*, 2007).

El papel ecológico y evolutivo que desempeñan los individuos intermedios en una especie subdioica depende de su adecuación femenina (calidad y cantidad de semillas) en relación a la adecuación femenina de las hembras. Esto, a su vez, depende de la variación funcional del género (proporción de genes transmitidos a la siguiente generación vía óvulos *versus* polen), es decir, la proporción de flores hermafroditas producidas por los individuos intermedios (Aguirre *et al.*, 2007).

Dado que los individuos intermedios son capaces de reproducirse a través de las dos vías sexuales es pertinente preguntarse si el subdioicismo es un estado transitorio o es un estado evolutivamente estable. En cierta manera, el subdioicismo es un estado transitorio resultado de restricciones genéticas (ausencia de ligamiento en genes de determinación sexual y limitada variación genética) y ecológicas, así como la limitada asignación de recursos a la función masculina en las hermafroditas (la aún producción de óvulos hace lento el aumento en la producción de polen), aunado a la selección en contra de la función masculina, provocada por la preferencia de los parásitos que dañan las flores que producen más polen, lo cual impide la evolución de los machos (Ashman, 2006).

Por otra parte, el subdioicismo podría considerarse un estado evolutivamente estable si la función femenina que retienen los individuos intermedios le proporciona ventajas en adecuación. Delph y Wolf (2005) postulan que la plasticidad en la expresión sexual es un aspecto importante en estabilizar la subdioicia, ya que disminuye la disyuntiva entre la función masculina y la femenina. Es decir, los machos que experimentan abundancia de recursos podrían asignar el exceso de éstos a la función femenina, reduciendo así la fuerza de selección para eliminar en su totalidad la producción de frutos. En caso de que las

hembras estén limitadas de polinizadores, los individuos intermedios presentarían cierta ventaja adaptativa al poder producir frutos producto de autopolinización (Ehlers y Bataillon, 2007).

1.1. Justificación de la investigación.

El subdioicismo constituye un paso intermedio en la evolución al dioicismo, es considerado raro en las angiospermas, por lo que existen muy pocos estudios realizados en especies subdioicas. La relevancia de este estudio radica en que se evaluó parámetros relevantes en la evolución al dioicismo como la magnitud de la ventaja compensatoria en los morfos unisexuales, la depresión por endogamia en el morfo cosexual y aspectos ecológicos que implican el polimorfismo sexual.

2. OBJETIVOS

El objetivo general de esta tesis es determinar la magnitud de la ventaja compensatoria de los machos y de las hembras de *Fuchsia encliandra* Steudel (Onagraceae). Si *F. encliandra* está evolucionando hacia el dioicismo, entonces se espera que la adecuación de los individuos unisexuales (hembras y machos) sea mayor que la de los cosexuales (individuos intermedios) y que estos últimos presenten depresión por endogamia.

Los objetivos particulares son:

1. Describir el sistema reproductivo de *F. encliandra* caracterizando la historia natural (la proporción sexual, el despliegue floral, la producción de recompensa, la tasa de visita de los polinizadores y la preferencia de los insectos por algún tipo de flor) y la morfología floral de los tres morfos.
2. Estimar la magnitud de la ventaja compensatoria de los machos y de las hembras de *F. encliandra*.
 - a) Determinar el éxito reproductivo de las hembras y de los individuos intermedios en condiciones de campo a través de la producción de frutos y semillas y la viabilidad de éstas.
 - b) Determinar si el éxito reproductivo promedio de la cruce entre una hembra y un macho es mayor que cualquier otra combinación estimado a través de la producción de frutos y semillas y la viabilidad de éstas.
3. Determinar la magnitud de la depresión por endogamia en los individuos intermedios.

4. Evaluar si *F. encliandra* es funcionalmente dioica con base en las estimaciones de la ventaja compensatoria de los machos y de las hembras, y la magnitud de la depresión por endogamia de los individuos intermedios.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Sitio de estudio.

Este estudio se realizó en la estación científica Las Joyas (19° 35' N, 104° 17' O, 1500 a 2242 m s.n.m.), una reserva de 1257 ha ubicada en la Sierra Madre Occidental en la región de Manantlán (Jalisco y Colima). La temperatura media anual es de 15.5 °C y la precipitación media anual es de 1826 mm. El clima predominante es templado subhúmedo con lluvias en verano y presenta condiciones de transición hacia clima semicálido subhúmedo en las partes bajas (Cuevas y Jardel, 2004). Este estudio se realizó durante 18 meses y abarcó dos picos de floración (verano e invierno de 2006).

3.2. Especie de estudio.

La población de *F. encliandra*, en la estación científica Las Joyas, Manantlán, Jalisco es el primer registro de una población subdioica. El resto de las poblaciones son ginodioicas o dioicas (Breedlove, 1969; Arroyo y Raven, 1975), aunque Arizmendi y colaboradores (1996) reportaron una población androdioica para Las Joyas.

3.2.1. El género *Fuchsia* L.

La mayoría de las especies del género *Fuchsia* presentan polinización cruzada debido a que tienen hercogamia. Algunas especies, además, presentan esterilidad masculina (11 especies). El género está representado por especies con distintos tipos de sistemas reproductivos: ginodioicismo, subdioicismo y dioicismo (Raven, 1979).

El género está conformado por once secciones. *Fuchsia encliandra* pertenece a la sección *Encliandra* que comprende seis especies de arbustos nativos de México y Centroamérica (tabla 1). Ésta es una sección reciente en el género (Berry *et al.*, 2004) cuya divergencia y centro de distribución está en el centro de México.

Tabla 1. Sistema reproductivo de las especies de *Fuchsia* sección *Encliandra*.

Especie	Autoridad	Sistema reproductivo	Referencia
<i>F. microphylla</i>	Kunth	Ginodioica	Breedlove (1969)
		Subdioica	Arroyo y Raven (1975)
<i>F. encliandra</i>	Steudel	Ginodioica	Breedlove (1969)
		Dioica	Breedlove (1969)
<i>F. thymifolia</i>	Kunth	Subdioica	Solís-Montero (2008)
		Ginodioica	Breedlove (1969)
<i>F. ravenii</i>	Breedlove	Subdioica	Arroyo y Raven (1975)
		Ginodioica	Breedlove (1969)
<i>F. obconica</i>	Breedlove	Dioica	Breedlove (1969)
		Subdioica	Arroyo y Raven (1975)
<i>F. parviflora</i>	Breedlove	Dioica	Breedlove (1969)
		Subdioica	Arroyo y Raven (1975)

La evolución al dioicismo en el género *Fuchsia* se caracteriza por seguir la ruta hermafroditismo-ginodiecia-diecia. En las hermafroditas surge una mutación que esteriliza la función masculina (hembra) produciendo el estado ginodioico (hembras y hermafroditas), a partir de este estado se va gradualmente reduciendo la fertilidad en las hermafroditas incrementándose así la función masculina (Breedlove, 1969; Arroyo y Raven, 1975; Ross, 1978; Bawa, 1980; Ross, 1982).

La esterilidad masculina en el género *Fuchsia* es nuclear y se le atribuye a genes dominantes (*F. procumbres*; Godley y Berry, 1995) o a genes recesivos (*F. cyrtandroides*; Raven, 1979), e incluso se cree que hay más de un gen responsable de la esterilidad (*F. microphylla* y *F. thymifolia*; Breedlove, 1969; Arroyo y Raven, 1975). Por lo que la esterilidad masculina es considerada una convergencia en el género (Berry *et al.*, 2004). De la esterilidad femenina no se tiene información acerca del mecanismo genético, lo único

que se ha reportado para la sección *Encliandra* es que las flores hermafroditas que presentan esterilidad femenina no presentan secreción en las papilas estigmáticas (Raven, 1979).

3.2.2. *Fuchsia encliandra* Steudel.

Breedlove (1969) describe detalladamente la morfología de esta especie según se expone a continuación. Arbusto ginodioico o dioico de 4 m de altura, con ramas rojas a café-rojizas y hojas opuestas, coriáceas, enteras a aserradas. Las flores son actinomorfas, con hipantio, cuatro sépalos y cuatro pétalos intercalados entre éstos (todos son similares en consistencia y color). Las flores hermafroditas o masculinas son solitarias, con hipantio de 3 a 13 mm y el nectario unido a la pared del hipantio de 0.3 a 2.1 mm de alto. Las flores tienen ocho estambres con anteras oblongas y filamentos unidos al margen del hipantio; cuatro de los estambres son episépalos y están exsertos arriba de margen del hipantio y los otros cuatro son epipétalos reflejos e incluidos en éste. El estilo es de 3 a 18 mm de largo, exerto, con cuatro lóbulos, que no se desarrollan en las flores estaminadas. Las flores femeninas son similares a las flores anteriormente mencionadas, excepto en el tamaño del hipantio que es de 1 a 7 mm de largo, los estambres están incluidos y las anteras son abortivas, y el tamaño del estilo que es de 3 a 9 mm de largo. Los frutos son ovoides de 5 a 15 mm, de color negro-púrpura con 6 a 36 semillas, éstas son color café, pequeñas y lisas.

En particular, la población de *F. encliandra* encontrada en la estación científica Las Joyas, Manantlán, Jalisco, es un arbusto subdioico que se caracteriza por presentar tres morfos: Macho (*M*) con flores masculinas (*m*), Hembra (*H*) con flores femeninas (*f*) e Intermedio (*I*) con flores hermafroditas (*he*) y masculinas (*mi*).

En general, *F. encliandra* se distribuye principalmente en el centro y sureste de México (fig. 2), aunque hay algunos registros en Guatemala y Nicaragua (Breedlove, 1969).

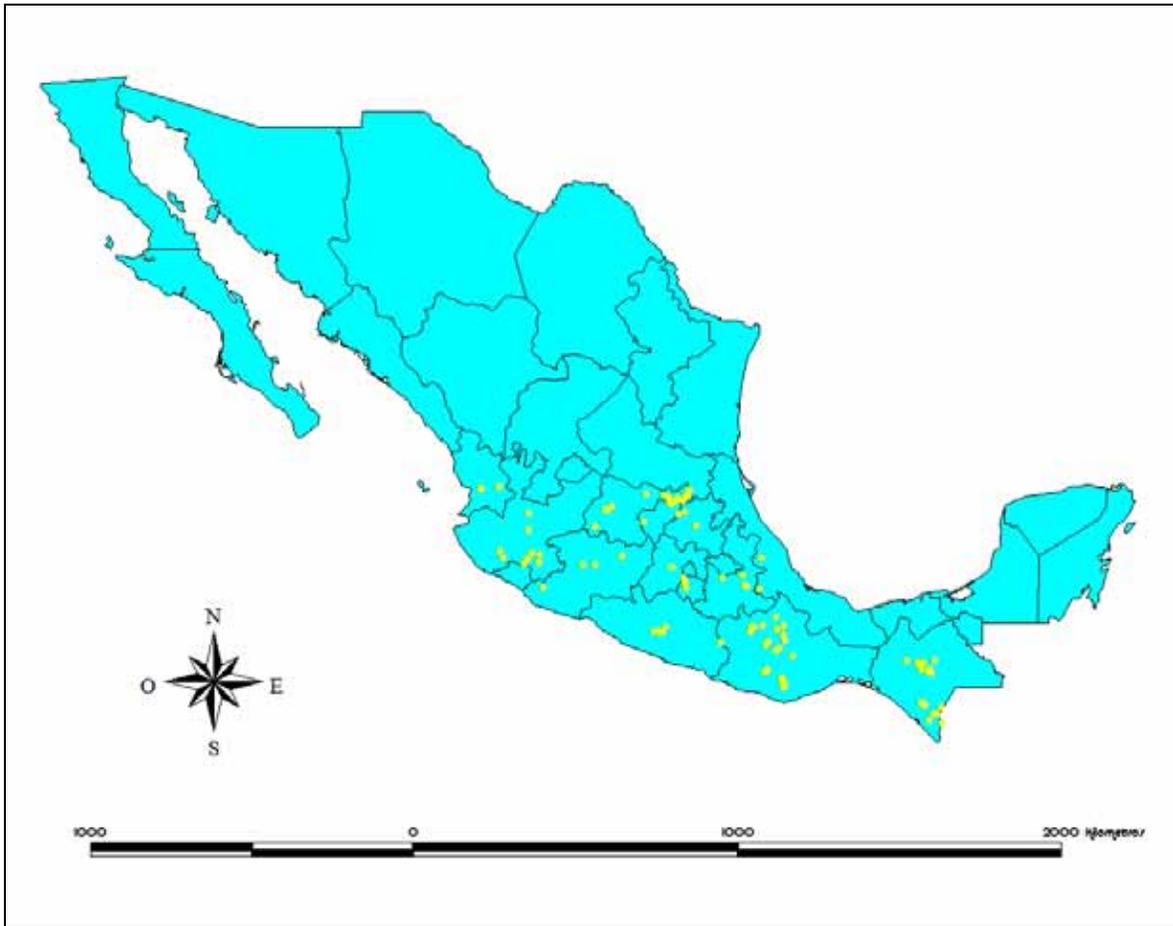


Figura 2. Distribución de *F. encliandra* en México. Los datos provienen de la REMIB (CONABIO), el Jardín Botánico de Missouri y de descripciones taxonómicas (Berry y Breedlove, 1996).

Fuchsia encliandra se divide en tres subespecies: *F. encliandra* subsp. *encliandra*; *F. encliandra* subsp. *microphyloides* y *F. encliandra* subsp. *tetradactila*. La subsp. *encliandra* es abundante y se restringe a sitios secos de mesetas en bosque de pino-encino, bosques de pino y bosques de encino, en la ladera de las Sierras en los estados de Hidalgo, Puebla, Oaxaca y Jalisco, con altitudes menores a los 2000 m s.n.m. (Berry y Breedlove, 1996).

La información que se tiene acerca de la historia natural de *F. encliandra* fue generada por Arizmendi y colaboradores (1996) en la estación científica Las Joyas,

Manantlán, Jalisco. *Fuchsia encliandra* florece durante todo el año y tiene dos picos de floración, uno entre agosto y octubre y el otro entre diciembre y enero. Esta especie produce néctar como recompensa y las flores duran 5 días. Hay tres especies de colibríes que la visitan (*Atthis heloisa*, *Hylocharis leucotis* y *Selasphorus rufus*) y un abejorro (*Bombus* sp.), estos polinizadores realizan visitas legítimas. Existe un ladrón de néctar, el ave *Diglossa baritula* que perfora la base del hipantio para extraer el néctar. Esta ave no daña los ovarios, los estambres y el nectario, y no disminuye la adecuación y producción de néctar en las flores robadas. Una vez que las flores son fecundadas, los frutos tardan dos meses en madurar y tomar una coloración morada (L. Solís-Montero, obs. pers.).

3.3. Descripción del sistema reproductivo de *F. encliandra*.

3.3.1. Historia natural.

Este estudio se enfocó en aspectos de la historia natural aún no evaluados, enfatizando en las diferencias entre los morfos, éstos se describen a continuación. La proporción sexual se determinó en la zona del Puerto de San Campus en la estación científica Las Joyas. En junio de 2006 se marcaron 251 individuos con etiquetas de aluminio y en cada caso se anotó el morfo. Esta información se verificó en censos subsecuentes cada tres meses durante un periodo de 12 meses, ya que en el caso de los machos hay épocas de floración en las que no producen flores hermafroditas y se puede subestimar la presencia de individuos intermedios en la población. En los individuos de *F. encliandra* que se utilizaron en el estudio, se midió el tamaño del individuo, éste se definió como el área basal del tronco a 30 cm del suelo. En caso de que los arbustos presentaran varios fustes se consideró la suma del área basal de todos éstos. El tamaño se utilizó como covariable en los análisis estadísticos para saber si existía algún efecto del tamaño del individuo con la variable a analizar.

El despliegue floral se estimó en enero de 2007, para los tres morfos se eligieron al azar 29 individuos machos, 29 individuos hembras y 21 individuos intermedios. En cada uno se contó el número total de flores producidas por un día. Este valor se dividió entre el área basal (flores/cm²) para considerar el efecto del tamaño del individuo.

