

**Limitación por polen y endogamia en la especie
endémica *Cienfuegosia yucatanensis* Millsp.
(Malvaceae)**

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARA OBTENER EL
GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS
NATURALES TROPICALES**

POR

Licenciada en Biología. Ana Patricia Téllez Quiñones

Asesores:

Dr. Víctor Parra Tabla

Dra. Conchita Alonso Menéndez

Mérida, Yucatán, México, septiembre del 2015.

DECLARACIÓN

“El presente trabajo no ha sido aceptado o empleado para el otorgamiento de título o grado diferente o adicional al actual. La tesis es resultado de las investigaciones del autor, excepto donde se indican las fuentes de información consultadas. El autor otorga su consentimiento a la UADY para la reproducción del documento con el fin del intercambio bibliotecario siempre y cuando se indique la fuente”.

Dedicatoria

Para mi madre y mi abue, los ejemplos más grandes a seguir en mi vida, sin ustedes nada de lo que hiciera tendría sentido. A mis hermanos, el primer equipo que conocí y del que estoy sumamente orgullosa de pertenecer; a mis tías, las mujeres más asombrosas que conozco, porque han salido victoriosas en cada batalla que les ha puesto el destino; para mis primos, por cada momento grato que me han brindado y por todas sus risas que me devuelven siempre la tranquilidad que necesito; y finalmente, para todos mis amigos, una banda de seres maravillosos y contrastantes, por todo su apoyo, comprensión y cariño. Mil gracias a todos...

Agradecimientos

- ✚ A mi asesora la Dra. Conchita Alonso por todos sus consejos y apoyo durante las revisiones, por su paciencia, tiempo y tolerancia durante la realización de esta tesis.
- ✚ A mi asesor el Dr. Víctor Parra-Tabla, el mejor maestro que he podido tener en la vida, por toda la tolerancia, esfuerzo, tiempo, conocimientos, recomendaciones, consejos y toda la paciencia que invirtió para guiarme desde la concepción del tema de tesis hasta la entrega final del trabajo. Muchísimas gracias por todo y por cada momento de enseñanza-aprendizaje.
- ✚ A la Dra. Carmen Salazar y el Dr. José Ramos, por todo el apoyo, comprensión y tiempo invertido en cada sesión tutorial y a mis sinodales, Dr. Juan Tun, Dr. Fabián Vargas y Dr. Gerardo Arceo, por sus correcciones y recomendaciones pertinentes durante la redacción de esta tesis.
- ✚ A los maestros y maestras que hasta el día de hoy se interesan en mi formación educativa y personal y no han dudado en apoyarme resolviendo dudas de último momento.
- ✚ A mis amigos y compañeros, por motivarme durante la carrera y en la realización de este trabajo, pero en especial me gustaría agradecer a Diana Fabián, Nataly Celaya, Andrea Díaz, Emmanuel Santos, Manuel Palomo, Pilar Delgado, Luis Méndez y Uriel Solís, por estar siempre al pendiente de mi ser y apoyarme en todo, chicos muchísimas gracias.
- ✚ Finalmente pero no menos importante, a Denis Marrufo por acompañarme y participar en el trabajo de campo, gracias por tus consejos y todas las charlas durante la fase experimental.

Resumen

Documentar aspectos básicos de la biología reproductiva de las plantas es sumamente importante para dilucidar y profundizar cuestionamientos referentes a su ecología y conservación. Existen numerosas evidencias que muestran que la limitación por polen (LP) es un fenómeno común que disminuye el potencial reproductivo de las plantas y se ha sugerido que la auto-compatibilidad y la autogamia han sido estrategias evolutivas que les permite minimizar los efectos de la LP asegurando así su éxito reproductivo (*i. e.*, producción de frutos y semillas). Sin embargo, aun cuando la autofecundación asegura la reproducción en ambientes donde la disponibilidad de polen es impredecible, también puede incrementar los efectos de la depresión por endogamia. El objetivo de este trabajo fue evaluar la LP y los posibles efectos de la endogamia sobre el éxito reproductivo en la especie endémica auto-compatible *Cienfuegosia yucatanensis*. Para evaluar la LP se llevaron a cabo polinizaciones experimentales bajo tres tratamientos: autopolinización automática, polinización cruzada y polinización abierta en 30 individuos distribuidos en una población natural. En estos individuos se evaluó la producción de frutos y de semillas. Posteriormente se estimó el efecto de la endogamia para diferentes estimadores del éxito reproductivo (*i. e.*, producción y peso de frutos y semillas), a través de la comparación de frutos derivados de autopolinización respecto a los derivados de entrecruza. La producción de frutos y semillas en *C. yucatanensis* fue relativamente alta, entre 57-65% y 80-95%, respectivamente. Sin embargo, los resultados de las polinizaciones manuales no incrementaron significativamente la producción de frutos sugiriendo que esta especie no sufre de LP, aunque también mostraron que la producción de semillas puede disminuir en *ca.* 10% en un ambiente carente de polinizadores. No se observó depresión por endogamia para ninguna de las variables de éxito reproductivo. Los resultados mostraron que *C. yucatanensis* no está limitada por polen y no sufre el efecto de la depresión por endogamia, lo cual sugiere que el ser auto-compatible y poder autopolinizarse de manera automática, le permite asegurar su reproducción sexual.

Palabras clave: autopolinización automática; *Cienfuegosia yucatanensis*; endogamia; éxito reproductivo; limitación por polen; polinizaciones experimentales.

ÍNDICE GENERAL

1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO	4
2.1 PATRONES Y CAUSAS POTENCIALES DE LA LIMITACIÓN POR POLEN.....	4
2.2 LA IMPORTANCIA DE LOS SISTEMAS DE APAREAMIENTO: AUTOPOLINIZACIÓN AUTOMÁTICA VS. POLINIZACIÓN CRUZADA	5
2.3 LOS EFECTOS DE LA ENDOGAMIA	7
3. PROPUESTA DE ESTUDIO	9
4. OBJETIVO GENERAL	10
4.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	10
5. HIPÓTESIS	10
5.1 JUSTIFICACIÓN	10
6. LITERATURA CITADA	11
7. ARTÍCULO CIENTÍFICO	17
RESUMEN.....	17
INTRODUCCIÓN	18
MATERIALES Y MÉTODOS	20
<i>Especie de estudio</i>	20
<i>Área de estudio</i>	21
<i>Métodos</i>	22
RESULTADOS	24
<i>Producción de frutos y semillas y limitación por polen</i>	24
<i>Peso de frutos y semillas</i>	25
<i>Depresión por endogamia</i>	26
DISCUSIÓN	27
<i>Limitación por polen y su efecto sobre el éxito reproductivo</i>	27
<i>Consecuencias de la endogamia sobre las progenies de Cienfuegosia yucatanensis</i>	30
REFERENCIAS.....	32
8. CONCLUSIONES GENERALES DE LA TESIS	37

ÍNDICE DE TABLAS

- A. Cuadro 1.** Valores promedio (\pm D.E.) de producción de frutos y de semillas en *C. yucatanensis* para los tratamientos de polinización y resultados del ANOVA.....**25**
- B. Cuadro 2.** Valores promedio (\pm D.E.) para el peso de frutos y de semillas en *C. yucatanensis* por tratamiento de polinización y resultados del ANOVA.....**26**
- C. Cuadro 3.** Índice de depresión por endogamia (ID), valores promedio de adecuación para las progenies de polinización cruzada (W_o) y de autopolinización automática (W_s) e intervalos de confianza del 95% para cada uno de los índices en *C. yucatanensis*.**26**

ÍNDICE DE FIGURAS

- I.Figura 1.** *Apis mellifera* L. (Apidae) sobre flor de *Cienfuegosia yucatanensis* Millsp. (Malvaceae). Foto: Luis Salinas Peba, Dzemul (Yucatán).**21**
- II.Figura 2.** Promedio de la producción relativa de frutos y semillas en *Cienfuegosia yucatanensis* bajo tres tratamientos de polinización (media \pm E.E.). Letras distintas señalan diferencias significativas entre tratamientos ($P<0.05$).**24**
- III.Figura 3.** Peso promedio de frutos y semillas en *Cienfuegosia yucatanensis* por tratamiento de polinización (media \pm E.E.). Las letras iguales indican que no se presentaron diferencias significativas entre tratamientos ($P>0.05$).**25**

1. INTRODUCCIÓN

En particular en ambientes tropicales se sabe que el 94% de las especies son polinizadas por animales (Ollerton *et al.*, 2011), lo que sugiere que en estos ambientes la interacción planta-polinizador ha sido un mecanismo clave para explicar la diversificación de las angiospermas.

Por otro lado, bajo condiciones naturales se ha observado que la producción de frutos y semillas en angiospermas generalmente es menor en comparación con el número de flores y óvulos producidos (Larsson y Barrett, 2000). Este patrón ha sido relacionado con dos mecanismos ecológicos, la limitación por polen y la disponibilidad de recursos para la maduración de frutos y semillas (Bierzychudeck, 1981; Haig y Westoby, 1988; Campbell y Halama, 1993; Burd, 1994).

La limitación por polen (LP) se refiere a la recepción inadecuada de polen, ya sea en cantidad (*i. e.*, la frecuencia de la transferencia de polen, guiada en parte por la cantidad de visitantes florales) o en calidad (*i. e.*, la procedencia del polen) (Herrera 1987, 1989; Larsson y Barrett, 2000), lo que consecuentemente limita el potencial reproductivo de las especies de plantas (Ashman *et al.*, 2004; Knight *et al.*, 2005). Diversos estudios y datos existentes sugieren que la LP es un fenómeno muy común, por ejemplo, los trabajos de Burd (1994) y Knigh *et al.* (2005), encontraron que aproximadamente el 63% de las especies vegetales presenta una cierta limitación por polen (159 especies de un total de 258 casos en los que se evaluó la LP y 303 especies de 482 casos, respectivamente).

