

**Universidad Nacional**  
**Facultad de Ciencias Exactas y Naturales**  
**Escuela de Ciencias Biológicas**

**Informe Escrito Final**

**Análisis de la variación geográfica en caracteres morfológicos y sistemas de polinización del género *Achimenes* (Gesneriaceae) en México**

**Pasantía: presentado como requisito parcial para optar al grado de Licenciatura en Biología con Énfasis en Manejo de Recursos Naturales**

**B.Sc. Gabriela Quesada Ávila (cédula: 115210511, carné: 103980)**

**Campus Omar Dengo**  
**Heredia, 2019**

Este trabajo de graduación fue \_\_\_\_\_ por el Tribunal Examinador de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Biología con énfasis en Manejo de Recursos Naturales).

---

Grado Académico, nombre  
Presidente del Tribunal

---

Grado Académico, nombre  
Director de la Escuela de Ciencias Biológicas

---

**Silvana Martén Rodríguez Ph.D**

---

**Roberto Cordero Solórzano Ph.D**

---

Grado Académico, nombre Invitado(a) especial

## **Agradecimientos**

Le agradezco inicialmente a mi tutora Silvana Martén Rodríguez por haberme dado la gran oportunidad de haber podido trabajar en este proyecto, de formar parte de su equipo de trabajo y sobre todo por su apoyo incondicional y todas las enseñanzas adquiridas durante la realización del mismo. Gracias a ella pude vivir la maravillosa y retadora experiencia hacer investigación fuera de mi país, añadiendo además la hermosa experiencia cultural en tan extraordinario país como lo es México.

Le agradezco igualmente a Erandi Ramírez Aguirre por todos los viajes de campo, sin ella no habría sido posible identificar y llegar hasta los puntos específicos de cada población. De igual forma le agradezco por haber compartido conmigo todo su conocimiento acerca de este maravilloso grupo de plantas. También le agradezco por todas las observaciones constructivas del documento y todo el material complementario que me compartió.

Le agradezco a Roberto Cordero Solórzano por inicialmente haber aceptado formar parte de mi comité asesor y al final del proceso haber sustituido a mi tutora durante mi exposición final. Además le agradezco por todas sus observaciones y buenos consejos que me ayudaron a mejorar sustancialmente el documento y la presentación final.

Le agradezco a mi asesor externo Alfredo Cascante Marín por haber aceptado formar parte de mi comité asesor, por el tiempo que le dedicaron a la revisión del documento, por haberme ayudado tanto a mejorarlo y por todas sus enseñanzas durante este proceso.

Le agradezco Libertad Arredondo y a Yessenia Martínez por las observaciones que le hicieron al documento final, las cuales fueron de suma ayuda.

Le agradezco a todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología Evolutiva de Plantas (ENES-UNAM) por haberme recibido tan calurosamente en su equipo de trabajo

y por haberme hecho sentir “como en casa” durante el tiempo que estuve en el laboratorio.

Le agradezco a mis compañeros del Laboratorio de Ecología Funcional y de Ecosistemas Tropicales (LEFET) por todas sus observaciones constructivas durante la realización de la presentación.

Le agradezco a la Universidad Nacional a todos los profesores de la Escuela de Ciencias Biológicas por haberme dado las herramientas que me permitirán convertirme en una buena profesional.

Le agradezco a mis padres Gabriel Quesada y Marta Ávila por haberme apoyado en mis estudios incondicionalmente, por su paciencia, por sus consejos, por siempre guiarme por el mejor camino, por alentarme a no rendirme nunca y por creer en mi. Sin ellos nunca habría podido llegar tan lejos.

## **Dedicatoria**

A mis padres, Gabriel Quesada y Marta Ávila;  
por haberme dado la vida,  
por haberme educado  
y por haberme dado el privilegio de nacer en América.

# Índice

Miembros del tribunal.....	I
Agradecimientos.....	II
Dedicatoria.....	IV
Índice.....	V
Índice de cuadros.....	VI
Índice de figuras.....	VII
Abreviaturas.....	VIII
Resumen .....	IX
1. Introducción.....	1
1.1. Antecedentes.....	2
1.2. Justificación.....	5
1.3. Planteamiento del problema.....	6
1.4. Objetivos.....	7
1.4.1. Objetivo general.....	7
1.4.2. Objetivos específicos.....	7
2. Marco Teórico .....	8
3. Marco Metodológico .....	11
4. Resultados.....	23
5. Discusión.....	33
6. Conclusiones.....	39
7. Recomendaciones.....	39
8. Referencias.....	42
9. Anexos.....	55

## Índice de cuadros

Cuadro 1 .....	21
Cuadro 2 .....	23
Cuadro 3 .....	24
Cuadro 4 .....	25
Cuadro 5 .....	26
Cuadro 6 .....	31
Cuadro 7 .....	54
Cuadro 8 .....	54

## Índice de figuras

Figura 1.....	12
Figura 2.....	13
Figura 3.....	14
Figura 4.....	15
Figura 5.....	16
Figura 6.....	17
Figura 7.....	18
Figura 8.....	18
Figura 9.....	19
Figura 10.....	20
Figura 11.....	20
Figura 12.....	27
Figura 13.....	28
Figura 14.....	29