El volumen y la concentración del néctar fueron cuantificados en los diferentes tipos de flor. El volumen se cuantificó con micropipetas (5 μ l y 10 μ l) y la concentración se cuantificó utilizando un refractómetro de campo. Se embolsaron flores desde la fase de botón para evitar la visita de los polinizadores. Las mediciones se hicieron cada 48 h en todas las flores que se encontraran abiertas, durante tres semanas en enero de 2007 y una semana en abril de 2007 (en 11, 18 y 20 individuos del morfo *M*, *H* e *I*, respectivamente). En cada medición las flores fueron destruidas ya que presentan diámetros del hipantio muy reducidos. En el caso de la concentración se hizo una transformación de brix a mg/ μ l según Weast (1984) y se multiplicó por el volumen para obtener la cantidad de mg de azúcar en el néctar.

La tasa de visitas de los polinizadores se cuantificó para los tres morfos. Se seleccionó un individuo de cada morfo, éstos se encontraban separados entre sí, aunque en el mismo parche. De cada individuo se contó el número total de flores abiertas y el observador se colocó a una distancia de 1 a 4 m del arbusto, identificando el tipo de polinizador a nivel de especie y contando las flores que éste visitaba. Cada día durante una hora se observaron tres individuos diferentes así hasta completar las 14 horas luz, en un horario de 6:00 a 20:00 durante el mes de julio del 2006.

Finalmente, en el campo se observó que existía florivoría, herbivoría (minadores en las hojas) y botones amorfos por la presencia de larvas en su interior. Aunque no se determinó el efecto de los herbívoros y los parásitos sobre el éxito reproductivo de las plantas en condiciones de campo, sí se determinó la preferencia de los insectos para algún tipo de flor, a través de la presencia de larvas o insectos adultos en el interior de las flores que fueron utilizadas en las mediciones de la morfología floral.

3.3.2. *Morfología floral.*

La morfología floral de los cuatro tipos de flor (*f*, *he*, *m* y *mi*) se caracterizó tomando cinco flores de 30 individuos de cada uno de los tres morfos (*H*, *M* e *I*). Se utilizó un microscopio esteroscópico (ME; Zeiss modelo Discovery V8 Stereo) y el programa AxioVision Rel. 4.6. En los cuatro tipos de flor se midió: (a) el tamaño del nectario, (b) la

longitud y (c) el diámetro del hipantio, (d) el largo del estilo (el pistilodio en las flores masculinas), (e) el largo y (f) el ancho de un pétalo, (g) el largo y (h) el ancho de un sépalo, (i) el área de la antera, y (j) el largo del filamento de un estambre de cada serie. Se consideró como la primera serie (S1) a los estambres epipétalos que se encuentran insertos en el hipantio y como la segunda serie (S2) a los estambres episépalos que se encuentra exsertos del hipantio. En el caso de las flores hermafroditas y femeninas, además de las medidas anteriormente mencionadas, se midió: (k) el largo y (l) el ancho del ovario, (m) la distancia de exersión del estigma, y (n) el área estigmática. Además, se contaron los óvulos y los lóbulos del estigma (ver esquema fig. 3). Finalmente, en las flores que producen polen (*he*, *m* y *mi*) se midieron el eje polar y el ecuatorial de 30 granos de polen en 10 individuos.

A fin de caracterizar con mayor detalle la morfología floral se observaron las flores en el microscopio electrónico de barrido (MEB; Jeol JSM5310LV) (Bozzola y Rusell, 1999). Así como, se hicieron cortes transversales y longitudinales de las flores (López *et al.*, 2005) y las preparaciones se observaron con un fotomicroscopio (FM; Olympus modelo Provis AX70).

3.4. Estimación de la magnitud de la ventaja compensatoria de los machos y de las hembras de *F. encliandra*.

Para saber si las hembras presentaban un mayor éxito reproductivo que los individuos intermedios se marcaron 50 flores femeninas en cada individuo en una muestra de 30 hembras y todas las flores hermafroditas de una muestra de 21 individuos intermedios (enero de 2007). Después de un mes se cuantificó el número de flores que produjeron frutos en todos los individuos.

Asimismo, se colectaron cinco frutos maduros de 23 hembras y 10 individuos intermedios tomados al azar. A esta muestra de frutos se les midió la masa seca del fruto, la producción de semillas [semillas viables/(semillas viables + semillas abortivas)], el número y el peso promedio de las semillas, así como el porcentaje y el tiempo de germinación de las semillas (agar al 1% con tratamiento previo de cloro al 5% en una cámara de germinación a 24 °C, fotoperiodo de 12 h luz por 69 días).

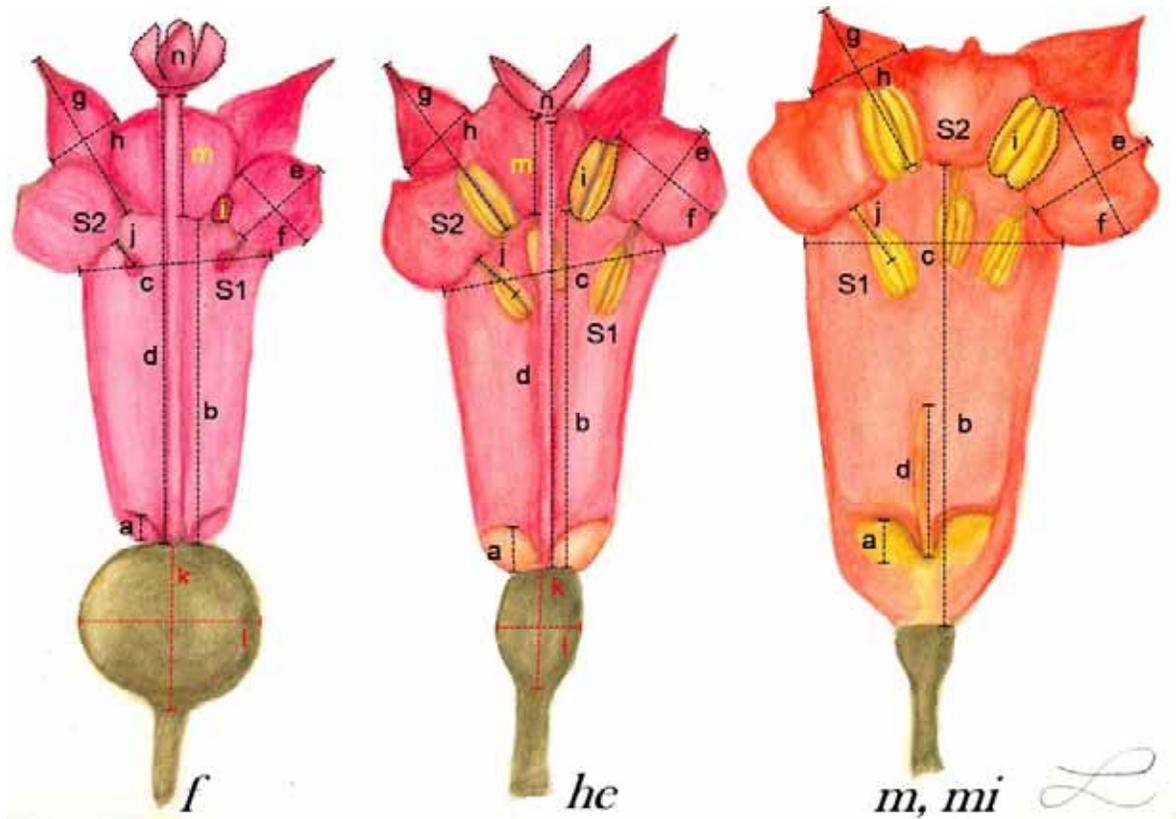


Figura 3. Esquema de los cuatro tipos de flor que produce *F. enciandra* (*f* = femenina, *he* = hermafrodita, *m* = masculina de los machos y *mi* = masculina de los individuos intermedios) según las siguientes medidas consideradas para caracterizar la morfología floral: a = tamaño del nectario, b = longitud del hipantio, c = diámetro del hipantio, d = largo del estilo, e = largo del pétalo, f = ancho del pétalo, g = largo del sépalo, h = ancho del sépalo, i = área de la antera, j = largo del filamento del estambre, k = largo del ovario, l = ancho del ovario, m = distancia de exersión del estigma y n = área estigmática, S1 = primera serie de estambres y S2 = segunda serie de estambres.

Para saber si la cruza entre una hembra y un macho tiene un mayor éxito reproductivo que cualquier otra combinación se realizó un experimento de polinización artificial. Las flores femeninas de las hembras recibieron polen de las flores masculinas de los machos (tratamiento 1), de las flores hermafroditas (tratamiento 5) y de las flores masculinas de los individuos intermedios (tratamiento 3) (ver fig. 4). Además, se hizo un tratamiento para saber si las hembras presentaban apomixis. El tamaño de muestra fue de 30 individuos del morfo *H* y dos flores por tratamiento para cada hembra (60 réplicas por tratamiento).

Las flores hermafroditas de los individuos intermedios recibieron polen de las flores masculinas de los machos (tratamiento 2), de otras flores hermafroditas (tratamiento 6) y de las flores masculinas de los individuos intermedios (tratamiento 4). Además se hizo un tratamiento de autopolinización inducida (7) para determinar la existencia de depresión por endogamia (ver fig. 4) y un tratamiento de autopolinización automática. El tamaño de muestra fue 21 individuos del morfo *I* y dos flores hermafroditas por tratamiento para cada individuo (42 réplicas por tratamiento).

Las flores usadas en este experimento fueron embolsadas desde la fase de botón para evitar la visita de los polinizadores y la contaminación con otro tipo de polen. Una vez que las flores femeninas y las hermafroditas fueron receptivas (cuando los lóbulos estigmáticos estuvieron completamente extendidos) se aplicó el polen tomando una antera de la flor donadora según el tratamiento. En el caso de los tratamientos de apomixis y autopolinización automática, las flores fueron embolsadas desde la fase de botón hasta la senescencia. Se tomó la decisión de no emasculas las flores hermafroditas en los tratamientos 2, 4, 6 y 7 ya que éstas tienen hercogamia y no presentan autopolinización automática (ver resultados). Para ambos tipos de morfo (*H* e *I*) se estableció un control para observar la polinización natural marcando flores con etiquetas de aluminio sin embolsar.

En todos los casos se cuantificó la producción de frutos y se determinó la masa seca del fruto, la producción de semillas, el número y el peso promedio de las semillas, así como el porcentaje y el tiempo de germinación de las semillas (agar al 1% con tratamiento previo de cloro al 5% en una cámara de germinación a 24 °C, fotoperiodo de 12 h luz por 100 días).

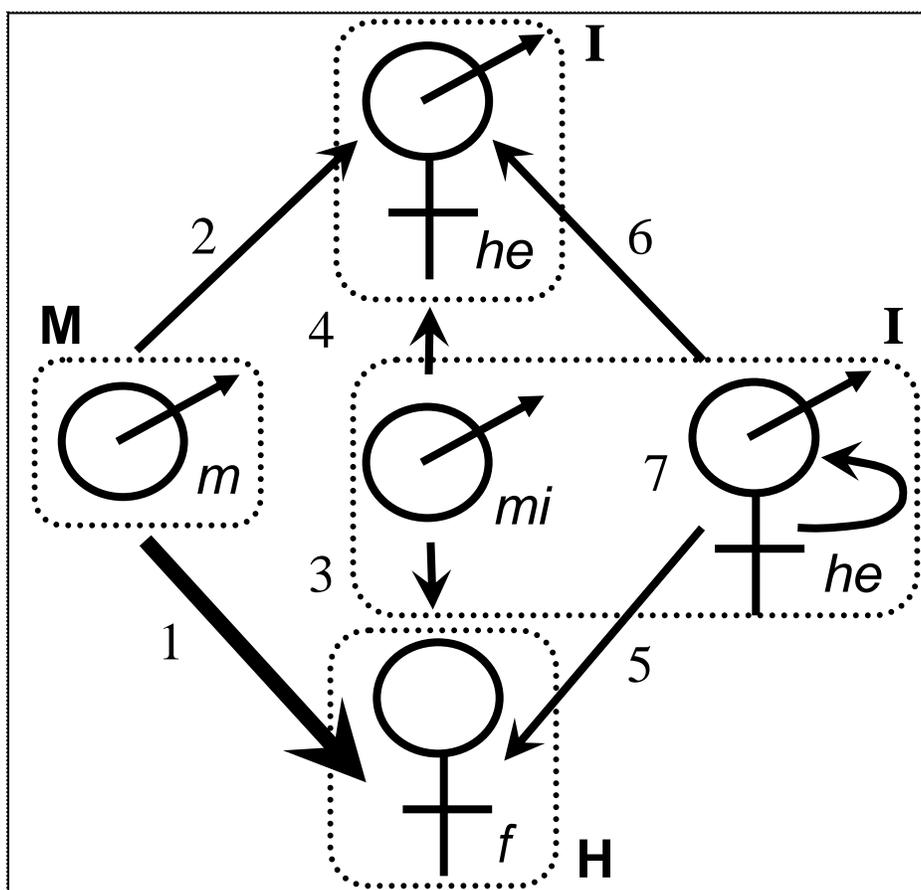


Figura 4. Experimento de polinización artificial en *F. encliandra*. Las *f* de las *H* recibieron polen de *m* (tratamiento 1), *mi* (tratamiento 3) y *he* (tratamiento 5). Las *he* de los *I* recibieron polen de *m* (tratamiento 2), *mi* (tratamiento 4) y *he* (tratamiento 6) y se hizo un tratamiento (7) de autopolinización inducida. Tipos de morfo (*H* = hembra, *M* = macho e *I* = intermedio) y tipos de flor (*f* = femenina, *he* = hermafrodita, *m* = masculina y *mi* = masculinas de los *I*).

3.5. Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos se hicieron con el paquete JMP versión 4 (SAS, 2001).

El despliegue floral, la producción de néctar, la tasa de visita de los polinizadores, las características de la morfología floral, los frutos polinizados de manera natural y los frutos del experimento de polinización artificial entre los tipos de flor, los tipos de morfo y los tratamientos se compararon utilizando análisis de varianzas (ANDEVA's) independientes.

Se verificó el efecto del tamaño del individuo (área basal) por la variable a analizar, excepto en la morfología floral y los tratamientos de polinización artificial. Se utilizaron ANDEVA's anidados cuando había réplicas por individuo, anidando los individuos en la variable independiente (tipo de flor y tipo de morfo). Se analizó si los residuales de los ANDEVA's tenían una distribución normal (Prueba de Shapiro-Wilk), en caso de que éstos no fueran normales se hicieron las transformaciones pertinentes (en el caso de los porcentajes se utilizaron la transformación arcoseno). Cuando el ANDEVA fue significativo y una variable con más de dos niveles se realizó una prueba de Tukey-Kramer. Si la distribución de los residuales no fue normal aún con la transformación se utilizaron pruebas no paramétricas de Wilcoxon/Kruskal-Wallis. Cuando éstas fueron significativas y había una variable con más de dos niveles se realizaron pruebas pareadas.

Para detectar la estructura y la correlación de las variables de la morfología floral en los cuatro tipos de flor se utilizó un análisis de componentes principales. Los *scores* de cada componente principal obtenidos de este análisis se compararon entre los tipos de flor utilizando un ANDEVA.

Cuando se analizó la preferencia de los insectos por algún tipo de flor, si las anteras atrofiadas estaban asociadas a un tipo de flor y si existían diferencias en cuanto a la producción de frutos entre los tratamientos de polinización artificial se utilizaron análisis nominales logísticos. Estos análisis son útiles para comparar variables dicotómicas (presencia = 1 y ausencia = 0).

Finalmente, para determinar el patrón de germinación de las semillas polinizadas naturalmente y las polinizadas artificialmente se utilizó un análisis de sobrevivencia. Estos análisis son útiles para comparar los datos de evento-tiempo ya que no necesitan tener una distribución normal. Se usó un modelo de riesgos proporcionales (*proportional hazard*) que consideran una función de riesgos (cuál es la probabilidad de que un evento ocurra en cada uno de los tiempos estudiados, dado que no ha sucedido) y cómo una o más covariables afectan la función de sobrevivencia en el tiempo (Fox, 1990). En este caso de estudio, se plantea una función que describe la probabilidad de germinación (1-probabilidad de sobrevivencia) y cómo varía en el tiempo (días) según el morfo o el tratamiento. Para obtener las gráficas, se hizo un análisis de sobrevivencia univariado

donde se obtuvo la probabilidad de germinación para cada morfo o tratamiento y se graficó contra el tiempo.