A su vez, se ha visto que el efecto de la limitación en calidad de polen está asociado tanto al sistema de apareamiento como a los rasgos ecológicos de la comunidad (*i. e.*, composición y estructura de las especies en floración, así como abundancia y composición de polinizadores) (Aizen y Harder, 2007). Así, los patrones o características asociadas a la LP pueden ser divididos en dos categorías principales: (a) los rasgos asociados con la reproducción sexual (*e. g.*, el tamaño, forma y longevidad floral, sistema de apareamiento,

síndrome de polinización y el número de óvulos por flor), y (b) los rasgos de historia de vida, incluyendo el número de eventos reproductivos y la capacidad de reproducción asexual (Knight *et al.*, 2005).

En particular, se ha visto que algunas poblaciones de plantas con menor diversidad de visitantes florales sufren en mayor grado LP en comparación con aquellas poblaciones de sitios asociados a una mayor diversidad de polinizadores (Klein *et al.*, 2003; Ashman *et al.*, 2004, Knight *et al.*, 2005; Aizen y Harder, 2007; Hegland y Totland, 2008); así, los trabajos de Gómez *et al.* (2010) y otros autores (*e. g.*, Wilcock y Neiland, 2002; Knight *et al.*, 2006) sugieren que en efecto, las variables cantidad y calidad están sujetas a la diversidad de polinizadores, sobre todo para las especies polinizadas por animales.

Por otra parte, se ha observado que en las comunidades bajo condiciones constantes de LP, la presencia de un sistema de autofecundación autógama resulta ventajoso, puesto que asegura la reproducción de las especies aún en condiciones de escasez de polinizadores (Kalisz y Vogler, 2003; Moeller, 2006). Sin embargo, aun cuando la autofecundación asegura la reproducción en ambientes donde la disponibilidad de polen de entrecruza es impredecible (Knight *et al.*, 2005; Morgan y Wilson, 2005), también puede incrementar los efectos de la depresión por endogamia (Schemske, 1983; Dudash, 1990; Holsinger, 1991; Byers y Waller, 1999).

La depresión por endogamia provoca la reducción de la adecuación promedio (o valor fenotípico) de la progenie de los individuos emparentados respecto a la adecuación promedio de los individuos no emparentados. Dentro de los efectos negativos de la depresión por endogamia en plantas se han descrito una baja calidad y cantidad de semillas, menores porcentajes de germinación y de establecimiento, así como un menor crecimiento y producción de biomasa (González-Varo y Traveset, 2010; Alonso y García-Sevilla 2013).

En la última década, los efectos de la endogamia así como de la calidad y la cantidad de polen sobre el éxito reproductivo de las especies, se han convertido en un tema importante en la conservación de plantas (Alonso *et al.*, 2010), sobre todo porque están relacionados

cercanamente con factores demográficos y genéticos que afectan directamente a la viabilidad de las poblaciones (Dudash y Fenster, 2000; Hedrick y Kalinowski 2000; Alonso y García-Sevilla 2013).

Como parte del manejo y generación de información sobre especies de interés ecológico como es el caso de los endemismos, este trabajo evaluó la limitación por polen y la depresión por endogamia sobre el éxito reproductivo de la especie endémica auto-compatible *Cienfuegosia yucatanensis* (Malvaceae) en la costa norte de Yucatán.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Patrones y causas potenciales de la limitación por polen

La limitación por polen refleja las fluctuaciones al azar en torno a la recepción (disponibilidad y transferencia) del polen, ya sea como una consecuencia de los ambientes de polinización estocásticos que afectan la transferencia o bien como un síndrome crónico causado por una perturbación del medio ambiente que altera la disponibilidad (Ashman *et al.*, 2004). De acuerdo con Larson y Barrett (2000), las especies que son auto-compatibles y/o autógamas, monocárpicas, herbáceas, nectaríferas o que se encuentran en hábitats abiertos o regiones templadas, exhiben significativamente menos limitación por polen que las especies con los estados de caracteres contrastantes, es decir, especies auto-incompatibles, no autógamas, policárpicas, leñosas, sin nectarios o que ocurren en hábitats cerrados o regiones tropicales.

Aunado a estos patrones, un meta-análisis global de los estudios que evalúan la LP en plantas polinizadas por animales, sugiere que en muchas poblaciones los individuos reciben menos polen del que se requiere para una producción total de semillas, sobre todo en especies auto-incompatibles que habitan en regiones con una alta diversidad de plantas (Vamosi *et al.*, 2006), lo que sugiere que confirma una alta dependencia de los polinizadores para la reproducción (Ollerton *et al.*, 2011) y sugiere que la LP puede ser especialmente importante en especies endémicas (Alonso *et al.* 2010).

De igual forma existen otros factores que pueden intensificar la LP, entre ellos el sistema de auto-incompatibilidad genética (Byers y Meagher, 1992; DeMauro, 1993; Richards, 1996), la presencia de especies que co-florecen (Caruso 1999; Bell *et al.*, 2005), la presencia de interactores antagonistas como ladrones de néctar, herbívoros o depredadores de semillas (Vázquez y Simberloff, 2004), la fragmentación del hábitat (González-Varo *et al.*, 2009; Spliger y Chang, 2009), y la capacidad de los polinizadores para moverse entre los parches de vegetación (Amarasekare, 2004). Sin embargo, la causa directa inmediata de la LP es siempre una escasez en la cantidad o la calidad del polen que llega a los estigmas florales, siendo la calidad un parámetro más difícil de estimar (Aizen y Harder, 2007).

Usualmente, la LP es evaluada mediante polinizaciones manuales, suplementando con polen de entrecruza los estigmas florales y comparando la producción de frutos o preferentemente de semillas resultantes con los de plantas polinizadas naturalmente (Aizen y Harder, 2007). Sin embargo, estos experimentos pueden enmascarar los efectos respectivos de la cantidad y la calidad de polen en la producción de semillas. Dado que la polinización suplementaria implica la adición de un exceso de polen de entrecruza a los estigmas, las flores manipuladas no sólo reciben más polen que las flores polinizadas naturalmente, también polen de mayor calidad (Ashman *et al.*, 2004; Aizen y Harder, 2007). Como resultado, se podría concluir falsamente que la producción de semillas está siendo limitada por la cantidad de polen, cuando en realidad la calidad pudiera ser el factor limitante o bien la disponibilidad de recursos para su maduración (Parra-Tabla *et al.* 1998; Wesselingh, 2007).

La calidad de polen es importante en particular para especies auto-incompatibles, no solo porque sus granos de polen no son capaces de germinar y fecundar los óvulos disponibles, sino porque pueden bloquear la llegada de polen de entrecruza (*e. g.*, Parra-Tabla y Bullock 2005). En contraste, en especies auto-compatibles aunque el polen propio pueda germinar y fecundar los óvulos, se puede seguir presentando LP si requieren de un vector para su transferencia, o si a pesar de no requerirlo (autogamia) existe efecto de depresión por endogamia (Barrett, 2002), lo cual implicaría que la LP se debe a diferencias en la calidad del polen (*i. e.*, polen de autocruza vs. polen de entrecruza).

2.2 La importancia de los sistemas de apareamiento: autopolinización automática vs. polinización cruzada

La limitación por polen en la reproducción de plantas tiene importantes implicaciones ecológicas y evolutivas. Por ejemplo, recientes meta-análisis han demostrado que la fragmentación del hábitat tiene un gran efecto negativo en la reproducción de las especies auto-incompatibles (Aguilar *et al.*, 2006) y que las perturbaciones antropogénicas que tienden a reducir la polinización cruzada en poblaciones de plantas, pudieran tener efectos evolutivos sobre los sistemas de apareamiento (Eckert *et al.*, 2010).

El sistema de apareamiento de una especie puede determinar el flujo de polen así como la variación genética en las poblaciones (Barrett, 2002). Autores como Clegg (1980) y Holsford y Ellstrand (1992) mencionan que la estructura y función de los sistemas de apareamiento en una población juegan un rol importante en la microevolución, a través de la ocurrencia de cambios a pequeña escala en las frecuencias alélicas de una población a lo largo de unas pocas generaciones. Estos cambios pueden ser influenciados tanto por factores genéticos como la mutación y recombinación genética, que determinan los caracteres sexuales o pueden ser moldeadas por factores ambientales como la temperatura y la precipitación. Ambos factores pueden afectar la estructura, el tamaño y/o densidad de una población así como, la fenología y la morfología floral, los cuales repercuten en la probabilidad de reproducirse por autopolinización automática o mediante polinización cruzada (Jonas y Geber, 1999; Herlihy y Eckert, 2002).

Por otra parte, la mayoría de las especies polinizadas por animales presentan sistemas mixtos de apareamiento (Vogler y Kalisz, 2001; Barrett, 2002). Así, la recepción de polen y la eficiencia de los polinizadores tienen un papel ecológico central y pueden llegar a determinar si las poblaciones de plantas son principalmente xenógamas (*i. e.*, de entrecruza) o autógamas (*i. e.*, autocruza) (Levin, 1972; Lloyd, 1992; Holsinger, 1996; Schoen *et al.*, 1996; Johnston, 1998; Vogler y Kalisz, 2001). En algunos casos la ausencia o una baja abundancia de polinizadores durante algunos períodos, dentro o entre las estaciones de floración, favorecen un cambio en el sistema de apareamiento de cruzamiento a fecundación autónoma como un mecanismo para asegurar la reproducción de los individuos (Lloyd, 1992; Takebayashi y Morrell, 2001).

Como se mencionó anteriormente la variación en los sistemas de reproducción tiene varios efectos importantes sobre las propiedades genéticas de las poblaciones. En poblaciones con autofecundación autónoma, una flor puede no dar fruto por razones distintas al fracaso de la polinización. Estos incluyen cargas de polen insuficientes, la insuficiencia de recursos para madurar frutos y semillas, esterilidad y depresión endogámica (Husband y Schemske, 1996).

Es evidente que pese a que la autofecundación puede asegurar el éxito reproductivo de los individuos aún en condiciones de escasez de polinizadores, bajo un contexto específico puede también repercutir negativamente en la adecuación de la progenie (Lloyd, 1992).

2.3 Los efectos de la endogamia

La endogamia tiene como consecuencia que los alelos homólogos heredados por la progenie sean idénticos entre sí por descendencia de un alelo ancestral común (Waser, 1993). Es decir, los eventos que tienen como consecuencia apareamientos endogámicos incrementan los niveles de homocigosis en una población (Hartl, 2000; Hedrick, 2000).