4. RESULTADOS

4.1. Descripción del sistema reproductivo de *F. encliandra*.

4.1.1. Historia natural.

La proporción sexual de los morfos es 2:2:1 (*H: M: I*, $n = 251$), es decir, que por cada individuo intermedio hay dos hembras y dos machos. No hubo diferencias significativas en el tamaño (área basal) entre los morfos ($F_{2, 265} = 0.90$, $P = 0.46$). Tampoco, el tamaño presentó un efecto significativo con ninguna de las variables medidas por lo que se excluyó de los ANDEVA's finales.

El despliegue floral de los machos no difiere estadísticamente del de las hembras y del de los individuos intermedios. Sin embargo, entre las hembras y los individuos intermedios si existe una diferencia significativa, ya que estos últimos producen más del triple de flores que las hembras (Prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 8.15$, g. l. = 2, $P = 0.02$; fig. 5). El máximo número de flores que produjo un individuo al día fue de 109.

Las flores hermafroditas fueron las que produjeron significativamente el mayor volumen de néctar (fig. 6A). Sin embargo, éstas no presentaron diferencias significativas en la concentración del néctar con los otros tipos de flor (fig. 6B) y tampoco en la cantidad de azúcar con las flores masculinas de ambos morfos (fig. 6C). Las flores femeninas produjeron significativamente el menor volumen de néctar (fig. 6A) y la menor cantidad de azúcar (fig. 6C), aunque fueron las flores que presentaron el néctar más concentrado (fig. 6B). Las flores masculinas de ambos morfos no difirieron entre sí en el volumen, en la concentración, ni en la cantidad de azúcar en el néctar (fig. 6A, B y C). A pesar de que las flores hermafroditas fueron las que produjeron significativamente el mayor volumen de néctar, éstas se encontraron en muy bajo porcentaje en los individuos intermedios (de 0 a 60%, es decir de 0 a 13 flores).

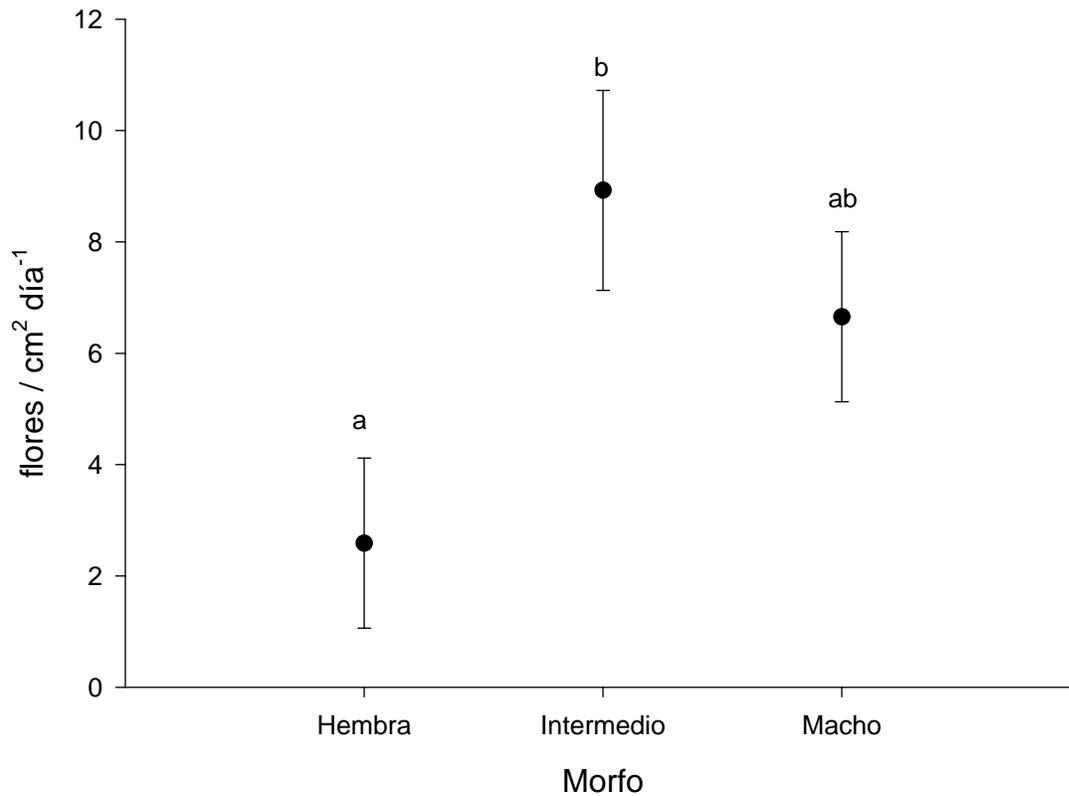


Figura 5. Producción de flores por individuo entre los morfos de *F. encliandra*. Los puntos representan el promedio y las barras el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (pruebas pareadas de Wilcoxon/Kruskal-Wallis).

Los polinizadores registrados fueron dos insectos (*Apis* sp. y *Bombus* sp.) y un colibrí (*Hylocharis leucotis*). *Bombus* fue el polinizador que más visitó las flores de *F. encliandra* (97.4 % del total de las visitas) y en menor proporción *H. leucotis* y *Apis* sp. (2% y 0.6 % de las visitas, respectivamente, $n = 6799$ visitas).

Los morfos que recibieron el mayor número de visitas de los polinizadores fueron los machos y los intermedios (Prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 14.55$, g. l. = 2, $P = 0.0007$; fig. 7).

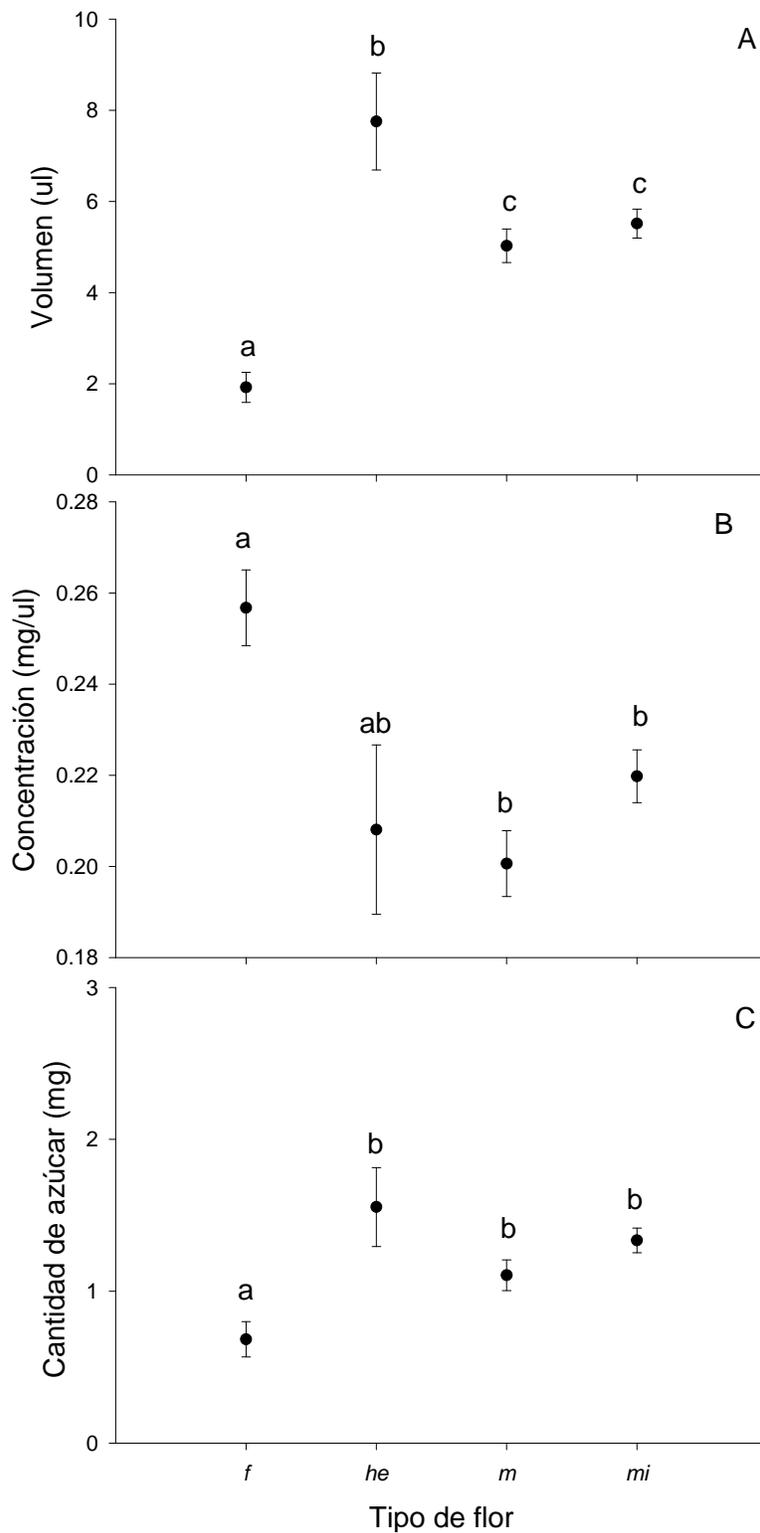


Figura 6. Producción de néctar, A) volumen de néctar ($F_{48,536} = 39.79, P < 0.0001$), B) concentración de azúcar en el néctar ($F_{47,420} = 7.22, P < 0.0001$), y C) cantidad de azúcar del néctar ($F_{47,420} = 10.36, P < 0.0001$) de los cuatro tipos de flor en *F. encliandra*. Los puntos representan el promedio y las barras el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (Prueba de Tukey-Kramer).

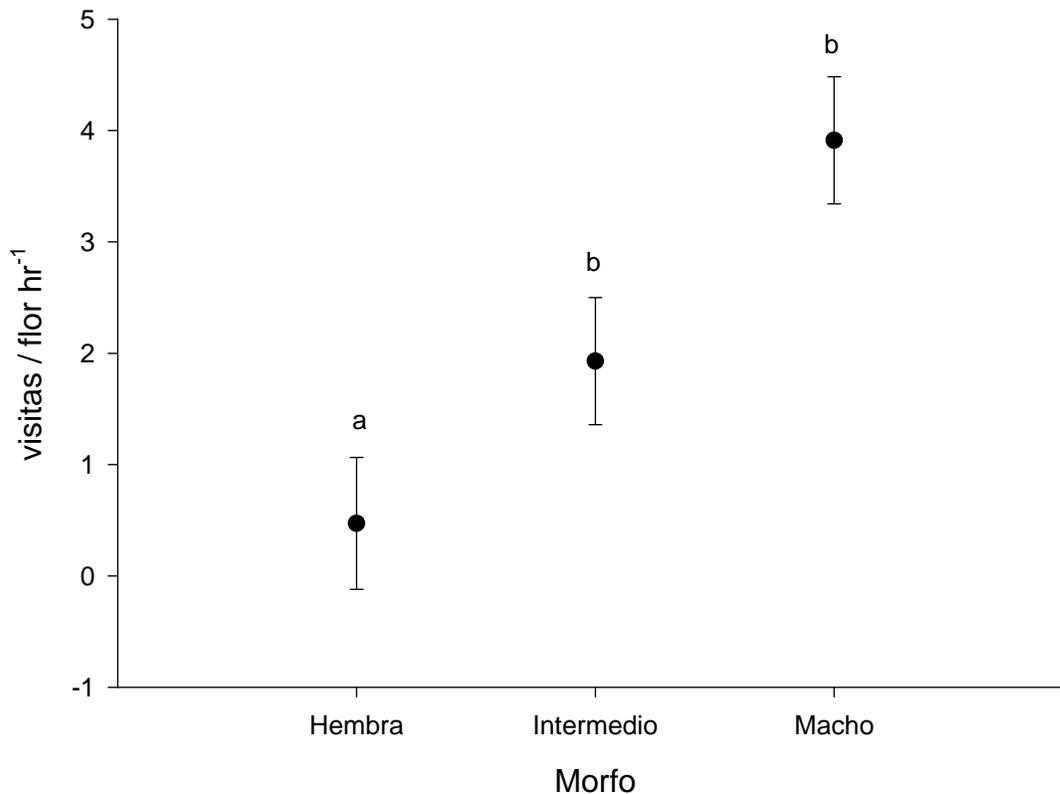


Figura 7. Tasa de visitas de los polinizadores para los tres morfos. Los puntos representan el promedio y las barras el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (pruebas pareadas de Wilcoxon/Kruskal-Wallis).

Se cuantificó la preferencia de los insectos por algún tipo de flor, aunque no se determinó el tipo de insecto, ni el daño que éstos producía en la flor. Los insectos presentaron una marcada preferencia por las flores masculinas, ya que la mitad de las flores observadas tuvieron larvas o insectos adultos en su interior. No hubo diferencias significativas entre las flores masculinas de ambos morfos ($\chi^2 = 2.26$, g. l. = 1, $P = 0.13$). Así como, sólo una flor femenina ($n = 157$) presentó una larva en su interior, mientras que las flores hermafroditas ($n = 42$) no presentaron larvas o insectos ($\chi^2 = 25.65$, g. l. = 3, $P < 0.0001$) (ver Anexo 1).

4.1.2. Morfología floral.

Fuchsia encliandra es un arbusto subdioico con tres morfos: los machos sólo producen flores masculinas, las hembras sólo producen flores femeninas y los individuos intermedios producen tanto flores hermafroditas como masculinas. A continuación se describen los cuatro tipos de flor.

Las flores femeninas son cilíndricas y tubulares de color rojo intenso o rojo profundo (9A8 o 11C8, respectivamente) según la escala de colores Wanscher y Kornerup (1991) (fig. 8B). El nectario se encuentra en la base del hipantio (fig. 8G). El ovario es prominente, esférico con numerosos óvulos (fig. 8I), éstos son sésiles, anátropos y bitégmicos (fig. 8J). Los ocho estaminodios (fig. 8C) se disponen en dos series de cuatro, con anteras estériles que están llenas de granos de polen atróficos (fig. 8D y E) y de rafidios (fig. 8F). El estilo con estigma exerto del borde del hipantio y con cuatro lóbulos estigmáticos (raro 2 ó 3 lóbulos) (fig. 8H). Los frutos tienen de 1 a 28 semillas (fig. 8A). Los valores de las medidas se encuentran en las tablas 2 y 3.

Las flores hermafroditas son de color rosa o rojo profundo (13A5 o 11C8, respectivamente; fig. 9A y 9B). El nectario está en la base del hipantio. Los ovarios son ovalados con pocos óvulos (fig. 9E). El estilo tiene el estigma exerto del borde del hipantio y algunas veces se encuentra inserto. Estas flores tienen comúnmente dos lóbulos estigmáticos (raro uno, tres y cuatro) (fig. 9D). Las flores presentaron anteras funcionales (fig. 9C) y anteras atrofiadas (en el 27 % de las flores), por ejemplo, en un corte anatómico se observó que en una serie de estambres (cuatro anteras y 16 microesporangios), sólo el 25% del total de los microesporangios son funcionales (fig. 9F). El polen se encuentra en mónadas con hilos de viscina; los granos de polen con dos aberturas y simetría bilateral son abundantes (fig. 9H) mientras que los granos de polen con tres aberturas y simetría radial (fig. 9G) son raros (el eje polar mide $32.37 \pm 4.19 \mu\text{m}$ y el eje ecuatorial mide $38.07 \pm 4.16 \mu\text{m}$, $n = 4$). Los frutos tienen de 1 a 13 semillas (fig. 9A).

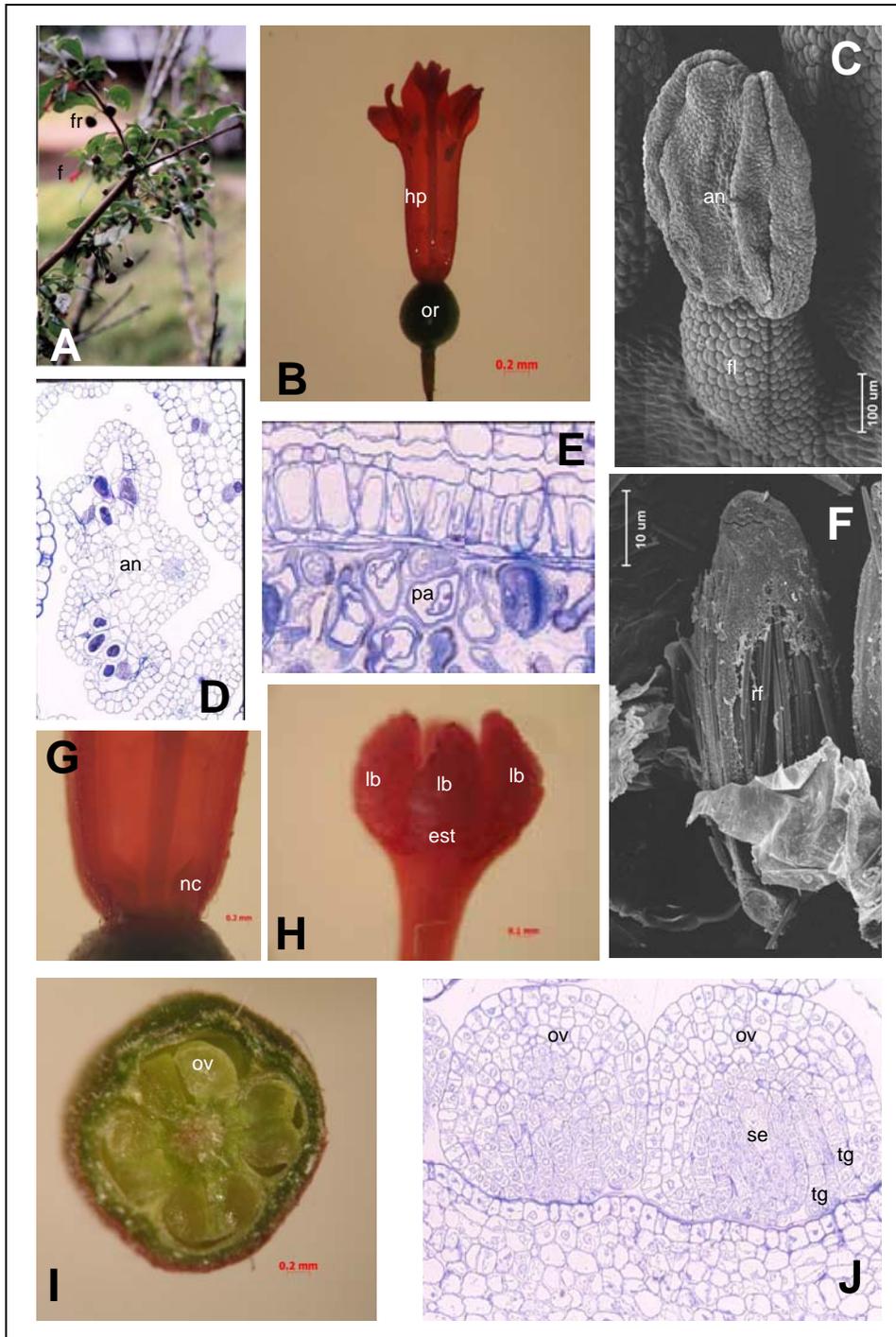


Figura 8. Morfo hembra. A) Flores femeninas y frutos, B) flor femenina (ME), C) estambre estéril (estaminodio) (MEB), D) corte transversal de la antera estéril (FM), E) antera con granos de polen degenerados (FM), F) rafidios en el interior de la antera (MEB), G) nectario (ME), H) estigma con cuatro lóbulos (ME), I) corte transversal de ovario con dos óvulos por lóculo (ME) y J) corte longitudinal de óvulos sésiles, anátropos y bitégmicos (FM). an = antera, est = estigma, f = flor femenina, fl = filamento, fr = fruto, hp = hipantio, lb = lóbulos, nc = nectario, or = ovario, ov = óvulos, pa = grano de polen atrófico, rf = rafidios, se = saco embrionario y tg = tegumento.

Tabla 2. Medidas morfológicas de las flores femeninas ($n = 157$), hermafroditas ($n = 17$) y masculinas ($m, n = 151$ y $mi, n = 150$) de *F. encliandra*. Valores promedio \pm error estándar (rango). Letras diferentes indican diferencias significativas (Prueba de Tukey-Kramer y pruebas pareadas de Wilcoxon/Kruskal-Wallis).

Tipo de flor	Nectario		Hipantio		Estilo		Sépalos		Pétalos		Anteras		Filamento	
	largo	largo	diámetro	largo	largo	ancho	largo	ancho	Serie 1	Serie 2	Serie 1	Serie 2	Serie 1	Serie 2
	(mm)	(mm)	(mm)	(mm)	(mm)	(mm)	(mm)	(mm)	área (mm ²)	área (mm ²)	largo (mm)	largo (mm)	largo (mm)	largo (mm)
Femenina	0.69 \pm 0.01 ^a (0.41-1.07)	5.52 \pm 0.05 ^a (2.66-7.14)	2.19 \pm 0.02 ^a (1.52-3.02)	6.61 \pm 0.07 ^b (3.38-9.40)	3.09 \pm 0.04 ^a (2.13-4.65)	1.38 \pm 0.02 ^a (0.75-1.89)	1.80 \pm 0.02 ^a (0.90-2.60)	1.43 \pm 0.02 ^a (0.72-1.99)	0.21 \pm 0.006 ^a (0.11-0.66)	0.24 \pm 0.006 ^a (0.10-0.53)	0.59 \pm 0.007 ^a (0.39-0.80)	0.66 \pm 0.009 ^a (0.23-1.07)		
Hermafrodita	1.27 \pm 0.11 ^c (0.78-2.65)	8.98 \pm 0.48 ^b (5.75-13.24)	3.50 \pm 0.16 ^c (2.48-4.62)	9.41 \pm 0.42 ^c (6.62-13.56)	3.59 \pm 0.19 ^{bc} (2.63-5.18)	2.22 \pm 0.12 ^c (1.63-3.36)	2.85 \pm 0.15 ^c (2.05-3.88)	2.67 \pm 0.14 ^{bc} (1.70-3.62)	1.21 \pm 0.11 ^c (0.52-2.18)	1.40 \pm 0.09 ^d (0.92-2.11)	1.49 \pm 0.06 ^d (1.15-2.14)	0.78 \pm 0.10 ^b (0.24-1.71)		
Masculina (<i>m</i>)	0.94 \pm 0.01 ^b (0.55-1.64)	8.50 \pm 0.09 ^b (5.20-11.72)	3.39 \pm 0.03 ^c (2.24-4.32)	4.93 \pm 0.13 ^a (1.21-9.64)	3.59 \pm 0.04 ^c (2.41-4.94)	2.06 \pm 0.02 ^c (1.40-3.81)	2.74 \pm 0.03 ^c (1.54-3.73)	2.66 \pm 0.04 ^c (1.64-3.92)	1.02 \pm 0.02 ^c (0.43-2.05)	1.17 \pm 0.03 ^c (0.46-2.37)	1.31 \pm 0.02 ^c (0.50-2.22)	0.75 \pm 0.02 ^b (0.27-1.69)		
Masculina (<i>mi</i>)	0.91 \pm 0.01 ^b (0.41-1.57)	8.45 \pm 0.11 ^b (5.23-11.50)	3.22 \pm 0.04 ^b (1.87-4.50)	5.22 \pm 0.13 ^a (1.27-8.92)	3.47 \pm 0.05 ^b (2.40-5.30)	1.84 \pm 0.03 ^b (0.92-3.02)	2.56 \pm 0.04 ^b (1.48-3.84)	2.49 \pm 0.04 ^b (1.25-3.80)	0.94 \pm 0.02 ^b (0.19-1.95)	1.08 \pm 0.02 ^b (0.35-1.95)	1.11 \pm 0.02 ^b (0.46-2.12)	0.71 \pm 0.02 ^{ab} (0.38-1.37)		
ANDEVA (<i>F</i>)														
Wilcoxon/	$F_{99,374} = 151.57$	$\chi^2 = 294.91$	$F_{99,375} = 528.66$	$\chi^2 = 146.46$	$F_{99,375} = 66.93$	$F_{99,375} = 336.43$	$F_{99,375} = 406.94$	$F_{99,375} = 536.71$	$F_{99,372} = 2048.18$	$\chi^2 = 317.20$	$\chi^2 = 316.22$	$F_{99,365} = 6.99$		
Kruskal-Wallis	$P < 0.0001$	g. l. = 3 $P < 0.0001$	$P < 0.0001$	g. l. = 3 $P < 0.0001$	$P < 0.0001$	$P < 0.0001$	$P < 0.0001$	$P < 0.0001$	$P < 0.0001$	g. l. = 3 $P < 0.0001$	g. l. = 3 $P < 0.0001$	$P = 0.001$		
(χ^2)														

**Tabla 3. Diferencias en la morfología del gineceo entre las flores femeninas y hermafroditas de *F. encliandra*.
Valores promedio \pm error estándar (rango).**

Tipo de flor	<i>n</i>	Ovario		No. óvulos	Exersión del estigma (mm)	Área estigmática (mm ²)
		largo (mm)	ancho (mm)			
Femenina	157	2.08 \pm 0.02 (1.41-2.64)	2.04 \pm 0.02 (1.39-2.71)	21.12 \pm 0.47 (2-34)	1.60 \pm 0.05 (0.47-3.61)	1.85 \pm 0.07 (0.22-3.87)
Hermafrodita	17	2.28 \pm 0.16 (1.21-3.30)	1.80 \pm 0.09 (1.30-2.63)	7.53 \pm 0.90 (3-19)	1.51 \pm 0.23 (0-2.88)	2.01 \pm 0.29 (0.72-5.04)
ANDEVA (<i>F</i>) Wilcoxon/Kruskal-Wallis (χ^2)		$F_{39, 134} = 14.24$ $P = 0.0002$	$F_{39, 134} = 28.32$ $P < 0.0001$	$\chi^2 = 18.85$ g. l. = 1 $P < 0.0001$	$F_{39, 133} = 0.08$ $P = 0.77$	$F_{39, 132} = 4.66$ $P = 0.03$

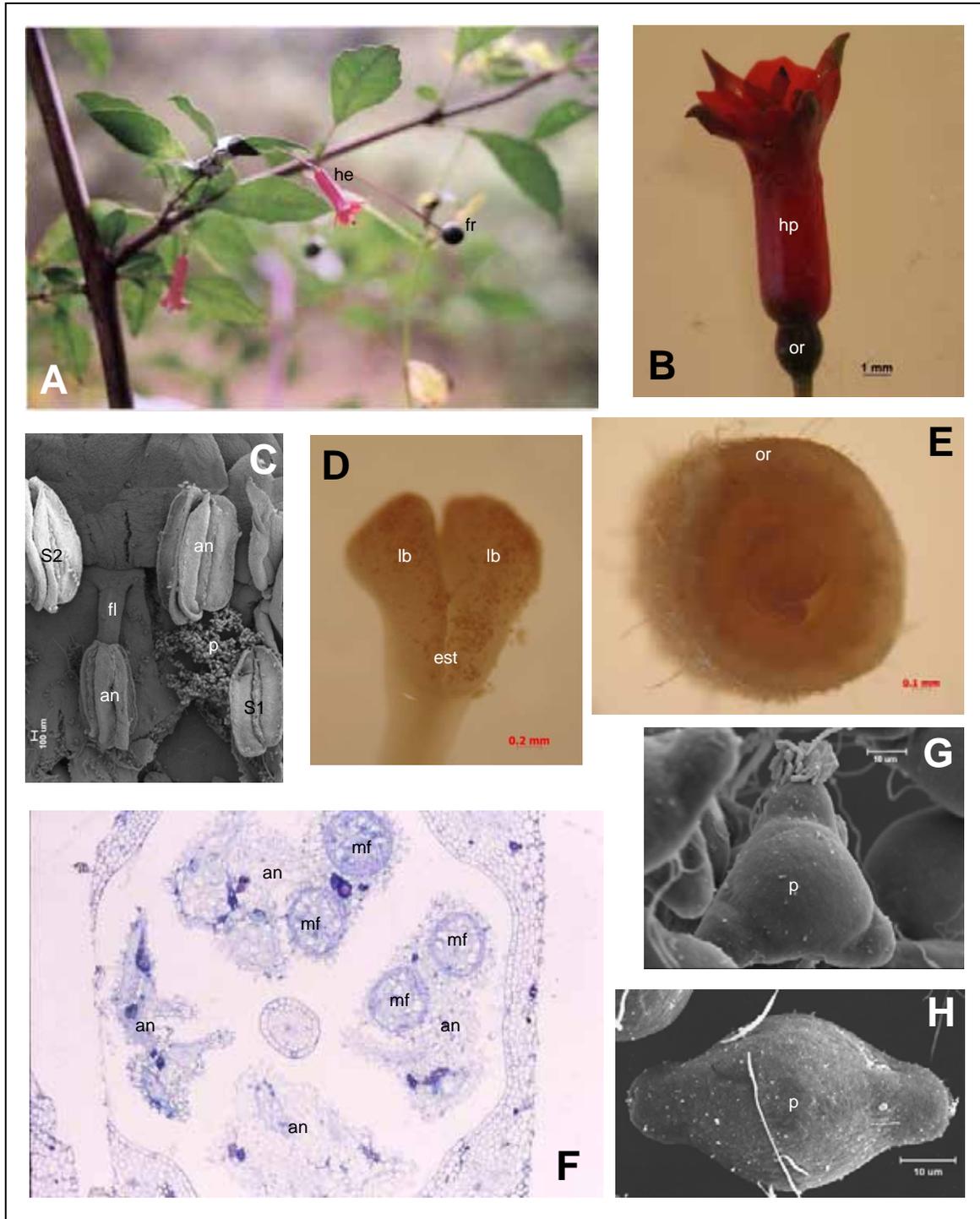


Figura 9. Morfo intermedio. A) Flores hermafroditas y frutos, B) flor hermafrodita (ME), C) dos series de estambres S1 y S2 (MEB), D) estigma bilobulado (ME), E) corte transversal de ovario con óvulos (ME), F) corte transversal de la flor, cuatro anteras con 16 microesporangios, sólo cuatro son funcionales (FM), G) grano de polen con tres aberturas (MEB) y H) grano de polen con dos aberturas (MEB). an = antera, est = estigma, fl = filamento, fr = fruto, he = flor hermafrodita, hp = hipantio, lb = lóbulos, or = ovario, mf = microesporangio funcional, p = grano de polen, S1 = serie 1 y S2 = serie 2.

De una muestra de 42 flores con apariencia de hermafroditas (con estigma y ovario, así como anteras funcionales), sólo el 40 % tenían óvulos, por lo que las flores sin óvulos fueron excluidas de todos los análisis de morfología.

Las principales diferencias entre las flores hermafroditas y las femeninas son: que las hermafroditas tienen ovarios ovalados más largos que los ovarios esféricos de las femeninas, sin embargo, éstos tienen tres veces menos óvulos. Así como, las hermafroditas tienen más área estigmática que las femeninas, a pesar de tener un menor número de lóbulos estigmáticos (tabla 3).

Las flores masculinas de ambos morfos (*M* e *I*) son de color café rojizo o rojo encendido (9D8 o 11B8, respectivamente; fig. 10A y B). El nectario se localiza en la base del hipantio (fig. 10C y 11B). El pistilodio con estigma inconspicuo se encuentra inserto en el tubo floral (fig. 10C), aunque algunas flores carecen de éste. Las anteras son funcionales (fig. 10E y 11A) con un buen desarrollo de los granos de polen (fig. 10D, F y G). El polen se encuentra en mónadas; tienen dos aberturas y están rodeados de hilos de viscina (fig. 10H y 11E).