Así, la depresión por endogamia tiende a reducir el vigor o la fecundidad de los individuos como una consecuencia del incremento en las frecuencias de homocigosis (Fisher, 1965; Husband y Schemske, 1996; Keller y Waller, 2002). En ciertos casos particulares, al incrementar la frecuencia de homocigosis se desenmascaran los alelos deletéreos (Lande y Schemske, 1985) y la selección natural puede eliminar estos alelos de la población con lo que el nivel de depresión disminuiría en las siguientes generaciones (Templeton y Read, 1984).

Sin embargo, la purga eficiente de los alelos deletéreos en las poblaciones naturales aún es un tema debatible (Byers y Waller, 1999; Kristensen *et al.*, 2008). La eficiencia con la que la selección puede purgar los alelos de la carga genética en una población depende de una gran cantidad de factores, entre ellos, del tamaño de los efectos mutacionales, el grado de dominancia, las interacciones entre *loci*, el sistema de apareamiento y el tamaño de la población misma. Por estas razones no debemos esperar que la purga eficiente de alelos ocurra de manera universal en poblaciones naturales o en cautiverio (Byers y Waller, 1999).

Si las poblaciones permanecen aisladas y presentan tamaños poblacionales reducidos en varias generaciones, es de esperarse que enfrenten amenazas genéticas como la fijación de alelos deletéreos o la pérdida de los niveles de variación genética necesarias para la evolución adaptativa e incurrir en el proceso de la deriva génica (Lande, 1995). Al mismo tiempo, las mutaciones deletéreas tenderían a acumularse, porque la selección es menos eficaz en

poblaciones pequeñas (Lynch *et al.*, 1995). Y aun cuando estos procesos tienden a ser graduales, representan una amenaza para poblaciones a corto plazo, pues al restringir las oportunidades de apareamiento, la endogamia puede actuar con rapidez (Keller y Waller, 2002). El nivel de la purga de alelos deletéreos varía entre especies con distintos grados de endogamia, y puede verse afectado por los efectos de la depresión por endogamia durante las diferentes etapas de vida de los individuos (Husband y Schemske, 1996). Por tanto, resulta importante estimar la depresión por endogamia en las múltiples etapas de vida y no únicamente en la fase inicial de fertilización (Byers, 1998; Grueber *et al.*, 2010; Alonso y García-Sevilla, 2013).

Como hemos visto, es de esperarse que el nivel de endogamia en los individuos pueda relacionarse en parte con el sistema de apareamiento que presentan y/o con la disponibilidad de polen. Por otro lado, se ha reportado que en comunidades bajo condiciones de escasos recursos las especies auto-compatibles y en particular aquellas capaces de autopolinizarse de manera autónoma al final de la vida de una flor pueden minimizar los efectos de limitación por cantidad de polen (Fenster y Martén-Rodríguez, 2007). Sin embargo la susceptibilidad a la limitación respecto a la calidad del polen es poco conocida (sobre todo en especies endémicas) y probablemente variable entre especies y regiones geográficas (*e. g.*, Vaughton y Ramsey, 2010; Alonso *et al.*, 2012).

3. PROPUESTA DE ESTUDIO

Numerosos trabajos han demostrado que las especies endémicas son susceptibles a la extinción por una variedad de razones, entre ellas la destrucción del hábitat, las interacciones bióticas y el colapso genético (Schemske *et al.*, 1994). Muchos de estos factores incrementan la vulnerabilidad de las especies disminuyendo el potencial reproductivo. Por consiguiente, el estudio de los factores que afectan el éxito reproductivo debe ser considerado en el diseño de estrategias de conservación en general y de manera particular en especies endémicas (Godt y Hamrick, 1995). Especialmente en interacciones planta-polinizador se ha propuesto que las especies endémicas de plantas son más susceptibles a la LP por la calidad, aunque en general son escasos los estudios enfocados en este tipo de especies (Alonso *et al.*, 2010).

Cienfuegosia yucatanensis es un herbácea perenne endémica de la región caribeña, definida como autógama auto-compatible (Téllez, 2012), en la que se ha observado una baja tasa de visitantes florales, así como bajas cargas polínicas en el estigma y una pobre formación de tubos polínicos, por lo que se ha sugerido que esta especie puede estar fuertemente limitada tanto por la cantidad como por la calidad del polen (Téllez, 2012; Alonso *et al.*, 2013). Sin embargo, no existen trabajos en los que se haya comprobado el papel de ambos componentes de LP y tampoco se ha evaluado si a pesar de ser una especie auto-compatible, esta especie sufre de depresión por endogamia. En este trabajo se hace una evaluación de la LP y se analizan las posibles consecuencias de la endogamia en *C. yucatanensis* en la costa norte del estado de Yucatán, México.

4. OBJETIVO GENERAL

- ❖ Evaluar la limitación por polen y las consecuencias de la endogamia sobre el éxito reproductivo en la especie endémica *Cienfuegosia yucatanensis*.

4.1 Objetivos específicos

1. Determinar experimentalmente si la producción de frutos y semillas en *C. yucatanensis* está limitada por la disponibilidad de polen.
2. Evaluar la depresión por endogamia en la producción de frutos y de semillas y en el peso promedio de ambas estructuras reproductivas de *C. yucatanensis*.

5. HIPÓTESIS

Cienfuegosia yucatanensis presentará limitación por polen y se observará una menor producción de frutos y semillas, así como menor calidad en las progenies resultante de autopolinización respecto a las producidas por polinización cruzada.

5.1 Justificación

Los trabajos de Vamosi *et al.* (2006) y Alonso *et al.* (2010) reportaron la existencia a escala global de una relación positiva y significativa entre la LP y la riqueza de especies, lo que sugiere que las especies endémicas en sitios de alta diversidad están especialmente limitadas por polen. Por otro lado, el éxito reproductivo de las especies depende de numerosos componentes que controlan los procesos de floración, fructificación, producción de semillas, germinación, etc., por lo general, estos factores están sumamente ligados al sistema de apareamiento así como a la disponibilidad (en cantidad y calidad) de polen y son susceptibles a cambiar o incrementar la vulnerabilidad de la especie al disminuir el potencial reproductivo de las mismas. Conocer en qué medida estos componentes afectan el rendimiento y viabilidad de las poblaciones es importante para el manejo y el diseño de estrategias de conservación, en particular en especies endémicas.

6. LITERATURA CITADA

- Aguilar R., Ashworth L., Galetto L., Aizen, M. A. 2006 Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9: 968-980.
- Aizen M. A., Harder L. D. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology*, 88: 271-281.
- Alonso C., Vamosi J. C., Knight T. M., Steets J. A., Ashman T-L. 2010. Is reproduction of endemic plant species particularly pollen limited in biodiversity hotspots? *Oikos*, 119: 1192-1200.
- Alonso C., Herrera C. M., Ashman T-L. 2012. A piece of the puzzle: a method for comparing pollination quality and quantity across multiple species and reproductive events. *New Phytologist*, 193: 532-542.
- Alonso C., García-Sevilla M. 2013. Strong inbreeding depression and individually variable mating system in the narrow endemic *Erodium cazorlanum* (Geraniaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 70 (1): 72-80.
- Alonso C., Navarro C., Arceo-Gómez G., Meindi G., Parra-Tabla V., Ashman T-L. 2013. Among species differences in pollen quality and quantity limitation: implications for endemics in biodiverse hotspots. *Annals of Botany*, 112: 1461-1469.
- Amarasekare P. 2004. Spatial dynamics of mutualistic interactions. *Journal of Animal Ecology*, 73: 128-142.
- Ashman T-L, Knight T. M., Steets J. A., Amarasekare P., Burd M., *et al.* 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85: 2408-2421.
- Barrett S. C. H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics*, 3: 274-284.
- Bell J. M., Karron J. D., Mitchell R. J. 2005. Interspecific competition for pollination lowers seed production and outcrossing in *Mimulus ringens*. *Ecology*, 86 (3): 762-771.
- Bierzychudek P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *The American Naturalist*, 117: 838-840.
- Burd M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Botanical Review*, 60: 83-139.

- Byers D. L. 1998. Effect of cross proximity on progeny fitness in a rare and a common species of *Eupatorium* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 85: 644-653.
- Byers D. L., Meagher T. R. 1992. Mate availability in small populations of plant species with homomorphic sporophytic self-incompatibility. *Heredity*, 68: 353-359.
- Byers D. L., Waller D. M. 1999. Do plant populations purge their genetic load? Effects of population size and mating history on inbreeding depression. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 30: 479-513.
- Campbell D. R., Halama K. J. 1993. Resource and pollen limitations to lifetime seed production in a natural plant population. *Ecology*, 74: 1043-1051.
- Caruso C. 1999. Pollination of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae): effects of intra vs. interspecific competition. *American Journal of Botany*, 96 (5): 663-668.
- Clegg M. T. 1980. Measuring plant mating systems. *BioScience*, 30 (12): 814-818.
- DeMauro M. M. 1993. Relationship of breeding system to rarity in the lakeside daisy (*Hymenoxys acaulis* var. *glabra*). *Conservation Biology*, 7: 542-550.
- Dudash M. R. 1990. Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in a self-compatible, protandrous species, *Sabatia angularis* L. (Gentianaceae): a comparison in three environments. *Evolution*, 44: 1129-1139.
- Dudash M. R., Fenster C. B. 2000. Inbreeding and outbreeding depression in fragmented populations - In: Youn, A. G., Clarke, G. M. (eds), *Genetics, demography and viability of fragmented populations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Eckert C.G., Kalisz S., Geber M. A., Sargent R., Elle E., Cheptou P-O., Goodwillie C., Johnston M. O., Kelly J. K., Moeller D. A., Porcher E., Ree R. H., Vallejo-Marín M., Winn A. A. 2010. Plant mating systems in a changing world. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 35-43.
- Fenster C. B., Márten-Rodríguez S. M. 2007. Pollination specialization and the evolution of reproductive assurance mechanisms through autonomous selfing. *International Journal of Plant Sciences*, 93: 1800-1807.
- Fisher R. A. 1965. *The theory of inbreeding*, 2nd ed. Academic Press, New York, N. Y.
- Godt M. J. W., Hamrick J. L. 1995. The mating system of *Liatris helleri* (Asteraceae), a threatened plant species. *Heredity*, 75: 398-404.