Aunque en su morfología las flores masculinas de ambos morfos son similares, ciertas estructuras fueron de mayor tamaño en las flores masculinas. Éstas fueron: el diámetro del hipantio, el largo y el ancho del sépalo y del pétalo, el área de las anteras en ambas series de estambres y el largo del filamento sólo en la primera serie (tabla 2).

Las machos presentaron, en su mayoría, flores con anteras funcionales (sólo el 3% de las flores masculinas presentaron anteras atrofiadas), a diferencia de los individuos intermedios que presentaron un mayor porcentaje de flores masculinas (12 %) y hermafroditas (27 %) con anteras atrofiadas ($\chi^2 = 11.59$, g. l. = 2, $P = 0.003$). Entre el porcentaje de flores masculinas y hermafroditas de los individuos intermedios con anteras atrofiadas no hubo diferencias significativas ($\chi^2 = 1.96$, g. l. = 1, $P = 0.16$). Por su parte, los granos de polen con dos aberturas de las flores masculinas fueron de mayor tamaño que los de las flores hermafroditas (tabla 4). Finalmente, se observó la presencia de flores neutras en los individuos intermedios, éstas presentan esterilidad tanto en el androceo como en el gineceo, es decir, no producen polen ni óvulos (fig. 11C y D).

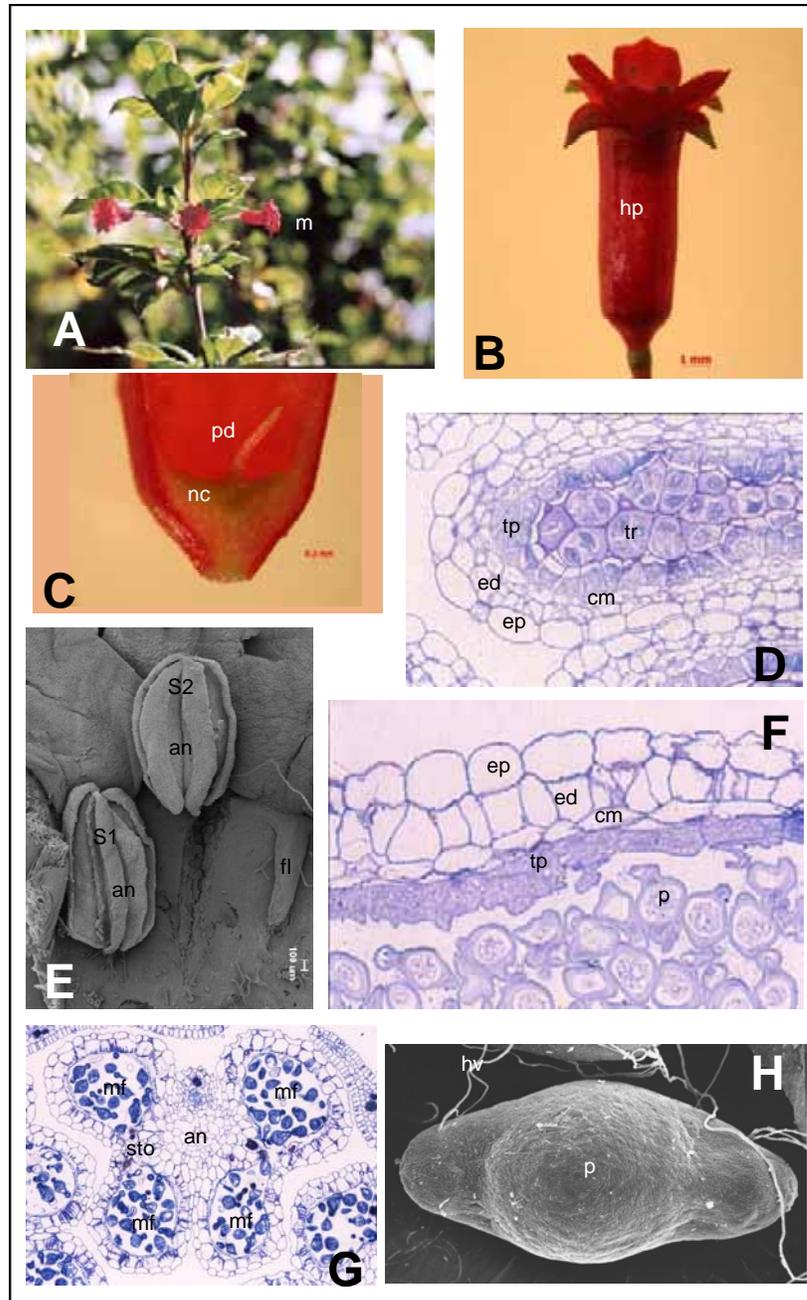


Figura 10. Morfo macho. A) Flores masculinas, B) flor masculina (ME), C) corte longitudinal de la flor: nectario y pistilodio (ME), D) corte longitudinal de la antera: epidermis, endotecio, capa media, tapete binucleado y uninucleado y las tétradas rodeadas de calosa (FM), E) dos series de estambres S1 y S2 (MEB), F) tapete secretor degradado y granos de polen jóvenes, uninucleados con exina (FM), G) corte transversal de la antera tetraesporangiada con granos de polen en su interior, septo roto, estomio y engrosamiento del endotecio (FM) y H) grano de polen maduro con dos aberturas (MEB). an = antera, cm = capa media, ed = endotecio, ep = epidermis, fl = filamento, hv = hilos de viscina, hp = hipantio, mf = microesporangio funcional, nc = nectario, m = flor masculina, p = grano de polen, pd = pistilodio, S1 = serie 1, S2 = serie 2, sto = estomio, tp = tapete y tr = tétrada.

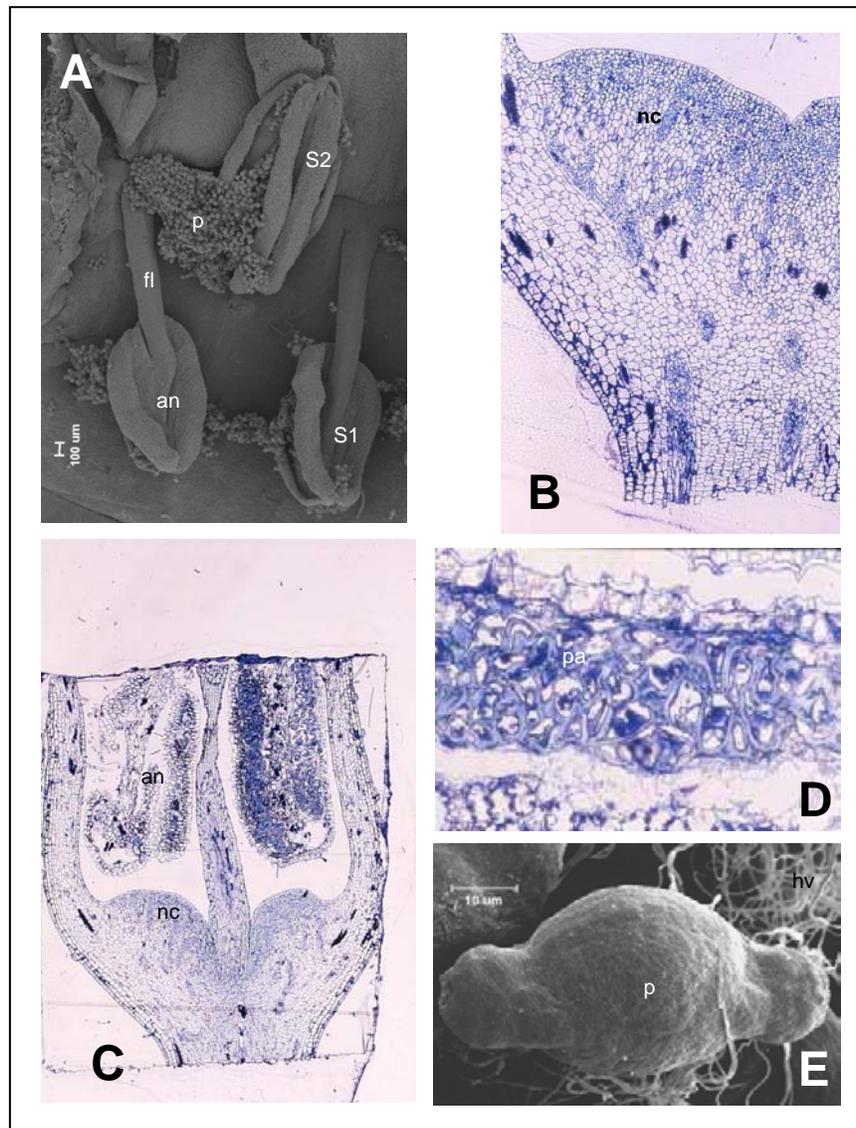


Figura 11. Morfo intermedio. A) Dos series de estambres S1 y S2 en flores masculinas (MEB), B) corte longitudinal de la flor masculina: nectario (FM), C) flor neutra, sin ovario y con anteras atrofiadas (FM), D) corte longitudinal de la antera, microesporangio con granos de polen atróficos (FM) y E) grano de polen con dos aberturas (MEB). an = antera, fl = filamento, nc = nectario, p = grano de polen, pa = polen atrófico, S1 = serie 1 y S2 = serie 2.

Tabla 4. Tamaño de los granos polen con dos aberturas en las flores masculinas y hermafroditas de *F. enciandra*. Valores promedio \pm error estándar (rango). Letras diferentes indican diferencias significativas (Prueba de Tukey-Kramer).

Tipo de flor	<i>n</i>	Polen	
		eje polar (μm)	eje ecuatorial (μm)
Hermafrodita	340	71.43 \pm 0.53 ^a	39.25 \pm 0.44 ^a
Masculina (<i>m</i>)	329	72.95 \pm 0.38 ^b	39.43 \pm 0.30 ^b
Masculina (<i>mi</i>)	343	73.95 \pm 0.34 ^b	42.47 \pm 0.30 ^c
ANDEVA		$F_{29, 982} = 10.80$ $P < 0.0001$	$F_{29, 982} = 63.47$ $P < 0.0001$

El análisis de componentes principales (CP) mostró que los dos primeros componentes explican el 75.5 % de la variación en la morfología floral. El componente principal uno (CP1) explica el 65 % de la varianza. Este componente puede interpretarse como el tamaño de la flor debido a que todos los *loadings* son positivos, relativamente altos y homogéneos entre sí (tabla 5). El ANDEVA con los *scores* del CP1 mostró que los cuatro tipos de flor presentan diferencias significativas entre sí en el tamaño, siendo las flores hermafroditas las más grandes, mientras que las flores de menor tamaño fueron las femeninas. Así como, las flores masculinas de los machos son más grandes que las flores masculinas de los individuos intermedios ($F_{99, 364} = 1185.20$, $P < 0.0001$; fig. 12A). El componente principal dos (CP2) explica el 10.5 % de la varianza, los *loadings* son positivos y negativos. Los *loadings* más altos y positivos fueron el largo del sépalo y el largo del filamento de la segunda serie de estambres (tabla 5). El ANDEVA con los *scores* del CP2 mostró que las flores femeninas tienen los sépalos y los filamentos más grandes ($F_{99, 364} = 18.53$, $P < 0.0001$; fig. 12B) que los otros tipos de flor. Finalmente, las flores femeninas fueron las que presentaron los *scores* más altos del CP2, mientras que para el CP1 presentaron los *scores* más bajos (fig. 13). A partir de esto se concluye que las flores

femeninas presentaron sépalos más grandes y estaminodios más expuestos (filamentos más grandes) en proporción a su tamaño.

Tabla 5. Loadings de los dos primeros componentes principales extraídos a partir de 11 variables medidas en los cuatro tipos de flor.

VARIABLES	CP1	CP2
Nectario (L)	0.23154	-0.17877
Hipantio (L)	0.33299	-0.03716
Hipantio (D)	0.32910	-0.17381
Sépalo (L)	0.23363	0.53951
Sépalo (A)	0.31941	-0.06686
Pétalo (L)	0.32353	0.03874
Pétalo (A)	0.33699	-0.01560
Antera S1 (AA)	0.33559	-0.09272
Filamento S1 (L)	0.32589	-0.09634
Antera S2 (AA)	0.34171	-0.11541
Filamento S2 (L)	0.12947	0.77972

A = ancho, AA = área, D = diámetro, L = largo, S1 = serie uno y S2 = serie dos

4.2. Magnitud de la ventaja compensatoria de los machos y de las hembras de *F. encliandra*.

4.2.1. El éxito reproductivo de las hembras y de los individuos intermedios en condiciones de campo.

Las hembras presentaron una mayor producción de frutos y de semillas que los individuos intermedios. Los frutos de las hembras tuvieron más del doble de masa seca y produjeron más del triple de las semillas que los frutos de los individuos intermedios, aunque las semillas no difirieron en el peso promedio por fruto (tabla 6). Las semillas de las hembras presentan una mayor probabilidad de germinar y lo hacen en menor tiempo que las semillas de los frutos de los individuos intermedios (análisis de sobrevivencia: $\chi^2 = 10.06$, g. l. = 1, $P = 0.0015$; fig. 14). Las hembras tuvieron 86 frutos maduros como máximo y los individuos intermedios nueve frutos.

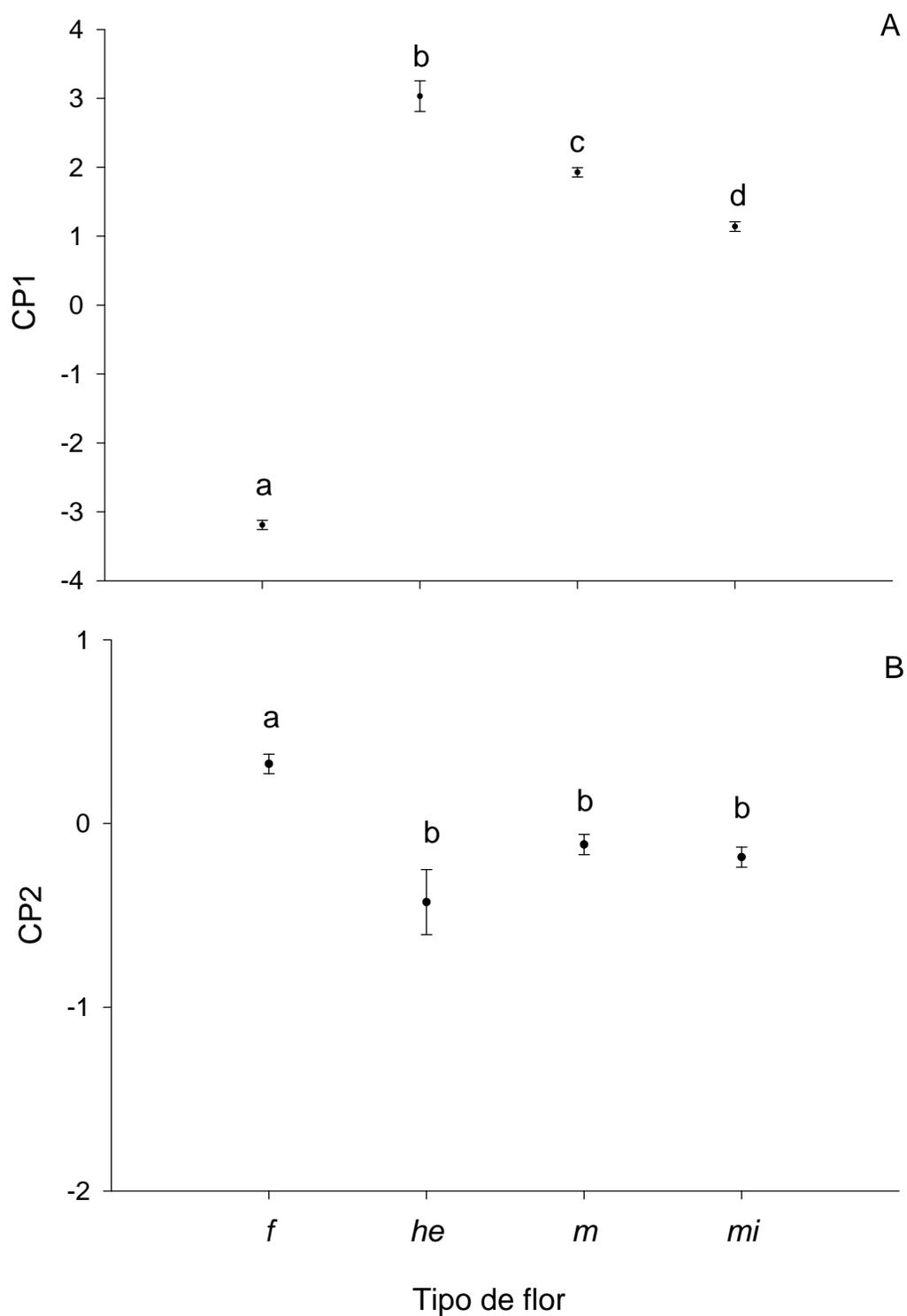


Figura 12. Componentes principales de la morfología floral. A) Componente principal uno (CP1), y B) componente principal dos (CP2) en los diferentes tipos de flor (*f* = femenina, *he* = hermafrodita, *m* = masculina y *mi* = masculina del morfo I). Los puntos representan el promedio y las barras el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (Prueba de Tukey-Kramer).