- Gómez J. M., Abdelaziz M., Lorite J., Muñoz-Pajares A. J., Perfectti F. 2010. Changes in pollinator fauna cause spatial variation in pollen limitation. *Journal of Ecology*, 98: 1243-1252.
- González-Varo J. P., Arroyo J., Aparicio A. 2009. Effects of fragmentation on pollinator assemblage, pollen limitation and seed production of Mediterranean myrtle (*Myrtus communis*). *Biological Conservation*, 142: 1058-1065.
- González-Varo J. P., Traveset A. 2010. Among-individual variation in pollen limitation and inbreeding depression in a mixed-mating shrub. *Annals of Botany*, 106 (6): 999-1008.
- Grueber C. E., Laws R. J., Nakagawa S., Jamieson I. G. 2010. Inbreeding depression accumulation across life-history stages of the endangered Takahe. *Conservation Biology*, 24: 1617-1625.
- Haig D., Westoby M. 1988. On limits to seed production. *The American Naturalist*, 131:757–59.
- Hartl D. L. 2000. *A primer of population genetics*. 3rd edition, Sinauer associates; Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- Hedrick P. 2000. *Genetics of populations*. Jones and Barlett Publisher: Boston.
- Hedrick P. W., Kalinowski S. T. 2000. Inbreeding depression in conservation biology. *Annuals Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 31: 139-162.
- Hegland S. J., Totland, Ø. 2008. Is the magnitude of pollen limitation in a plant community affected by pollinator visitation and plant species specialization levels? *Oikos*, 117: 883-891.
- Herlihy C. R., Eckert C. G. 2002. Genetic cost of reproductive assurance in a self-fertilizing plant. *Nature*, 416: 320-323.
- Herrera C. M. 1987. Components of pollinator “quality”: comparative analysis of a diverse insect assemblage. *Oikos*, 50: 79-90.
- Herrera C. M. 1989. Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the “quantity” component in a plant-pollinator system. *Oecologia*, 80: 241-248.
- Holtsford T. P., Ellstrand N. C. 1992. Genetic and environmental variation in floral traits affecting outcrossing rate in *Clarkia tembloriensis* (Onagraceae). *Evolution*, 46:216-225.

- Holsinger K. E. 1991. Mass-action models of plant mating systems: the evolutionary stability of mixed mating systems. *The American Naturalist*, 138: 606-622.
- Holsinger K. E. 1996. Pollination biology and the evolution of mating systems in flowering plants. *Evolutionary Biology*, 29: 107-149.
- Husband B. C., Schemske D. W. 1996. Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, 50: 54-70.
- Johnston M. O. 1998. Evolution of intermediate selfing rates in plants: pollination ecology *versus* deleterious mutations. *Genetica*, 103: 267-278.
- Jonas C. S., Geber M. A. 1999. Variation among populations of *Clarkia unguiculata* along altitudinal and latitudinal gradients. *American Journal of Botany*, 86: 333-343.
- Kalisz S., Vogler D. W. 2003. Benefits of autonomous selfing under unpredictable pollinator environments. *Ecology*, 84: 2928-42
- Keller L. F., Waller D. M. 2002. Inbreeding effects in wild population. *Trends in Ecology and Evolution*, 17 (5): 230-241.
- Klein A. M., Steffan-Dewenter I., Tschardt T. 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 270: 955-961.
- Knight T. M., Steets J. A., Vamosi J. C., Mazer S. J., Burd M., Campbell D. R., Dudash M. R., Johnston M. O., Mitchell R. J., Ashman T-L. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 467-497.
- Knight T. M., Steet J. A., Ashman T-L. 2006. A quantitative synthesis of pollen supplementation experiments highlights the contribution of resource reallocation to estimates of pollen limitation. *American Journal of Botany*, 93: 271-277.
- Kristensen T. N., Loeschcke V., Hoffmann A. A. 2008. Linking inbreeding effects in captive populations with fitness in the wild: release of replicated *Drosophila melanogaster* lines under different temperatures. *Conservation Biology*, 22: 189-199.
- Lande R. 1995. Mutation and conservation. *Conservation Biology*, 9: 782-791.
- Lande R., Schemske D. W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic model. *Evolution*, 39: 24-40.

- Larson, B. M. H., Barrett S. C. H. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 69: 503-520.
- Levin D. A. 1972. Competition for pollinator service: a stimulus for the evolution of autogamy. *Evolution*, 26: 668-669.
- Lloyd D. G. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *International Journal of Plant Science*, 153: 370-380.
- Lynch M., Conery J., Burger R. 1995. Mutation accumulation and the extinction of small populations. *The American Naturalist*, 146 (4): 489-518.
- Moeller D. A. 2006. Geographic structure of pollinator communities, reproductive assurance and the evolution of self-pollination. *Ecology*, 87: 1510-1522.
- Morgan M. T., Wilson W. G. 2005. Self-fertilization and the escape from pollen limitation in variable pollination environments. *Evolution*, 59: 1143-1148.
- Ollerton J., Winfree R., Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, 120: 321-326.
- Parra-Tabla V., Vargas M. F., Eguiarte F. L. 1998. Is *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae) pollen limited?: an experimental test. *Functional Ecology*, 12: 591-595.
- Parra-Tabla V., Bullock, S. H. 2005. Ecological and evolutionary consequences of anther-stigma separation in the self-incompatible tropical tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 252: 85-96.
- Richards A. J. 1996. *Plant breeding systems*. Chapman & Hall. London. U.K.
- Schemske D. W. 1983. Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. - In: Nitecki M. H. (ed.), *Coevolution*. Univ. Chicago Press, Chicago, pp. 67-109.
- Schemske D. W., Husband B. C., Ruckelshaus M. H., Goodwilie C., Parker I. M., Bishop J. G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75 (3): 548-606.
- Schoen D. J., Morgan M. T., Bataillon T. 1996. How does self-pollination evolve? Inferences from floral ecology and molecular genetic variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 351: 1281-1290.
- Spliger R. B., Chang S. M. 2009. Pollen limitation and reproduction varies with population size in experimental populations of *Sabatia angularis* (Gentianaceae). *Botany*, 87: 330-338.

- Takebayashi N., Morrell P. L. 2001. Is self-fertilization an evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macroevolutionary approach. *American Journal of Botany*, 88: 1143-1150.
- Téllez A. 2012. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la especie endémica de la región caribeña *Cienfuegosia yucatanensis* Millsp. (Malvaceae) en la costa norte de Yucatán, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán.
- Templeton A. R., Read B. 1984. Factors eliminating inbreeding depression in a captive herd of spekes gazelle (*Gazella spekei*). *Zoo Biol.* 3: 177-199.
- Vamosi J. C., Knight T. M., Steets J. A., Mazer S. J., Burd M., Ashman T-L. 2006. Pollination decays in biodiversity hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 956-961
- Vaughton G., Ramsey M. 2010. Floral emasculation reveals pollen quality limitation of seed output in *Bulbine bulbosa* (Asphodelaceae). *American Journal of Botany*, 97 (1): 174-178.
- Vázquez D. P., Simberloff D. 2004. Indirect effects of an introduced ungulate on pollination and plant reproduction. *Ecological Monographs*, 74: 281-308.
- Vogler D. W., Kalisz S. 2001. Sex among the flowers: the distribution of plant mating systems. *Evolution*, 55: 202-204.
- Waser N. M. 1993. Population structure, optimal outbreeding, and assortative mating in Angiosperms. En: *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding* (N. W. Thornhill, ed.), pp. 173-199. University of Chicago Press, Chicago.
- Wesselingh R. A. 2007. Pollen limitation meets resource allocation: towards a comprehensive methodology. *New Phytologist*, 174: 26-37.
- Wilcock C., Neiland, R. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science*, 7: 270-277.

7. ARTÍCULO CIENTÍFICO

Limitación por polen y endogamia en la especie endémica

Cienfuegosia yucatanensis Millsp. (Malvaceae).

Patricia Téllez-Quiñones^{1*}, Conchita Alonso-Menéndez³, Víctor Parra-Tabla²

¹*Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad Autónoma de Yucatán. Email: patotq@gmail.com*

²*Departamento de Ecología Tropical. Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán. Email: ptabla@uady.mx*

³*Estación Biológica de Doñana, España. Email: conalo@ebd.csic.es*

**Autor para correspondencia*

Resumen

La limitación por polen (LP) es un fenómeno común que afecta la reproducción sexual en plantas y que se puede deber a la cantidad u origen del polen recibido. Se ha sugerido que la auto-compatibilidad, como estrategia evolutiva, permite minimizar los efectos de la LP asegurando el éxito reproductivo de las plantas. Sin embargo, aun cuando la autofecundación asegura la reproducción, también puede dar lugar a efectos negativos como consecuencia de la endogamia. El objetivo del trabajo fue evaluar la LP y los posibles efectos de endogamia sobre el éxito reproductivo en la especie endémica auto-compatible *Cienfuegosia yucatanensis* en la costa norte de Yucatán, México. Se llevaron a cabo polinizaciones experimentales bajo tres tratamientos: autopolinización automática, polinización cruzada y polinización abierta en 30 individuos distribuidos en una población natural. Se determinó la producción de frutos y semillas y posteriormente se evaluó la depresión por endogamia para diferentes estimadores del éxito reproductivo (*i. e.*, producción y peso de frutos y semillas). La producción de frutos y semillas en *C. yucatanensis* fue relativamente alta, entre 57-65% de las flores produjeron fruto y 80-95% de los óvulos produjeron semillas. La polinización cruzada no incrementó significativamente la producción de frutos, sugiriendo que esta especie no sufre de LP en este nivel, aunque la producción de semillas puede verse limitada en escenarios de ausencia de polinizadores. En ninguna de las variables cuantificadas se observó depresión por endogamia. En general los resultados sugieren que *C. yucatanensis*

aparentemente asegura su reproducción a través de su mecanismo de auto-compatibilidad y autopolinización automática.

Palabras clave: Autopolinización automática; endogamia; *Cienfuegosia yucatanensis* limitación por polen; polinizaciones experimentales.

Introducción

La dinámica de la transferencia de polen entre las estructuras reproductivas de las flores ha jugado un papel importante en la evolución de los sistemas reproductivos de las plantas con flores (Richards 1986). Las flores hermafroditas, característica de muchas angiospermas, facilitan la deposición y colecta del polen de visitantes florales en un mismo evento, pero también abren la posibilidad de que la autopolinización eventualmente reduzca los beneficios de la polinización cruzada (Barrett, 2008).

En las especies polinizadas por animales la cantidad de polen puede reducirse como resultado de un menor número de visitas o una menor deposición de polen por visita, mientras que la calidad del polen puede reducirse si el polen depositado es propio o incompatible. De este modo, la recepción inadecuada en cantidad o calidad de polen, fenómeno conocido como limitación por polen (LP), tiende a reducir el éxito reproductivo en las plantas (Ashman *et al.*, 2004).

La limitación del polen ha sido documentada para un gran número de especies (*e. g.*, 62-73% de los casos presentan LP; Burd, 1994; Ashman *et al.*, 2004) y se ha encontrado que esta limitación puede variar mucho tanto a escala espacial y temporal, como dentro de la misma especie en relación con variación en rasgos intrínsecos y aspectos ambientales (Wilcock y Neiland 2002, Ashman *et al.*, 2004).

Recientemente se ha sugerido que la LP puede ser más importante en regiones de alta diversidad (Vamosi *et al.*, 2006) y especies endémicas respecto a especies no endémicas y probablemente esta puede ser una de las causas que restringen sus tamaños poblacionales o ámbitos de distribución (Alonso *et al.*, 2010). Una estrategia de “escape” que se ha ligado a la

LP ha sido la evolución de los sistemas de auto-compatibilidad genética que incrementan las posibilidades de apareamiento, y resultan particularmente beneficioso para las especies autóгамas autónomas, puesto que se asegura la reproducción aún en condiciones de escasez drástica de polinizadores (Kalisz y Vogler, 2003; Morgan y Wilson 2005; Moeller, 2006).

Sin embargo, aun cuando la autopolinización puede asegura la reproducción en ambientes donde la disponibilidad de polen de entrecruza entrecruza es escasa o impredecible (Knight *et al.*, 2005; Morgan y Wilson, 2005), también puede incrementar los efectos de la depresión por endogamia (Schemske, 1983; Dudash, 1990; Holsinger, 1991; Byers y Waller, 1999). La depresión por endogamia es el principal costo genético de la autofecundación con consecuencias para la adecuación de las plantas y la viabilidad poblacional. La magnitud de la depresión por endogamia es frecuentemente dependiente del entorno y prevalente bajo condiciones de estrés (revisado en Cheptou y Donohue, 2011). Dentro de los efectos negativos de la endogamia en las plantas están la baja calidad y cantidad de semillas, menores porcentajes de germinación, de establecimiento, crecimiento y producción de biomasa (*e.g.* González-Varo y Traveset, 2010; Alonso y García-Sevilla 2013).

Esclarecer la relación entre los costos reproductivos y los beneficios de la autofecundación como una posible estrategia reproductiva y probable diversificación de las especies en angiospermas, ha sido uno de los paradigmas en la biología evolutiva de las plantas (de Jong y Klinkhamer, 2005; Barrett, 2008). Y debido a que la susceptibilidad a la limitación respecto a la calidad del polen es poco conocida (sobre todo en especies endémicas) y probablemente variable entre especies y regiones geográficas (*e. g.*, Vaughton y Ramsey, 2010; Alonso *et al.*, 2012), el estudio de su efecto sobre el éxito reproductivo debe ser considerado en el diseño de estrategias de conservación en general y de manera particular en especies endémicas (Godt y Hamrick, 1995).

Cienfuegosia yucatanensis es un especie herbácea auto-compatible endémica de la región caribeña. Estudios anteriores en la costa de Yucatán indican que en esta especie las tasas de visita de polinizadores son muy bajas aunque altamente variables entre años (Téllez 2012), y que en la mayoría de sus flores presenta un número de tubos polínicos inferior al

número medio de óvulos, por lo que se ha sugerido que su éxito reproductivo podría estar fuertemente limitado por polen (Alonso *et al.*, 2013). Sin embargo, evidencias recientes de polinizaciones experimentales en condición de invernadero y en campo, sugieren que *C. yucatanensis* es capaz de autopolinizarse de manera automática (Téllez, 2012), aunque se desconoce si existen efectos de la endogamia que podrían constituir un alto costo reproductivo. El objetivo de este trabajo fue confirmar la importancia de la autopolinización, determinar la existencia de LP en condiciones naturales y evaluar los efectos potenciales de depresión por endogamia en *C. yucatanensis*. En específico nos planteamos las siguientes preguntas ¿la ausencia de polinizadores reduce la producción de frutos y semillas en *C. yucatanensis*? ¿existen evidencias de LP en la producción de frutos y semillas? y ¿existen evidencias de que exista depresión por endogamia en *C. yucatanensis*?

Materiales y métodos

Especie de estudio

Cienfuegosia yucatanensis Millps. (Malvaceae) es una hierba perenne (Fig. 1), auto-compatible y autógena autónoma (Téllez, 2012). Presenta flores hermafroditas solitarias, de 2 a 5 flores abiertas simultáneas, cáliz gamosépalo 5-lobado, más o menos punteado-glandular; pétalos amarillos con una mancha oscura basal; androceo monadelfo; estilo solitario dividido apicalmente en 3(-5) estigmas capitados; frutos capsulares, 3(-5) locular, glabros; semillas pubescentes, varias por lóculo (Fryxell, 1992) y de 12-15 óvulos por flor (Téllez, 2012).

Se distribuye en la región caribeña, con registros en la porción costera de la península de Yucatán, al sur de Florida, en Cuba y en el archipiélago de las Bahamas (GBIF, 2013; Tropicos, 2013). En la costa norte de Yucatán es posible encontrar poblaciones de *C. yucatanensis* en espacios abiertos en los tipos de vegetación de selva baja caducifolia y selva baja caducifolia con cactáceas columnares (Flores y Espejel, 1994).

En trabajos anteriores con *C. yucatanensis*, Téllez (2012) reporta que los visitantes florales para esta especie pertenecen a diferentes especies de himenópteros y lepidópteros, con tasas de visita muy bajas y variables entre años (<0.02 visitas/min). Por otro lado, aunque la

deposición de polen en los estigmas florales es relativamente alto (entre 100 y 300 granos por estigma), el número de tubos polínicos es mucho más bajo (de 2 a 3 tubos polínicos en promedio por flor; Alonso *et al.*, 2013), lo que sugiere que esta especie sufre limitación por polen.



Figura 1. *Apis mellifera* L. (Apidae) sobre flor de *Cienfuegosia yucatanensis* Millsp. (Malvaceae). Foto: Luis Salinas Peba, Dzemul (Yucatán).

Área de estudio

Este trabajo se realizó en una población de *C. yucatanensis* con 200 individuos reproductores aproximadamente, en las coordenadas 21° 17' 31.92'' N y 89° 19' 43.81'' O, en el municipio de Dzemul, Yucatán; el clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano; tiene una temperatura media anual de 26.3° C y una precipitación pluvial media anual de 469 milímetros. El tipo de suelo es rocoso o cementado, la mayor parte del territorio municipal está dedicada al cultivo del henequén y a la agricultura de temporal, existiendo porciones clasificadas como selva baja caducifolia, con vegetación secundaria (INAFED, 2010).

Métodos

El trabajo de campo se llevó a cabo durante la temporada de floración y fructificación, que abarca del mes de julio al mes de octubre (Téllez, 2012), con visitas semanales al sitio para el marcaje y remarcaje de individuos de *C. yucatanensis* y para realizar los experimentos de polinización que se describen a continuación.

Limitación por polen

Para determinar la limitación por polen, se llevaron a cabo polinizaciones experimentales en campo sobre 30 individuos etiquetados. Debido al bajo número de flores producidas y al bajo número de flores abiertas que presentan simultáneamente los individuos reproductivos de *C. yucatanensis* (Téllez, 2012), solo se aplicaron tres tratamientos, que representan diferentes escenarios de polinización: (1) autopolinización automática (sin acceso a polinizadores); (2) polinización cruzada (emasculación con pinzas y adición de polen de varios individuos no etiquetados); y (3) polinización natural (con libre acceso a polinizadores). En total se marcaron 95 flores por tratamiento.

El primer escenario plantea un ambiente drástico de carencia absoluta de polinizadores, el cual es razonable de esperar en *C. yucatanensis* dado que observaciones multianuales han mostrado tasas de visita notablemente bajas (Téllez, 2012), en el que la fuente de polen es exclusivamente endógama. El escenario dos simula un ambiente de mayor exposición de polinizadores y solo con una fuente de polen de entrecruza. Finalmente el escenario tres describe el ambiente natural de polinización específico del año en el que se hicieron los experimentos. Posteriormente todas las flores manipuladas se monitorearon hasta la formación de frutos y se procedió a la colecta de aquellos que lograron madurar, registrando a su vez los que fueron abortados o que no maduraron. En el laboratorio, se realizó la revisión de los frutos maduros colectados, determinando el peso del fruto, el número de semillas (maduras e inmaduras) por fruto y el peso individual de las semillas maduras.

Éxito reproductivo

Para evaluar el efecto de la LP en el éxito reproductivo se estimó la producción de frutos y de semillas por tratamiento. La producción de frutos se estimó como el cociente resultante del número total de frutos maduros colectados sobre el número total de flores marcadas por tratamiento. La producción de semillas se calculó como el cociente resultante del número de semillas maduras totales sobre el número total de óvulos, el cual se determinó sumando el total de semillas (maduras e inmaduras) y de óvulos no fecundados por fruto. Para el análisis de los datos se utilizó el paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc., 2007). Se aplicó un modelo lineal generalizado mixto, con el factor tratamiento como efecto fijo y los individuos (*i. e.*, las plantas) como efecto aleatorio.