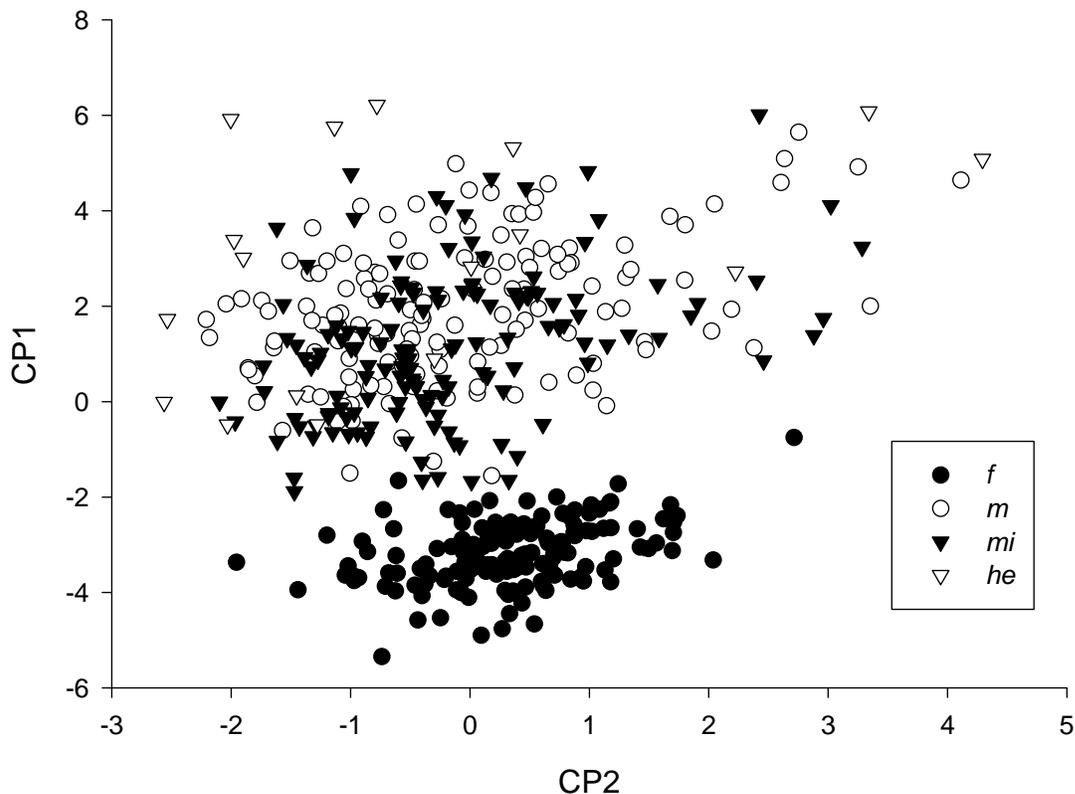


Figura 13. Componente principal uno (CP1) versus el componente principal dos (CP2) en los diferentes tipos de flor (*f* = femenina, *he* = hermafrodita, *m* = masculina y *mi* = masculina del morfo I).

4.2.2. *El éxito reproductivo de las hembras y de los individuos intermedios en el experimento de polinización artificial.*

Los resultados del experimento de polinización artificial muestran que las hembras no presentaron diferencias significativas en la producción de frutos si reciben polen proveniente de cualquier tipo de flor ($\chi^2 = 0.26$, g. l. = 2, $P = 0.87$; fig. 15), no son apomícticas (0 %, $n = 17$) y presentaron limitación por polinizadores (polinización natural 45.71 %, $n = 35$) ($\chi^2 = 22.95$, g. l. = 3, $P < 0.0001$).

Las flores hermafroditas de los individuos intermedios no producen frutos independientemente del origen del polen (tipo de flor). Además se encontró que éstas son

autocompatibles aunque este resultado hay que tomarlo con reserva, ya que sólo obtuve un fruto resultado de la autopolinización inducida y esto se debe a que las flores hermafroditas son poco funcionales (fig. 15). Las flores hermafroditas no presentaron autopolinización automática (0%, $n = 15$), por lo que requieren de la interacción con algún visitante para autopolinizarse. La polinización natural en los individuos intermedios es muy baja (sólo el 1.04% de las hermafroditas fructifican, $n = 96$).

Los frutos de las hembras no presentaron diferencias entre los tratamientos de polinización artificial en: la masa seca del fruto, la producción de semillas, el número de semillas y el peso promedio de las semillas por fruto. El control sólo difirió estadísticamente de los tratamientos en la masa seca del fruto, siendo éstos de menor tamaño (tabla 7). Tampoco hubo diferencias en la probabilidad de germinación entre los tratamiento (análisis de sobrevivencia: $\chi^2 = 3.27$, g. l. = 2, $P = 0.19$), pero sí con el control (análisis de sobrevivencia: $\chi^2 = 23.6$, g. l. = 3, $P = 0.00001$; fig. 16).

Tabla 6. Componentes de la adecuación femenina de las hembras y de los individuos intermedios de *F. encliandra* en condiciones de campo. Los datos representan el promedio \pm error estándar.

Morfo	Producción de frutos	Masa seca del fruto (mg)	Producción de semillas	No. semillas	Peso promedio semilla/fruto (mg)	Germinación de semillas	
						Porcentaje	Tiempo (día)
Hembra	0.5 \pm 0.04	9.48 \pm 0.52	0.69 \pm 0.02	14.48 \pm 0.61	0.84 \pm 0.03	59.31 \pm 5.64	17.20 \pm 0.22
Intermedio	0.004 \pm 0.005	4.18 \pm 0.35	0.49 \pm 0.04	4.11 \pm 0.63	0.89 \pm 0.07	35.31 \pm 8.55	23.77 \pm 1.35
ANDEVA (<i>F</i>) Wilcoxon/Kruskal-Wallis (χ^2)	$\chi^2 = 39.15$, g. l. = 1 $P < 0.0001$	$F_{37, 130} = 24.33$ $P < 0.0001$	$F_{37, 130} = 10.45$ $P = 0.0016$	$F_{37, 130} = 52.31$ $P < 0.0001$	$F_{37, 130} = 0.08$ $P = 0.77$	$F_{1, 31} = 7.49$ $P = 0.01$	$\chi^2 = 33.75$, g. l. = 1 $P = 0.0007$

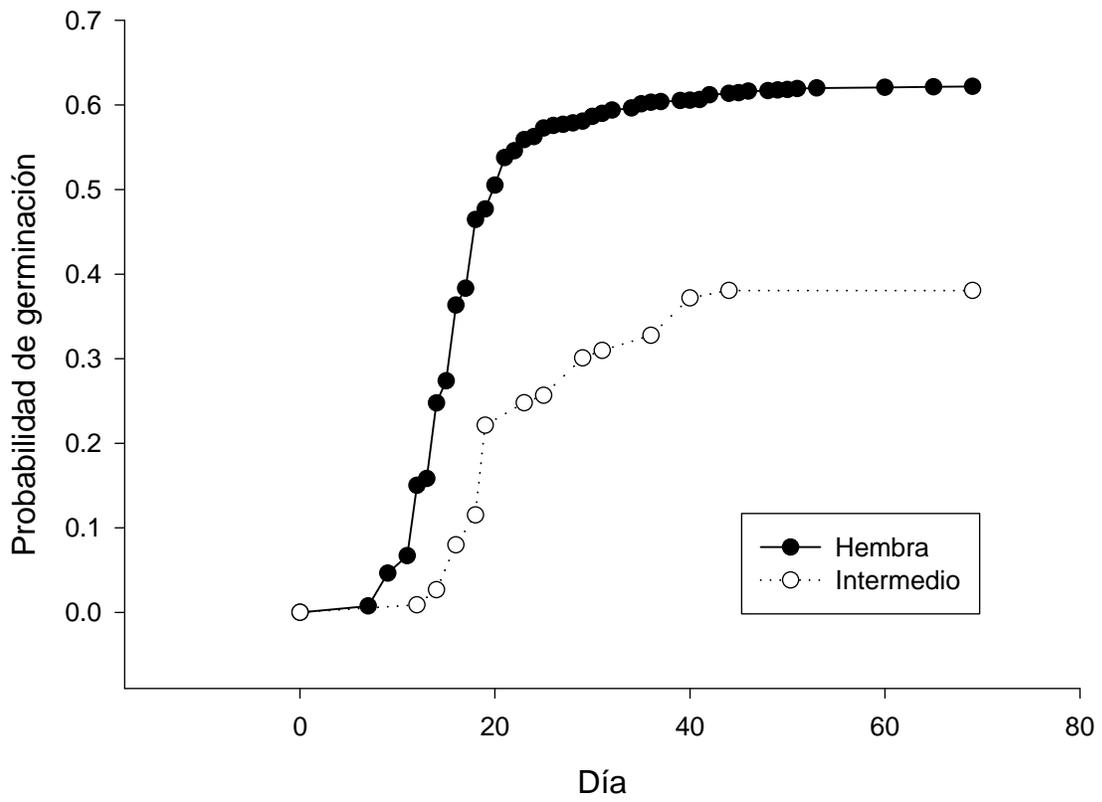


Figura 14. Probabilidad de germinación de las semillas de las hembras y los individuos intermedios polinizadas de manera natural.

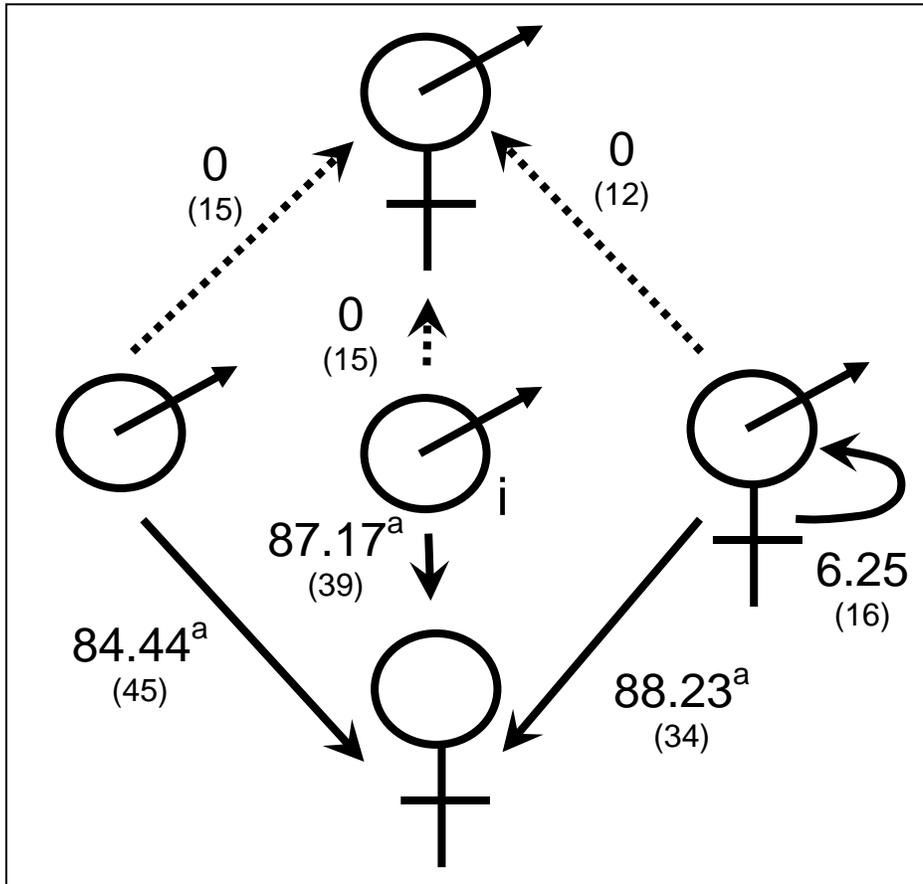


Figura 15. Resultados del experimento de polinización artificial. Los números representan el porcentaje de fructificación, entre paréntesis el número de flores a las que se les aplicó el tratamiento. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas (análisis nominal logístico).

Tabla 7. Comparación de los frutos y las semillas del experimento de polinización artificial en las hembras de *F. encliandra*. Los datos representan el promedio \pm error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (Prueba de Tukey-Kramer y pruebas pareadas de Wilcoxon/Kruskal-Wallis)

Tratamiento	Masa seca del fruto (mg)	Producción de semillas	No. semillas	Peso promedio semilla/fruto (mg)	Germinación de semillas	
					Porcentaje	Tiempo (día)
1. <i>f x m</i>	19.54 \pm 1.60 ^a	0.80 \pm 0.03	21.22 \pm 1.29	1.07 \pm 0.05	82.81 \pm 3.91	18.63 \pm 0.50 ^a
3. <i>f x mi</i>	18.28 \pm 1.70 ^a	0.78 \pm 0.04	19.12 \pm 1.11	1.06 \pm 0.04	78.71 \pm 4.85	19.74 \pm 0.49 ^b
5. <i>f x he</i>	15.59 \pm 1.54 ^a	0.80 \pm 0.03	19.37 \pm 0.87	1.28 \pm 0.30	84.37 \pm 5.46	19.56 \pm 0.51 ^b
Control	11.79 \pm 1.26 ^b	0.73 \pm 0.04	17.30 \pm 1.19	0.96 \pm 0.05	72.47 \pm 6.69	18.80 \pm 0.58 ^a
ANDEVA (<i>F</i>) Wilcoxon/Kruskal-Wallis (χ^2)	$\chi^2 = 14.23$, g. l. = 3 <i>P</i> = 0.0002	$\chi^2 = 3.58$, g. l. = 3 <i>P</i> = 0.31	<i>F</i> _{3, 126} = 2.10 <i>P</i> = 0.10	<i>F</i> _{3, 126} = 2.28 <i>P</i> = 0.08	$\chi^2 = 4.13$, g. l. = 3 <i>P</i> = 0.25	<i>F</i> _{88, 1857} = 11.70 <i>P</i> < 0.0001

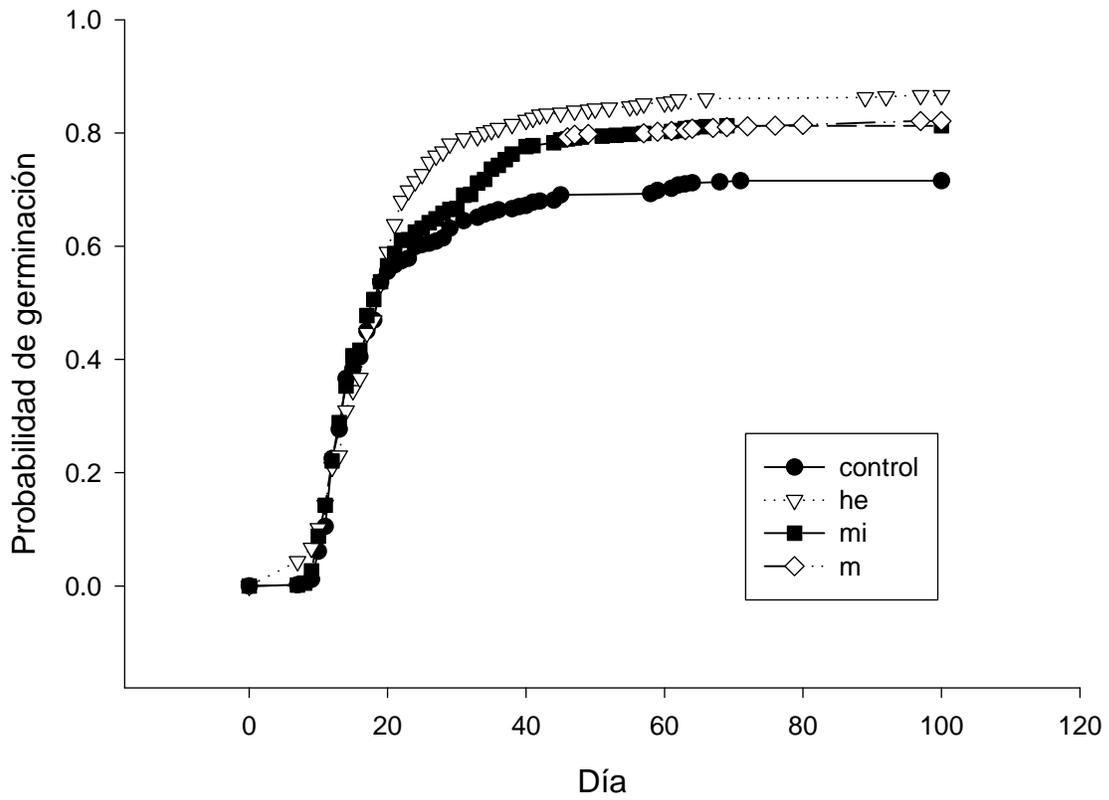


Figura 16. Probabilidad de germinación de las semillas de los tratamientos de polinización artificial.