Estimadores de depresión por endogamia

Para detectar algún efecto de la endogamia en la progenie de *C. yucatanensis* se estimó el índice de depresión por endogamia de acuerdo a la fórmula: $ID = 1 - (Ws / Wo)$ donde Wo representa la adecuación promedio para la progenie de polinización cruzada y Ws equivale a la adecuación promedio para la progenie de autopolinización. Los valores de ID cercanos a 0 indican ausencia de depresión por endogamia mientras que los valores cercanos a 1 indican lo contrario.

A su vez, el ID puede ser positivo o negativo; los valores positivos indican que el desempeño de los casos de polinización cruzada excede el desempeño de los casos de autopolinización automática (*i. e.* depresión por endogamia), y valores negativos indican que el rendimiento de los casos de autopolinización automática supera al de los casos de polinización cruzada (*i. e.* depresión por exogamia) (Ågren y Schemske, 1993). En este estudio, el efecto de la endogamia se evaluó tanto para la producción como para el peso promedio de frutos y de semillas de los tratamientos de autopolinización automática (Ws) y de polinización cruzada (Wo). El peso se encuentra estrechamente asociado al establecimiento de las semillas, por lo que ambos indicadores se consideraron como buenos estimadores de la adecuación (Endler, 1986).

Resultados

Producción de frutos y semillas y limitación por polen

En términos generales la producción de frutos observada en *Cienfuegosia yucatanensis* fue relativamente alta (ca. 65%) y aunque se observó una menor producción de cerca del 5% en el tratamiento de polinización natural respecto a los tratamientos de polinización manual (Fig. 2), no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos (Cuadro 1). Para la producción de semillas por fruto se observó en promedio una producción mayor al 80% y el análisis estadístico mostró diferencias significativas entre los tratamientos de polinización cruzada y de autopolinización automática respecto a la polinización natural ($P < 0.03$; Cuadro 1). La polinización natural produjo casi 10% más semillas respecto a la autopolinización automática y la polinización cruzada, las cuales a su vez no difirieron entre sí (Fig. 2). La polinización natural produjo casi 10% más semillas respecto a la autopolinización automática y la polinización cruzada, las cuales a su vez no difirieron entre sí (Fig. 2). La diferencia entre el tratamiento de polinización automática y la polinización abierta, sugiere la existencia de LP en la producción de semillas en ausencia de polinizadores.

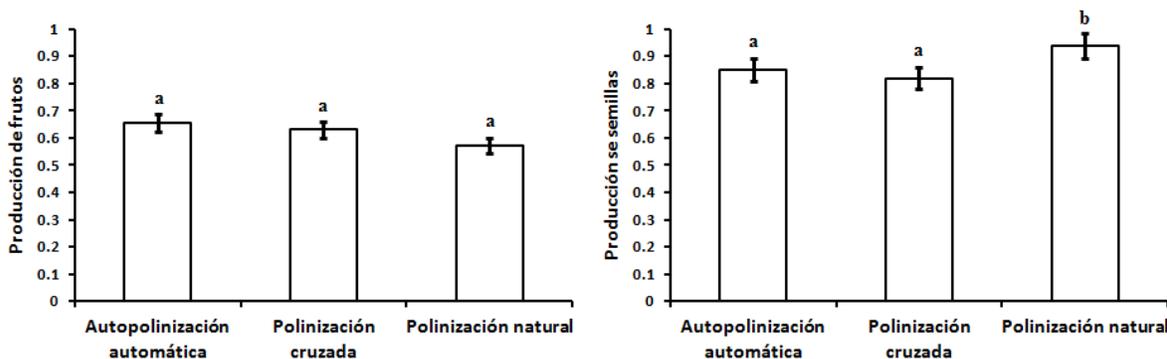


Figura 2) Promedios de la producción relativa de frutos y semillas en *Cienfuegosia yucatanensis* bajo tres tratamientos de polinización (media \pm E.E.). Letras distintas señalan diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.05$).

Cuadro 1. Valores promedio (\pm D.E.) de producción de frutos y de semillas en *C. yucatanensis* para los tratamientos de polinización y resultados del ANOVA.

Variables	Tratamientos	Media (\pm D.E.)	F	P
Producción de frutos	Autopolinización automática	0.65 \pm 0.29	0.57	0.56
	Polinización cruzada	0.63 \pm 0.35		
	Polinización natural	0.57 \pm 0.37		
Producción de semillas	Autopolinización automática	0.85 \pm 0.15	4.08	0.02
	Polinización cruzada	0.82 \pm 0.21		
	Polinización natural	0.94 \pm 0.09		

Peso de frutos y semillas

El peso promedio de los frutos fue menor a 0.032 gramos para todos los tratamientos (Fig. 3) y en el caso de los pesos individuales por semilla, *C. yucatanensis* mostró ligeramente menor peso en la semillas producto de auto polinización automática (Cuadro 2) (Fig. 3); sin embargo no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos para ninguna de las variables (Cuadro 2).

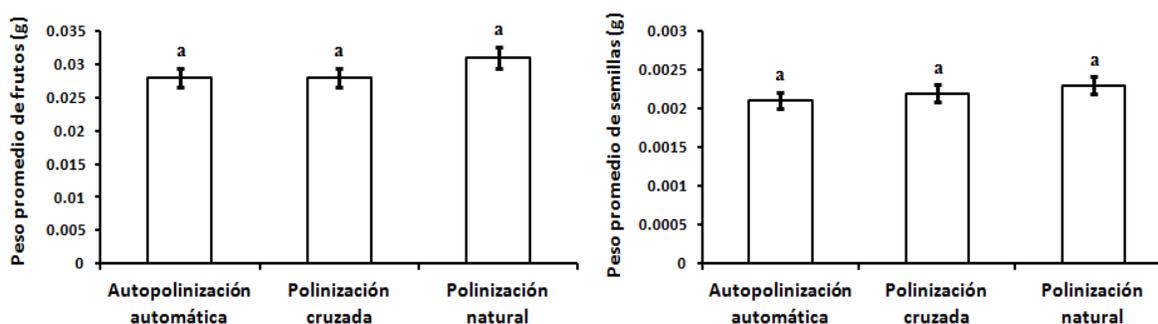


Figura 3. Peso promedio de frutos y semillas en *Cienfuegosia yucatanensis* por tratamiento de polinización (media \pm E.E.). Las letras iguales indican que no se presentaron diferencias significativas entre tratamientos ($P>0.05$).

Cuadro 2. Valores promedio (\pm D.E.) para el peso de frutos y de semillas en *C. yucatanensis* por tratamiento de polinización y resultados del ANOVA.

Variables	Tratamientos	Media (\pm D.E.)	F	P
Peso de frutos (g)	Autopolinización automática	0.0282 \pm 0.014	0.60	0.55
	Polinización cruzada	0.0284 \pm 0.008		
	Polinización natural	0.0314 \pm 0.011		
Peso de semillas (g)	Autopolinización automática	0.0021 \pm 0.0008	0.17	0.84
	Polinización cruzada	0.0022 \pm 0.0005		
	Polinización natural	0.0023 \pm 0.0008		

Depresión por endogamia

Para ninguna de las variables cuantificadas se encontraron evidencias de depresión por endogamia (Cuadro 3). Aunque para todas las variables el valor de ID fue negativo, lo cual sugeriría depresión por exogamia, los intervalos de confianza mostraron que ninguno de los valores calculados de ID difieren significativamente de cero (Cuadro 3).

Cuadro 3. Índice de depresión por endogamia (ID), valores promedio de adecuación para las progenies de polinización cruzada (W_o) y de autopolinización automática (W_s) e intervalos de confianza del 95% para cada uno de los índices en *Cienfuegosia yucatanensis*.

Variables	W_o	W_s	ID	Intervalo de confianza
Producción de frutos	0.78 \pm 0.23	0.73 \pm 0.19	-0.03 \pm 0.45	[-0.310318, 0.250318]
Producción de semillas	0.83 \pm 0.24	0.84 \pm 0.208	-0.18 \pm 0.94	[-0.5600581, 0.2000581]
Peso promedio de frutos (g)	0.027 \pm 0.007	0.029 \pm 0.014	-0.129 \pm 0.597	[-0.43188184, 0.17388184]
Peso promedio de semillas (g)	0.0021 \pm 0.0004	0.0022 \pm 0.0008	-0.083 \pm 0.521	[-0.37178146, 0.20578146]

Discusión

Nuestros resultados confirmaron que *Cienfuegosia yucatanensis* es extremadamente autónoma para su reproducción, consiguiendo una buena producción de frutos y semillas en condiciones naturales incluso en ausencia total de polinizadores. Además, en el año de estudio la LP fue inexistente para la producción de frutos y solo bajo un escenario drástico de ausencia total de polinizadores se llega a reducir ligeramente la producción de semillas. A su vez, los resultados sugieren que en esta especie no hay efectos de depresión por endogamia tanto para la producción de frutos y semillas como para el peso de estas estructuras reproductivas. Así, estos resultados apuntan a que el sistema de auto-compatibilidad y la capacidad de autopolinización que presenta *C. yucatanensis* son mecanismos que le permiten asegurar su reproducción sexual sin evidencia de que se reduzca su adecuación, al menos en los parámetros analizados.

Limitación por polen y su efecto sobre el éxito reproductivo

Los resultados del experimento de polinización en *C. yucatanensis* mostraron que la producción de frutos no está limitada por polen debido a que el bajo incremento en la probabilidad de formar fruto en las flores suplementadas con polen de entrecruza no fue significativo respecto al de las flores polinizadas naturalmente. Sin embargo, para la producción de semillas si se encontraron diferencias entre los tratamientos de autopolinización automática respecto a la polinización natural, lo que a su vez sugiere que en un escenario drástico de ausencia total de polinizadores la LP podría reducir la reproducción de *C. yucatanensis*.

El sistema de apareamiento que presenta una especie condiciona en gran medida la producción de frutos y semillas (Galletto, Fioni y Calviño, 2002). En relación con lo anterior y para muchas plantas con flores, el éxito reproductivo depende de la eficacia con que los vectores transportan el polen de una flor a otra y/o de un individuo a otro. Sin embargo, algunos autores han demostrado que la mayoría de las plantas son susceptibles, en mayor o en menor grado al fracaso de la polinización aún en condiciones de alta disponibilidad de

polinizadores (Burd, 1994; Larson y Barrett, 2000). Por tanto, concluimos que *C. yucatanensis* es relativamente excepcional.

Más allá del fracaso de polinización que se observa de manera natural, es común que en angiospermas hermafroditas no todos los óvulos y flores maduren en semillas y frutos respectivamente (Willson, 1979; Bawa y Webb, 1984; Sutherland y Delph, 1984; Sutherland, 1986). De hecho, el que se produzcan sustancialmente más óvulos y flores que semillas y frutos maduros, sugieren que el éxito reproductivo sexual en general es bajo; lo que a su vez se manifiesta como una baja proporción de frutos maduros respecto al número de flores al igual que una baja proporción de semillas maduras respecto al número de óvulos producidos, incluso que empaquetar más óvulos por flor sea una estrategia para aprovechar eventos esporádicos de buena polinización en ambientes impredecibles (Burd *et al.*, 2009). Este patrón indica que la disponibilidad de los recursos para la maduración de frutos y semillas también limita la reproducción (Sutherland y Delph, 1984; Wiens, 1984; Ayre y Whelan, 1989; Charlesworth, 1989; Holland y Chamberlain, 2014).

En las especies perennes, el éxito reproductivo se puede ver afectado por la disponibilidad de los recursos de las temporadas actuales y anteriores; por lo tanto, los experimentos a largo plazo a menudo son necesarios para robustecer conclusiones respecto a la posible limitación en el éxito reproductivo de las especies (Griffin y Barrett, 2002). En el caso particular de *C. yucatanensis*, estudios previos de polinizaciones experimentales (Téllez, 2012) bajo los mismos tres tratamientos propuestos en este trabajo, no reportaron diferencias significativas entre tratamientos para la producción de semillas aun cuando las flores suplementadas con polen de entrecruza incrementaron la producción de semillas en un 30% respecto a la polinización natural. En contraste y como se mencionó anteriormente la producción de semillas durante la realización de este estudio sí reportó diferencias significativas entre tratamientos, teniendo un mejor desempeño el tratamiento de polinización natural en comparación con los tratamientos de polinización cruzada y autopolinización automática.

Además de la producción de fruto y semillas, existen otras variables (*i. e.*, las tasas de visita de polinizadores, la deposición de polen en los estigmas de las flores y el número de tubos polínicos en los estilos florales) que han demostrado una buena correlación con el éxito reproductivo (*e. g.*, Parra-Tabla y Herrera, 2010) y que a su vez puedan dar una buena indicación del nivel de limitación por polen que sufren las plantas (Knigh *et al.*, 2005). Debido a que la tasa de visitas en estudios previos fue considerablemente baja en *C. yucatanensis*, se ha sugerido que esta especie sufre de limitación por polinizadores (Téllez, 2012). Adicionalmente, análisis sobre las cargas de polen mostraron que para esta especie el número de granos de polen en los estigmas parecen ser suficientes para fecundar los óvulos presentes en esta especie (Téllez 2012; Alonso *et al.*, 2013). Sin embargo, el número promedio de tubos polínicos observados en los estilos florales fue mucho menor en relación con el número de granos de polen y el número de óvulos disponibles para ser fecundados.

Así, de acuerdo con nuestros resultados para *C. yucatanensis*, aparentemente no se necesitan fecundar todos los óvulos para la maduración de frutos. Sin embargo, cuando evaluamos la producción de semillas encontramos que el número de granos de polen no es suficiente para fecundar todos los óvulos disponibles. Esto es congruente con lo reportado por Alonso *et al.* (2012) y Téllez (2012), en los que tanto el análisis de la deposición de polen en los estigmas y la formación de tubos polínicos en los estilos florales, como el análisis de polinizaciones experimentales, sugieren que el componente de cantidad (*i. e.*, el número de visitas y las tasas de deposición de polen) puede ser más importante que el de calidad (*i. e.*, la procedencia del polen).

En contraste, el que no se haya encontrado diferencias entre los tratamientos de polinización cruzada y autopolinización automática para la producción de semillas sugiere que la limitación por calidad es poco importante, que todos los individuos de la población están altamente emparentados o que el éxito reproductivo en esta especie depende de otros factores ajenos a la LP (como la disponibilidad de nutrientes necesarios para lograr la maduración de las semillas; Burd, 1994). Un análisis de variabilidad genética permitiría descartar alguna de estas posibilidades.

Para la producción de semillas un resultado particular y contrario a lo esperado, fue que el tratamiento de polinización cruzada fue significativamente menor que la polinización natural. Aunque existen evidencias similares en otras especies auto-compatibles como *Allium tricoccum* (Liliaceae) y *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae), es muy probable que este resultado se deba a errores logísticos (*e. g.*, transporte inadecuado del polen o daño a las estructuras reproductivas al momento de la manipulación) (Nault y Gagnon, 1987; Routley *et al.*, 1999). Es importante subrayar este resultado, ya que de igual forma es probable que no se haya observado un incremento significativo en la producción de frutos en el tratamiento de polinización cruzada por esta misma razón. Por este motivo se sugiere llevar a cabo más experimentos de LP en *C. yucatanensis* teniendo especial atención en los potenciales errores de manipulación, así como que incluyan, por ejemplo, posibles efectos maternos en la producción de frutos y semillas y en el desempeño de la progenie proveniente de diferentes tipos de cruza.

Por otro lado, si el componente de calidad estuviese limitando el éxito reproductivo de la especie se esperaría que se refleje en un mayor peso de frutos y semillas en el tratamiento de polinización cruzada. Sin embargo, los resultados para estas variables tampoco arrojaron diferencias significativas entre tratamientos, descartando así la posibilidad de que *C. yucatanensis* sufra limitación por calidad de polen respecto al peso de frutos y semillas, y coincidiendo con el patrón sugerido para esta especie en trabajos anteriores (Téllez, 2012). Así, pareciera que las especies auto-compatibles y en particular aquellas capaces de auto polinizarse de manera autónoma como es el caso de *C. yucatanensis* pueden minimizar los efectos de limitación por polen (ver Morgan y Wilson 2005; Moeller 2006).

Consecuencias de la endogamia sobre las progenies de *Cienfuegosia yucatanensis*

De acuerdo con los resultados observados, en *C. yucatanensis* no se encontró evidencia de depresión por endogamia para ninguna de las variables evaluadas. Los efectos de depresión por endogamia en plantas han sido ampliamente documentados tanto en características de crecimiento vegetativo y reproductivas, como en caracteres funcionales (*e. g.*, éxito de establecimiento) (Schemske, 1983; Dudash, 1990; Holsinger, 1991; Byers y Waller, 1999). Sin embargo, evidencias teóricas y experimentales sugieren que especies que

están sujetas a eventos repetidos de reproducción endogámica van desenmascarando alelos deletéreos que permiten su eliminación por eventos de selección natural, disminuyendo así los efectos de la depresión por endogamia (*e. g.*, Templeton y Read, 1984; Lande y Schemske, 1985; Parra-Tabla *et al.*, 2014). Tal podría ser el caso de especies de plantas auto-compatibles que pueden autopolinizarse de manera automática sin requerir vectores de polen, como *C. yucatanensis*.

Revisiones recientes en las que se ha evaluado que tan común son los efectos de la endogamia en plantas sugieren que ésta parece ser menos frecuente de lo que podría esperarse (Hedrick y Kalinowski 2000), y algunos autores han propuesto que esto se debe a que la expresión de la depresión por endogamia sucede cuando las plantas están sujetas a ambientes estresantes (Armbruster y Reed, 2005). De igual forma, en el caso particular de *C. yucatanensis* es importante destacar que en este trabajo sólo se estimó el posible efecto de la endogamia en la producción y peso de los frutos y semillas, y es bien sabido que la depresión por endogamia puede expresarse en diferentes etapas del ciclo de vida de las especies (Husband y Schemske, 1996).

Así, para poder descartar de manera definitiva que la depresión por endogamia no está afectando a *C. yucatanensis*, es necesario evaluar otras variables como el éxito de germinación y establecimiento de progenies derivadas de entrecruza y de autocruza, así como evaluar este tipo de variables en diferentes ambientes (*i. e.*, estresantes *vs.* no estresantes). Este enfoque sería muy razonable de usarse en *C. yucatanensis*, ya que a lo largo de su distribución confronta ambientes que pueden ser considerados limitantes en general (*e. g.*, baja disponibilidad de agua y de sustrato para establecerse y altas temperaturas), y relativamente contrastantes (Téllez, 2012).

Por otro lado, también es importante comentar que la magnitud de la depresión por endogamia puede reducirse en la fase precigótica al incrementar la competencia del polen en el estigma para purgar la carga genética del polen de autocruza, mejorando así la adecuación de la progenie de autopolinización y en consecuencia reducir los costos de la endogamia (Armbruster y Rogers, 2004; Lankinen y Armbruster, 2007). En *C. yucatanensis* no se han

evaluado procesos de competencia entre polen de diferentes orígenes, por lo que no podemos concluir si este fenómeno es relevante en esta especie. Sin embargo, por el bajo número de tubos polínicos que generalmente se ha observado en el estilo respecto al número de óvulos disponibles (Téllez, 2012; Alonso *et al.*, 2013), parece poco probable que exista una fuerte competencia a este nivel.

Adicionalmente, algunos autores han sugerido que en las especies cuyos tamaños poblacionales fluctúan drásticamente, los individuos capaces de autopolinizarse se verán favorecidos por selección natural cuando el tamaño de la población sea pequeño (Stebbins, 1957). Dado que las especies que han experimentado repetidos cuellos de botella poblacionales, que habitan en zonas sujetas a perturbaciones o fuertes limitaciones en polinizadores, son propensas a presentar niveles reducidos de depresión por endogamia (debido a una reducción de carga genética) y posiblemente por esto han sido objeto de selección, favoreciendo así la auto-compatibilidad. Aunque no existen datos de los tamaños poblacionales de *C. yucatanensis*, a lo largo de su distribución en la costa norte de Yucatán es relativamente común ver poblaciones dispersas y con bajo número de individuos. De igual forma es interesante notar que en todas las zonas de su distribución (Yucatán, Florida y las Bahamas), es común la ocurrencia de eventos climáticos como huracanes, que probablemente provocan fenómenos continuos de reducciones poblacionales, de recolonización y cuellos de botella, lo que es un aspecto relevante para abordar en estudios a futuro en esta especie en la que no solo se incluya el efecto en los tamaños poblacionales, sino también en las variaciones inter-anales en las tasas de entrecruzamiento y en la diversidad genética.