5. DISCUSIÓN

A pesar que el subdioicismo no sólo ocurre a nivel morfológico sino más bien a nivel funcional (funcionalidad de género) y la morfología floral no es un criterio único para clasificar a un sistema reproductivo (Delph y Wolf, 2005), en el caso de *F. encliandra* la morfología floral es útil para diferenciar entre los tres tipos de morfo y muchas de estas características morfológicas están asociadas a su funcionalidad.

Fuchsia encliandra es una especie morfológicamente subdioica pero funcionalmente dioica. Las hembras presentan una alta adecuación femenina (mayor producción de frutos y de semillas, así como una mayor tasa de germinación) comparada con los individuos intermedios.

La baja adecuación femenina en los individuos intermedios se debe a que presentan pocas flores hermafroditas funcionales con una baja producción de frutos y de semillas, aunque las semillas presentan altas tasas de germinación. A pesar de que no se cuantificó la adecuación masculina en *F. encliandra* se puede hacer inferencias en cuanto a la cantidad y a la calidad del polen entre los morfos (*M* e *I*). Los machos podrían producir una mayor cantidad de polen que los individuos intermedios, ya que estos últimos presentan un mayor porcentaje de flores (hermafroditas y masculinas) con anteras no funcionales y presentan flores neutras. La calidad del polen de los individuos intermedios parece ser similar a la de los machos, ya que una vez que el polen llega al estigma de las flores femeninas produce la misma cantidad de frutos con la misma cantidad y calidad de semillas que los machos.

Finalmente, los machos podrían tener una mayor adecuación masculina que los individuos intermedios porque, a pesar de que ambos morfos presentan la misma tasa de visitas de los polinizadores (producen el mismo despliegue floral y la misma cantidad y calidad de néctar), los machos podrían contribuir en mayor proporción al flujo de polen en la población y por lo tanto producir una mayor cantidad de frutos. Ya que los machos posiblemente producen la mayor cantidad de polen en la población, aunado a que se encuentran en mayor proporción (el doble) que los individuos intermedios.

La proporción sexual está definida no sólo por mecanismos genéticos, sino también por factores ecológicos (p. ej., la alta tasa de mortalidad en las hembras asociada al esfuerzo reproductivo diferencial). En *F. encliandra* los machos y los individuos intermedios (donadores de polen) superan el número de hembras, lo cual asegura una alta proporción polen/óvulos (Wilson, 1979; Webb y Lloyd, 1980). El porcentaje de individuos intermedios en *F. encliandra* se encuentra dentro del rango reportado para otras especies subdioicas (Ehlers y Baitaillon, 2007).

Delph y Wolf (2005) postulan que la plasticidad de la expresión sexual es importante para estabilizar la subdiecia. Los machos en condiciones de abundantes recursos asignan una proporción relativamente alta a la función femenina, por lo contrario, en condiciones de pocos recursos los sistemas subdioicos tienden a evolucionar hacia la diecia. Barrett y colaboradores (1999) relacionan la plasticidad en la expresión sexual con el tamaño del individuo; los machos que producen frutos son los de mayor tamaño. Arroyo y Raven (1975) también reportan plasticidad relacionándola con la temperatura donde la fertilidad femenina en los individuos hermafroditas se ve afectada por las temperaturas bajas. En este trabajo se encontró que *F. encliandra* no presenta plasticidad en la expresión sexual con relación a su tamaño, ni a la disponibilidad de recursos porque el sexo del individuo se define desde la primera temporada de floración (al año de germinar y en condiciones de invernadero) y es constante en su expresión en los tres morfós. En el campo tampoco existe una relación entre el tamaño del individuo y la expresión del tipo de morfo, sin embargo, se observó variación en el número de flores hermafroditas producidas por los individuos intermedios (de 0 a 13 flores hermafroditas), por lo que es probable que la producción de estas flores no sea constante durante todo el año y la cantidad de flores podría depender de la disponibilidad de recursos y/o de la temperatura.

A pesar que *F. encliandra* presenta un síndrome floral de polinización por colibríes y se sabe que *H. leucotis*, *A. heloisa* y *S. rufus* son polinizadores eficientes (tienen picos cortos y al buscar el néctar sus cabezas hacen contacto con las anteras) (Arizmendi *et al.*, 1996), el polinizador que predominó fue *Bombus* sp. realizando el 97.4 % del total de las visitas registradas. El hecho de que *Bombus* fue el principal polinizador no es raro ya que se ha reportado esto para otras poblaciones de *F. encliandra*, así como para otras tres especies del género (Breedlove, 1969). Además, la polinización por abejas es considerada una

condición primitiva en la familia Onagraceae (Raven, 1979). Por su parte, la polinización por colibríes en *Fuchsia* constituye la radiación del género en América (Berry, 2004), sin embargo, se cree que se ha ido perdiendo en especies más especializadas de Norteamérica y ha sido remplazadas por abejas o abejorros (Raven, 1979), regresando a la condición ancestral.

La baja tasa de visita por colibríes (sólo se observó a *H. leucotis*) registrada se debe a que durante la época del censo (julio) no se encontraba el colibrí migratorio *S. rufus*; sin embargo, tampoco se registró en el muestreo a *A. heloisa*, que es un colibrí residente; y esto se debe a que en el sitio de muestreo “Puerto de San Campus” se reporta una baja diversidad de colibríes (Contreras-Martínez y S. E. Santana-Castellón, 2006-2007) debido a que es un sitio que sufrió una severa perturbación por fuego (incendio), éste en la actualidad es un bosque de pinos. Otra razón a la que se le atribuye la baja tasa de visita realizada por los colibríes es que se realizaron pocas horas de observación en los horarios donde se observan con mayor efectividad a los colibríes. Sin embargo, es evidente que *F. encliandra* refleja una baja tasa de visitas de los polinizadores (en promedio no alcanzan una visita por flor/hora) y las hembras presentan limitación de éstos.

A pesar de la limitación de polinizadores, estructuras como los hilos de viscina se cree que hacen más eficiente la polinización porque permite la transferencia de grandes masas de polen y asegura la polinización cruzada de un mayor número de óvulos (Nowicke *et al.*, 1984). Los hilos de viscina lisos se ha reportado para la sect. *Encliandra* y se encuentran asociados con la polinización por abejas (Skvarla *et al.*, 1978).

Las plantas que involucran la polinización por animales que termorregulan (colibríes y *Bombus*) necesitan producir mucha recompensa para mantener a los polinizadores (Raven, 1979). La alta cantidad de recursos requerida para atraer a los polinizadores compite con los recursos requeridos para la producción de frutos, esto lo soluciona el sistema a través de la evolución de recursos repartidos (Atsatt y Rundel, 1982). En *F. encliandra* los morfos que invierten más en la atracción de los polinizadores son el macho y el intermedio, con flores grandes (flores hermafroditas y masculinas) con amplios diámetros del hipantio, sépalos y pétalos grandes, y que producen una mayor cantidad y calidad de recompensa (néctar y polen). Por su parte, las hembras producen flores

femeninas pequeñas que producen muy poco néctar debido a que podrían estar asignando la mayor parte de los recursos a la producción de óvulos y semillas.

Las hembras se encuentran en desventaja con los morfos que invierten más en la atracción de polinizadores, para asegurar que las polinicen podrían utilizar algunas de las dos siguientes estrategias: a) cuando la recompensa es el polen, los estaminodios en las hembras no son considerados órganos vestigiales, sino que tienen un significado adaptativo porque pueden servir para atraer a los polinizadores (Givish, 1980). En *F. encliandra* las flores femeninas de las hembras tienen los estaminodios más expuestos (con filamentos más grandes) y tienen sépalos más grandes en proporción a su tamaño, de esta manera podrían asegurar ser visitadas. b) Cuando la recompensa es el néctar, aunque las flores femeninas producen poco volumen, se puede observar su disponibilidad, ya que estas flores tienen estaminodios en la entrada del tubo floral por lo que el néctar es visible cuando éste es corto y está lleno, mientras que las otras flores (masculinas y hermafroditas) tienen la entrada bloqueada por anteras funcionales de mayor tamaño que dificultan la visibilidad del néctar. Además, cuando los colibríes visitan flores de mayor tamaño tardan más tiempo en penetrar el tubo floral incrementando el costo de la obtención de néctar, lo que reduce los beneficios de una mayor cantidad de néctar; cuando el ave visita flores pequeñas es capaz de reconocer los tubos florales llenos, por lo tanto, el forrajeo en términos de tiempo/energía es igual o mayor que en las flores grandes con mayor recompensa (Atsatt y Rundel, 1982).

Las hembras de *F. encliandra* presentan una marcada ventaja compensatoria ya que producen más del doble de frutos y más del triple de semillas con mayor porcentaje y velocidad de germinación que los individuos intermedios, este último aspecto podría ser importante en cuanto a su establecimiento. Las diferencias en el éxito de las semillas entre las hembras y los individuos intermedios se pueden atribuir a: 1) la depresión por endogamia, 2) la disyuntiva de la asignación de recursos a los sexos, y/o 3) la interferencia floral (Aguirre *et al.*, 2007). No fue posible determinar el valor de depresión por endogamia porque los individuos intermedios presentan muy pocas flores hermafroditas funcionales. Sin embargo, es probable que los individuos intermedios presenten endogamia uniparental o biparental ya que un abejorro pueden realizar hasta 79 visitas en un sólo individuo, lo que indica una alta probabilidad de que exista autopolinización y geitonogamia. La diferencia

en el éxito de las semillas entre las hembras y los individuos intermedios puede deberse a la disyuntiva en la asignación de los recursos a los sexos. Los individuos intermedios invierten mucha energía en la atracción de polinizadores (recompensas y despliegue floral), por lo que la asignación de recursos a la función femenina en las flores hermafroditas podría estar limitada. Finalmente, se desconoce si *F. encliandra* presenta interferencia sexual (si las estructuras masculinas en las flores perfectas limiten el espacio físico para el desarrollo del ovario y/ o la interferencia con el proceso de deposición de polen).

Aunque las hembras de *F. encliandra* presentan limitación por polinizadores, más del 50% de los óvulos de un ovario se convierten en semillas. En este caso, estructuras como los hilos de viscina en las flores masculinas podrían estar haciendo eficiente la transferencia del polen. Ehlers y Bataillon (2007) consideran que la limitación de polinizadores es un factor que favorece a la estabilidad de la subdiecia. La limitación de polinizadores puede reducir las diferencias en la adecuación entre las hembras y los individuos intermedios, entonces éstos pueden invadir una población donde las hembras presenten limitación por polinizadores comparado con una población donde no exista esta limitación. Por lo anterior, sería interesante saber si en *F. encliandra* la limitación de polinizadores podría ser un factor que estabilice la subdiecia. Finalmente, las flores femeninas no son apomícticas, lo cual concuerda con lo reportado para el resto del género donde no se conoce casos de apomixis (excepto *F. procumbres*, Godley y Berry, 1995).

Las flores hermafroditas de *F. encliandra* no presentan autopolinización automática; sin embargo, Arizmendi y colaboradores (1996) reportan un bajo porcentaje de autopolinización automática en esta población, entonces el resultado encontrado en este trabajo se le atribuye a la baja funcionalidad de las flores hermafroditas. Por otra parte, el resultado del tratamiento de autopolinización inducida fue bajo, a pesar de esto las flores hermafroditas podrían ser autocompatibles, ya que existen muy pocos casos de especies incompatibles polinizadas por aves en la familia Onagraceae (sólo el 3%) (Raven, 1979), además la diecia presenta una correlación negativa con la incompatibilidad (Thomson y Barrett, 1981) y se ha reportado que la mayoría de las especies subdioicas presentan flores hermafroditas autocompatibles (Ehlers y Bataillon, 2007).

Finalmente, surge la duda de ¿por qué los individuos intermedios que presentan una baja adecuación femenina no han desaparecido de la población? los individuos intermedios, a pesar de presentar una baja adecuación femenina (flores hermafroditas poco funcionales) pueden reproducirse por ambas vías sexuales (femenina y masculina). Cuando se reproducen por la vía femenina sus semillas presentan altas tasas de germinación y cuando lo hacen por la vía masculina, a pesar de que podrían contribuir en menor cantidad de polen, una vez que éste llega a las flores femeninas producen la misma cantidad de frutos y calidad de semillas que los machos. Aunado a que los individuos intermedios podrían ser resultado de la unión incompleta entre los factores de determinación sexual, esto lo indica la presencia de flores hermafroditas y neutras en estos individuos. Por lo que, los individuos intermedios no están sujetos a una fuerza de selección negativa que los elimine, por lo que podría evolucionar en *F. encliandra* pero a una tasa muy lenta.

6. CONCLUSIONES

Las conclusiones de este trabajo son las siguientes:

- Los morfos unisexuales presentan una marcada ventaja compensatoria. Las hembras presentan una mayor producción de frutos y de semillas y un mayor porcentaje de germinación. Asimismo, los machos podrían contribuir en mayor proporción al flujo de polen en la población y por lo tanto producir una mayor cantidad de frutos.
- La repartición de funciones maximiza la adecuación de los morfos. Las plantas intermedias y los machos invierten más a la función masculina en términos de despliegue floral y recompensas, para la atracción de los polinizadores y menos a la función femenina, en este caso, producen muy pocos frutos los individuos intermedios, mientras que las hembras invierten mucho en la función femenina por lo que producen muchos frutos y son estériles para la función masculina e invierten poco en la atracción de polinizadores. Como consecuencia, los machos y los individuos intermedios reciben más visitas de los polinizadores, fomentando el transporte de polen en la población y las hembras producen más y mejores frutos y semillas que los individuos intermedios.
- *Fuchsia encliandra* es morfológicamente una especie subdioica pero funciona como dioica (los morfos unisexuales presentan una mayor adecuación que el cosexual). Sin embargo, la subdioecia se mantiene ya que los individuos intermedios ganan adecuación por ambas vías sexuales (masculina y femenina). Además, estos individuos podrían ser resultado de la unión incompleta entre los factores de determinación sexual (presencia de flores hermafroditas y neutras). Se concluye que los individuos intermedios no están sujetos a una fuerza de selección negativa que los elimine y, por lo tanto, la dioecia podría evolucionar en *F. encliandra* aunque a una tasa muy lenta.