Referencias

- Ågren J. Schemske D. W. 1993. Outcrossing rate and inbreeding depression in two annual monoecious herbs, *Begonia hirsuta* and *B. semiovata*. *Evolution*, 47: 125-135.
- Alonso C., Vamosi J. C., Knight T. M., Steets J. A., Ashman T-L. 2010. Is reproduction of endemic plant species particularly pollen limited in biodiversity hotspots? *Oikos*, 119: 1192-1200.

- Alonso C., Herrera C. M., Ashman T-L. 2012. A piece of the puzzle: a method for comparing pollination quality and quantity across multiple species and reproductive events. *New Phytologist*, 193: 532-542.
- Alonso C., García-Sevilla, M. 2013. Strong inbreeding depression and individually variable mating system in the narrow endemic *Erodium cazorlanum* (Geraniaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 70 (1): 72-80.
- Armbruster P., Reed D. H. 2005. Inbreeding depression in benign and stressful environments. *Heredity*, 95, 235–242.
- Armbruster W. S., Rogers D. G. 2004. Does pollen competition reduce the cost of inbreeding? *American Journal of Botany*, 91: 1939-1943.
- Ashman T-L., Knight T. M., Steets J. A., Amarasekare P., Burd M., Campbell D. R., Dudash M. R., Johnston M. O., Mazer S. J., Mitchell R. J., Morgan M. T., Wilson W. G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85: 2408-2421.
- Ayre D. J., Whelan R. J. 1989. Factors controlling fruit set in hermaphroditic plants: studies with the Australian Proteaceae. *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 267-272.
- Barrett S. C. H. 2008. Major evolutionary transitions in flowering plant reproduction: an overview. *International Journal of Plant Sciences*, 169: 1-5.
- Bawa K. S., Webb C. J. 1984. Flower, fruit, and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany*, 71: 736-751.
- Burd M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Botanical Review*, 60: 83-139.
- Burd M., Ashman T-L., Campbell D. R., Dudash M. R., Jhonston M. O., Knight T. M., Mazer S. J., Mitchell R. J., Steets J. A. and J. C. Vamosi. 2009. Ovule number per flower in a world of unpredictable pollination. *American Journal of Botany*, 96 (6): 1159-1167.
- Byers D. L., Waller D. M. 1999. Do plant populations purge their genetic load? Effects of population size and mating history on inbreeding depression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30: 479-513.
- Charlesworth D. 1989. Evolution of low female fertility in plants: pollen limitation, resource allocation and genetic load. *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 289-292.

- Cheptou P-O., Donohue K. 2011. Environment-dependent inbreeding depression: its ecological and evolutionary significance. *New Phytologist*, 189: 395-407.
- Dudash M. R. 1990. Relative fitness of selfed and outcrossed progeny in a self-compatible, protandrous species, *Sabatia angularis* L. (Gentianaceae): a comparison in three environments. *Evolution*, 44: 1129-1139.
- de Jong T. J., Klinkhamer P. G. L. 2005 *Evolutionary ecology of plant reproductive strategies*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Endler J. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton, N. J.
- Flores J. S., Espejel I. 1994. Tipos de la vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora yucatanense*. Fascículo 3. Universidad Autónoma de Yucatán, Yucatán, México.
- Fryxell P. A. 1992. Malvaceae (V). Sosa, V. (ed.). *Flora de Veracruz*. Fascículo 68. Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz, México.
- Galetto L., Fioni A., Calviño A. 2002. Éxito reproductivo y calidad de los frutos en poblaciones del extremo sur de la distribución de *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae). *Darwiniana*, 40 (1-4): 25-32.
- GBIF. 2013. The Global Biodiversity Information Facility. Disponible en Internet: <[http://data.gbif.org/occurrences/searchWithMap.htm?c\[0\].s=20&c\[0\].p=0&c\[0\].o=3152248](http://data.gbif.org/occurrences/searchWithMap.htm?c[0].s=20&c[0].p=0&c[0].o=3152248)> Consultado el 10 de noviembre del 2013.
- Godt, M. J. W., Hamrick, J. L. 1993. Genetic diversity and population structure in *Tradescantia hirsuticaulis* (Commelinaceae). *American Journal of Botany*, 80: 959-966.
- González-Varo J. P., Traveset A. 2010. Among-individual variation in pollen limitation and inbreeding depression in a mixed-mating shrub. *Annals of Botany*, 106 (6): 999-1008.
- Griffin S. R., Barrett S. C. H. 2002. Factors affecting low seed: ovule ratios in a spring woodland herb, *Trillium grandiflorum* (Melanthiaceae). *International Journal of Plant Science*, 163 (4): 581-590.
- Holland J. N., Chamberlain S. A. 2014. Ecological and Evolutionary Mechanisms for Low Seed: Ovule Ratios: Need for a Pluralistic Approach?. *Ecology*, 88 (3): 706-715.
- Holsinger K. E. 1991. Mass-action models of plant mating systems: the evolutionary stability of mixed mating systems. *The American Naturalist*, 138: 606-622.

- INAFED. 2010. Instituto Nacional para el Federalismo y Desarrollo Municipal. Disponible en Internet: <<http://www.inafed.gob.mx/>> Consultado el 8 de noviembre del 2010.
- Kalisz S., Vogler D. W. 2003. Benefits of autonomous selfing under unpredictable pollinator environments. *Ecology*, 84: 2928-2942.
- Knight T. M., Steets J. A., Vamosi J. C., Mazer S. J., Burd M., Campbell D. R., Dudash M. R., Johnston M. O., Mitchell R. J., Ashman T-L. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 36: 467-497.
- Lande R., Schemske D. W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution*, 39: 24-40.
- Lankinen A., Armbruster W. S. 2007. Pollen competition reduces inbreeding depression in *Collinsia heterophylla* (Plantaginaceae). *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 737-749.
- Larson B. M. H., Barrett S. C. H. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 69: 503-20.
- Moeller D. A. 2006. Geographic structure of pollinator communities, reproductive assurance and the evolution of self-pollination. *Ecology*, 87: 1510-1522.
- Morgan M. T., Wilson W. G. 2005. Self-fertilization and the escape from pollen limitation in variable pollination environments. *Evolution*, 59: 1143-1148.
- Nault A., Gagnon D. 1987. Some aspects of pollination ecology of wild leek, *Allium tricoccum* Ait. *Plant Species Biology*, 2: 127-132.
- Parra-Tabla V., Herrera C. M. 2010. Spatially inconsistent direct and indirect effects of herbivory on floral traits and pollination success in a tropical shrub. *Oikos*, 119 (8): 1344-1354.
- Parra-Tabla V., Munguia-Rosas M., Campos-Navarrete M. J., Ramos-Zapata J. 2014. Effects of flower dimorphism and light environment on the arbuscular mycorrhizal colonization in a cleistogamous herb. *Plant Biology*. DOI: 10.1111/plb.12223.
- Richards A. J. 1986. *Plant Breeding Systems*. Allen Unwin, London.
- Routley M. B., Mavraganis K., Eckert C. G. 1999. Effect of population size on the mating system in a self-compatible, autogamous plant, *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). *Heredity*, 82: 518-528.

SAS Institute Inc. 2007. SAS. Cary, NC, USA.

Schemske D. W. 1983. Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms -
In: Nitecki M. H. (ed.), *Coevolution*. Univ. Chicago Press, Chicago, pp. 67-109.

Stebbins G. L. 1957. Self-fertilization and population variability in the higher plants.
American Naturalist, 91: 337-354.

Sutherland S. 1986. Patterns of fruit-set: What controls fruit-flower ratios in plants?
Evolution, 40: 117-128.

Sutherland S., Delph L. F. 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-
set. *Ecology*, 65: 1093-1104.

Téllez, A. 2012. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la especie endémica
de la región caribeña *Cienfuegosia yucatanensis* Millsp. (Malvaceae) en la costa norte
de Yucatán, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán.

Templeton A. R., Read B. 1984. Factors eliminating inbreeding depression in a captive herd
of spekes gazelle (*Gazella spekei*). *Zoo Biol.*, 3: 177-199.

Tropicos. 2013. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Disponible en Internet:
<<http://www.tropicos.org/Name/19602775>> Consultado el 28 de noviembre del 2013.

Vamosi J. C., Knight T. M, Steets J. A., Mazer S. J., Burd M., Ashman T-L. 2006. Pollination
decays in biodiversity hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of
the United States of America*, 103: 956–961.

Vaughton G., Ramsey M. 2010. Floral emasculation reveals pollen quality limitation of seed
output in *Bulbine bulbosa* (Asphodelaceae). *American Journal of Botany*, 97 (1): 174-
178.

Wilcock C., Neiland, R. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it
matters. *Trends in Plant Science*, 7: 270-277.

Wiens D. 1984. Ovule survivorship, broodsize, life history, breeding systems and
reproductive success in plants. *Oecologia*, 64: 47-53.

Willson M. F. 1979. Sexual selection in plants. *American Naturalist*, 113: 777-790.

8. CONCLUSIONES GENERALES

No se encontró limitación por polen en la producción de frutos, sin embargo no puede descartarse la presencia de un componente de cantidad o calidad de polen que esté limitando el potencial reproductivo en *Cienfuegosia yucatanensis*, al menos en términos de producción de semillas. Es necesario llevar a cabo un mayor número de experimentos con polinizaciones manuales bajo distintas condiciones para evaluar la contribución relativa de la LP y la limitación por recursos en *C. yucatanensis*.

Por otra parte, en este trabajo no se detectó algún efecto negativo de la endogamia en *Cienfuegosia yucatanensis*. Sin embargo, se recomienda hacer una evaluación más detallada sobre la adecuación promedio de individuos emparentados y no emparentados, con un mayor número de variables asociadas al desempeño en el establecimiento y sobrevivencia de los individuos en ambientes contrastantes para probar la consistencia de nuestros resultados.