7. RECOMENDACIONES

Para seguir desarrollando investigaciones en este tema se sugieren las siguientes recomendaciones:

- En general, se sabe poco acerca del mecanismo genético de determinación sexual en el género. En *F. encliandra* no existe información de éste por lo que conocerlo permitirá entender mejor la presencia y proporción sexual de los individuos intermedios en la población. *Fuchsia encliandra* es muy útil para este tipo de estudio porque las semillas germinan con facilidad y al año se sabe la expresión sexual de las plantas. Para esto, se recomienda seguir la metodología del experimento de polinización artificial y de la germinación de semillas desarrollada en esta tesis.
- En este trabajo se hizo inferencias acerca de la adecuación masculina en cuanto a la cantidad y la calidad del polen según lo observado en la morfología floral, la proporción sexual y el experimento de polinización artificial. Sin embargo, es necesario corroborar estas inferencias determinando la cantidad (conteos de los granos de polen) y la calidad (pruebas de viabilidad y de vigor) del polen para el morfo *M* e *I*, finalmente, determinar si los machos presentan una marcada ventaja compensatoria para la función masculina. Asimismo, se recomienda determinar los patrones de flujos de polen y realizar un análisis de paternidad para saber que porcentaje de la población es producida por cada uno de éstos morfos.
- Sólo las flores hermafroditas presentaron granos de polen con tres aberturas, la presencia de granos de polen con dos aberturas es una condición basal del género mientras que los granos de polen con tres aberturas se encuentran relacionados con clados poliploides (Nowicke *et al.*, 1984; Berry *et al.*, 2004). Debido a esto, es importante conocer la ploidia y saber si existe una relación entre ésta y el tipo de polen que presentan las flores hermafroditas.
- Se recomienda explorar con profundidad otras interacciones ecológicas. Por ejemplo la herbivoría para saber si las hembras presentan una menor florivoría y parasitismo en la flor según lo observado en la morfología floral y si esto le confiere

alguna ventaja adaptativa. Del mismo modo, se recomienda determinar la adecuación de las hembras y de los individuos intermedios mediante la producción de frutos, bajo un escenario de limitación de polinizadores y presencia de ladrones de néctar. Finalmente, sería interesante estudiar la dispersión de semillas para saber si las hembras son favorecidas al presentar una mayor producción de frutos y si sus semillas son dispersadas a una mayor distancia (ver anexo 1).

- Es probable que la tasa de visita de los polinizadores a *F. encliandra* varíe durante el año en la estación científica Las Joyas, debido a la presencia de las especies de colibríes migratorios y las diferencias en abundancia de éstos entre sitios de muestreo. Por lo que se recomienda que se determine la tasa de visita de los polinizadores entre distintos sitios de muestreos en la estación científica y en distintas temporadas del año, para saber si las hembras de *F. encliandra* presentan limitación de polinizadores durante todo el año.
- Los *Bombus* en ocasiones son ladrones de néctar (ver anexo 1), por lo que se recomienda determinar la eficiencia de éstos como polinizadores y saber si disminuyen la adecuación de los morfos cuando roban néctar.

LITERATURA CITADA

- Abarca, C. A., A. Martínez-Bauer, F. Molina-Freaner y C. A. Domínguez. 2008. The genetic consequences of involving two sexes: the genetic structure of distylous and dioecious species of *Erythroxylum*. *Evolutionary Ecology Research* 10: 281-293
- Aguirre, A., M. Vallejo-Marín, L. Salazar-Gorozieta, D. M. Arias y R. Dirzo. 2007. Variation in sexual expresión in *Jacaratia mexicana* (Caricaceae) in Southern Mexico: frequency and relative seed performance of fruit producing males. *Biotropica* 39 (1): 79-86.
- Arizmendi, M. C, C. A. Domínguez y R. Dirzo. 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Functional Ecology* 10: 119-127.
- Arroyo, M. T. K. y P. H. Raven. 1975. The evolution of subdioecy in morphologically gynodioecious species of *Fuchsia* Sect. *Encliandra* (Onagraceae). *Evolution* (29) 3: 500-511
- Ashman, T. L. 2006. The evolution of separate sexes: a focus on the ecological context. En: *Ecology and Evolution of Flowers*. Eds.: L. D. Harder y S. C. H. Barrett. Oxford University Press, Nueva York. pp. 204 - 222
- Atsatt, P. R. y P. W. Rundel. 1982. Pollination maintenance vs fruit production: partitioned reproductive effort in subdioecious *Fuchsia lycoides*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69 (1), *Studies in Fuchsia*: 199-208.
- Barrett, S. C. H., A. L. Case y G. B. Peters. 1999. Gender modification and resource allocation in subdioecious *Wurmbea dioica* (Colchicaceae). *Journal of Ecology* 87: 123-137.
- Bawa, K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol 11: 15-39.
- Berry, P. E. 1982. The systematic and evolution of *Fuchsia* sect. *Fuschia* (Onagraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69 (1): 1-198.
- Berry, P. E. y D. Breedlove. 1996. The new taxa of *Fuchsia* from central America and

- Mexico. Novon 6: 135-141.
- Berry, P. E., W. J. Hahn, K. J. Sytsma, J. C. Hall y A. Mast. 2004. Phylogenetic relationships and biogeography of *Fuchsia* (Onagraceae) based on noncoding nuclear and chloroplast DNA data. *American Journal of Botany* 91 (4): 601-614.
- Boege K. y C. A. Domínguez. 2008. Pre-dispersal seed predation reduces the reproductive compensatory advantage of thrum individuals in *Erythroxyllum havanense* (Erythroxyllaceae). *Evolutionary Ecology*: en prensa.
- Bozzola, J. J. y L. D. Rusell. 1999. *Electron Microscopy. Principles and techniques of biologist*. 2da. Edición. Jones y Bartlett Publishers, Boston. 670 pp.
- Breedlove, D. E. 1969. The systematics of *Fuchsia* section *Encliandra* (Onagraceae). *Univ. Calif. Publ. Bot., Los Angeles*. 68 pp.
- Campbell, D. R. 2000. Experimental tests of sex-allocation theory in plants. *Trends Ecol. Evol.* 15 (6): 227-232
- Charlesworth, B. 1991. The evolution of sex chromosomes. *Science* 251 (4997): 1030-1033.
- Charlesworth, B. 1999. Theories of the evolution of dioecy. En: *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Eds.: M. A., Geber, T. E. Dawson y L. F. Delph. Springer, Alemania. pp. 33-56
- Charlesworth, B. y D. Charlesworth. 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *The American Naturalist* 112 (988): 975-997.
- Contreras-Martínez, S., y E. Santana-Castellón. Estudio de largo plazo: Efecto de los incendios forestales sobre las aves de la familia Trochilidae en bosques de pino-encino. POA 2006-2007. Departamento de Ecología y Recursos Naturales-IMECBIO, CUCSUR, Universidad de Guadalajara.
- Cuevas, G. R. y E. J. Jardel. 2004. *Flora y vegetación de la estación científica las Joyas*. Departamento de Ecología y recursos naturales-IMECBIO. Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara, México. 292 pp.
- Cuevas-García, E. y C. A. Abarca-García. 2006. Origen, mantenimiento y evolución del ginodioicismo. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 78: 33-42
- Delf, L. F. y D. E. Wolf. 2005. Evolutionary consequences of gender plasticity in genetically dimorphic breeding systems. *New Phytologist* 166: 119-128.
- Domínguez, C. A. 1995. Genetics conflicts of interest in plants. *Trends Ecol.*

Evol. 10 (10): 412-416

- Domme, B., A. Geslot, J. D. Thompson, M. Reille y N. Denelle. 1999. Androdioecy in the entomophilus tree *Fraxinus ornus* (Oleaceae). *New Phytologist* 143 (2): 419-426.
- Eguiarte, L. E., J. Núñez-Farfán, C. Domínguez y C. Cordero. 1999. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. En: *La Evolución Biológica*. Ed.: P. Magaña. Facultad de Ciencias, UNAM, Distrito Federal. pp.117-151
- Ehlers, B. K. y T. Bataillon. 2007. Inconstant males and the maintenance of labile sex expression in subdioecious plants. *New Phytologist* 174: 194-211.
- Fox, G. 1990. Drought and the evolution of flowering time in desert annuals. *American Journal of Botany* 77: 1508-1518.
- Givnish, T. J. 1980. Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants: dioecy and dispersal in gymnosperms. *Evolution* 34 (5): 959-972.
- Godley, E. J. y P. E. Berry. 1995. The biology and systematics of *Fuchsia* in the South Pacific. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82 (4): 473-516.
- Lewis, D. 1941. Male sterility in natural population of hermaphrodite plants. The equilibrium between female and hermaphrodite to be expected with different types of inheritance. *New Phytologist* 40 (1): 56-63.
- López, C. M. L., J. Márquez y G. Murguía. 2005. Técnicas para el estudio del desarrollo en Angiospermas, libro de laboratorio. Facultad de Ciencias, UNAM, Distrito Federal. 178 pp.
- Metcalf y Chalk. 1983. *Anatomy of dicotyledons*. Vol II: Wood structure and conclusion of general introduction. Clarendon Press, Oxford. 297 pp.
- Missouri Botanical Garden. 2008. Tropicos.org. <<http://www.tropicos.org>>
- Nowicke, J. W., J. J. Skvarla, P. H. Raven y P. Berry. 1984. A palynological study of the genus *Fuchsia* (Onagraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71 (1): 35-91.
- Olson, M. S. y J. Antonovics. 2000. Correlation between male and female reproduction in subdioecious herb *Astilbe biternata* (Saxifragaceae). *American Journal of Botany* 87: 837- 844.
- Ramsey, M. y G. Vaughton. 2001. Sex expression and sexual dimorphism in subdioecious

- Wurmbea dioica* (Colchicaceae). International Journal of Plant Sciences 162 (3): 589-597.
- Raven, P. H. 1979. A survey of reproductive biology in Onagraceae. New Zealand Journal of Botany 17: 575-593.
- REMIB (Red Mundial de Información de la Biodiversidad) CONABIO.
<<http://www.conabio.gob.mx>>
- Rosas, L. F., J. Pérez-Alquicira y C. A. Domínguez. 2005. Environmentally induced variation in fecundity compensation in the morph-biased male-sterile dystylous shrub *Erythroxylum havanense* (Erythroxylaceae). American Journal of Botany 92 (1): 116-122.
- Ross, M. D. 1978. The evolution of gynodioecy and subdioecy. Evolution 32 (1): 174-188.
- Ross, M. D. 1980. The evolution and decay of overdominance during the evolution of gynodioecy, subdioecy, and dioecy. The American Naturalist 116 (5): 607-620.
- Ross, M. D. 1982. Five evolutionary pathways to subdioecy. The American Naturalist 119 (3): 297-318.
- SAS, 2001. JMP versión 4. SAS Institute Cary, Carolina del Norte, E. U.A.
- Skvarla, J. J., P. H. Raven, W. F. Chissoe y M. Sharp. 1978. An ultrastructural study of viscin threads in Onagraceae pollen. Pollen et Spores 20: 5-143.
- Thomson, J. D. y S. C. H. Barrett. 1981. Selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants. The American Naturalist 118 (3): 443-449
- Traveset, A., M. F. Willson y C. Sabag. 1998. Effect of nectar-robbing birds on fruit set of *Fuchsia magellanica* in Tierra del Fuego: a disrupted mutualism. Functional Ecology 12 (3): 459-464
- Wanscher, J. H. y A. Kornerup. 1991. Farver I Farver. Politikens Forlag, Indhald.
- Weast, R. C. 1984. Interpolaciones de Weast. CRC Handbook of Chemistry and Physics. Edición 65. CRC Preuss Inc., Boca Ratón, Florida.
- Webb, C. J. 1999. Empirical studies: evolution and maintenance of dimorphic breeding systems. En: Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants. Eds.: M. A., Geber, T. E. Dawson y L. F. Delph. Springer, Alemania. pp. 62-90.
- Webb y Lloyd. 1980. Sex ratio in New Zealand apioid Umbelliferae. New Zealand Journal of Botany 18: 121-126

- Wilson, M. F. 1979. Sexual selection in plants. *The American Naturalist* 113 (6): 777-790.
- Wolfe, L. M. y A. Shmida. 1997. The ecology of sex expression in gynodioicous Israeli desert shrub (*Ochradenus baccatus*). *Ecology* 78 (1): 101-110.

ANEXO 1. Otras interacciones en *F. encliandra*.

Se considera importante estudiar a fondo otro tipo de interacción como: a) la herbivoría b) el robo de néctar y c) la dispersión de semillas. A continuación se hacen inferencias a partir de lo observado en la morfología floral de *F. encliandra* en este trabajo y lo observado en otros estudios.

- a) Se observó que los insectos presentaron preferencia por las flores masculinas de *F. encliandra*. Bawa (1980) reporta que en las especies dioicas, los insectos prefieren las flores masculinas porque se alimentan de polen y ovopositan en la flor debido a que no presentan ovario convirtiéndola en agalla. La disminución en la adecuación de los machos es menor debido a que una vez que el polen es dispersado, las flores ya no son indispensables. Sin embargo, la selección en contra de la función masculina, provocada por esta preferencia impide la evolución de los machos en sistemas subdioicos (Ashman, 2006). En el caso de las flores femeninas, sólo una flor presentó la presencia de insectos en su interior; los estaminodios de estas flores están llenos de rafidios (cristales de oxalato de calcio que protegen a la planta del ataque de animales) (Metcalfé y Chalk, 1983) por lo que la presencia de rafidios podrían estar relacionados con que las hembras presenten una menor florivoría.
- b) *Fuchsia encliandra*, al igual que otras especies del género (*F. lycioides* y *F. magellanica*) registra robo de néctar. En *F. lycioides* el ladrón de néctar es su propio polinizador en situaciones de estrés (Attsat y Rundel, 1982; Traveset *et al.*, 1998), mientras que en *F. encliandra* éste es *Diglossa baritula* que es un polinizador ineficiente (Arizmendi *et al.*, 1996). *Fuchsia encliandra* no presentó diferencias significativas en la producción de frutos entre las flores robadas de las no robadas, a diferencia de *F. magellanica* donde el robo de néctar reduce un 20% la producción de frutos (Arizmendi *et al.*, 1996; Traveset *et al.*, 1998). Existen dos explicaciones del porque no se reduce la producción de frutos en las flores robadas de *F. encliandra*: 1) en *F. encliandra* el ladrón de néctar no daña los ovarios a diferencia de *F. magellanica* donde los ladrones si lo hacen. 2) Las flores que son robadas en *F. encliandra* bajo condiciones de campo tienen una alta probabilidad de ser visitadas por polinizadores que realizan visitas legítimas (colibríes) ya que se

encuentran en mayor número en comparación a los ladrones de néctar (Arizmendi *et al.*, 1996) a diferencia de *F. magellanica* donde el ladrón de néctar es más abundante que los polinizadores en zonas perturbadas (Traveset *et al.*, 1998). Sería interesante saber si bajo un escenario de limitación de polinizadores como el que se muestra en este estudio, *F. encliandra* presenta una disminución en la adecuación en términos de producción de frutos cuando existe robo de néctar.

Además de *D. baritula* en *F. encliandra* se ha observado a *Bombus* robando néctar. *Bombus* realiza perforaciones circulares en la base del hipantio a diferencia de las perforaciones alargadas que realiza *D. baritula* (Arizmendi com. pers.). Por lo que sería interesante saber con que frecuencia *Bombus* roba néctar en *F. encliandra*.

- c) El género *Fuchsia* es el único en la familia Onagraceae con frutos carnosos, rojos y con un alto contenido de azúcar, por lo que son dispersados por aves a grandes distancias (Berry, 1982). En *F. encliandra*, en particular no se ha realizado ningún estudio en cuanto a la dispersión de semillas, sería interesante saber si las hembras al producir más frutos y de mayor tamaño (mayor masa seca) que los individuos intermedio también presentan una mayor dispersión de sus semillas. Este patrón se observa en las especies dioicas cuyas semillas son dispersadas por animales, esto le confiere una ventaja selectiva desproporcionada a los morfos que producen muchos frutos al presentar una mayor dispersión (Bawa, 1980).