## **Abreviaturas**

ACP : Análisis de Componente Principales

CP1 : Componente Principal 1

CP2 : Componente Principal 2

Flores medidas : FM

Flores observadas: FO

MEXU : Herbario Nacional de México

## Resumen

La presión selectiva que ejercen los polinizadores sobre los caracteres florales de las angiospermas es uno de los principales factores que moldean la ecología y el ensamblaje de las comunidades vegetales. Caracteres que en algunos casos pueden variar a través de la distribución geográfica de una especie. La familia de plantas neotropicales Gesneriaceae, posee una amplia diversidad floral con sistemas de polinización especializados. Dentro de esta familia, se encuentra el género *Achimenes* que cuenta con 25 especies ampliamente distribuidas en el Neotrópico; convirtiendo a este género en un sistema ideal para evaluar la variación geográfica de las interacciones planta-polinizador. Según la teoría del mosaico geográfico, la variación en el ambiente físico y en el de las interacciones bióticas presentes genera mosaicos espaciales que influyen en los procesos de selección natural sobre los caracteres morfológicos florales de una especie a lo largo de su distribución. Basándose en lo anterior, este trabajo pretende comprender cómo la variación geográfica en el ambiente de los polinizadores influye en la evolución floral de tres especies del género *Achimenes*. Es un estudio pionero ya que en este se abarcan variaciones geográficas relativamente grandes entre poblaciones de tres especies de herbáceas distintas: *A. antirrhina*, *A. flava*, *A. patens*. Se estudiaron dos poblaciones de cada especie distribuidas en México, en las que se hicieron mediciones morfológicas florales y observaciones directas del comportamiento de los polinizadores en las flores. Se utilizó la prueba de Welch para determinar diferencias morfológicas en las distintas poblaciones y a partir de las observaciones de polinizadores se calculó la tasa de visitas. Se encontró que algunos caracteres florales, como el largo y el ancho de la corola, el limbo de la corola y el espolón, difieren significativamente entre poblaciones. Asimismo, los tres taxa presentan tasas de visita muy bajas difiriendo entre sitios, así como la identidad de los visitantes florales los cuales concuerdan con sus síndromes de polinización (*A. antirrhina*: Ornitofilia; *A. flava*: Melitofilia y *A. patens*: Psicofilia). Los resultados obtenidos permiten confirmar que algunos de los caracteres florales de las especies estudiadas presentan variación en su morfología dependiendo de su ubicación geográfica y los polinizadores de cada población podrían ejercer presiones selectivas sobre los rasgos involucrados directamente en el éxito reproductivo de la planta.

## 1. Introducción

La gran diversidad de características florales que exhiben las angiospermas ha sido ligada a presiones selectivas principalmente las que son ejercidas por la polinización, incluso se ha reconocido a dicha interacción como la encargada de moldear la ecología, la distribución y el ensamblaje de las comunidades vegetales (Pellissier, Alvarez & Guisan, 2012). La importancia de este fenómeno es que permite analizar cómo cambios en las interacciones de polinización conllevan a una diferenciación en los caracteres florales a través de la distribución geográfica de una especie (Pellissier *et al*, 2012). Sin embargo, la mayoría de los estudios ecológicos de polinización se centran generalmente en un número limitado de taxa y de sitios, dejando de lado las observaciones geográficas más amplias (Pellissier *et al*, 2012).

Gesneriaceae es una familia de plantas de distribución neotropical, que incluye una amplia diversidad floral y una alta especialización de sus sistemas de polinización ligada a diferentes grupos como colibríes, abejas sociales y solitarias, mariposas y murciélagos (Becker, 2008). Esta familia posee un aproximado de 120 géneros y 2500 especies que contienen numerosos hábitos de crecimiento incluyendo hierbas, arbustos, rosetas, lianas y epífitas (Salinas, Arroyo & Armesto, 2010). Además, es una familia conocida por su potencial ornamental en varias partes del mundo y algunas de sus especies tienen importantes usos medicinales (Kriebel Haehner, 2006). En particular el género *Achimenes* se caracteriza por la diversidad fenotípica de sus flores y cuenta con 25 especies distribuidas en México, Centroamérica, Sudamérica y las Antillas; principalmente en bosques de *Quercus*, *Pinus-Quercus*, matorral xerófilo y bosques tropicales (Ramírez-Roa, 1987; Kriebel Haehner, 2006). Por lo que es un sistema de estudio ideal, para evaluar la variación geográfica de las interacciones planta-polinizador. Mediante la medición de caracteres morfológicos florales y la observación directa de los polinizadores a lo largo de la distribución de las especies, este trabajo pretende comprender cómo la variación geográfica del ambiente de los polinizadores influye en la evolución floral de varias especies del género *Achimenes*, considerando el

contexto ecológico de las interacciones bióticas y su amplia distribución en la evolución del sistema reproductivo de las especies de este género.

### **1.1 Antecedentes**

Para la familia Gesneriaceae existen diversos estudios que evidencian la relación que existe entre la alta variación de los caracteres florales y los grupos de polinizadores asociados, como el realizado por Roalson & Roberts (2016), que a partir de análisis Bayesianos Macroevolutivos Mixtos probaron los cambios en las tasas de diversificación y los posibles factores que promueven estos cambios. Tomando como promotores la distribución geográfica de las especies, su forma de crecimiento y sus síndromes de polinización. Estos autores sugieren que los procesos de diversificación en Gesneriaceae son extremadamente variables y son producto de interacciones complejas entre los tres factores antes mencionados, los cuales moldean los patrones y las tasas de diversificación de esta familia.

Asimismo, al poseer tan amplio número de especies ha sido difícil generalizar la biología reproductiva de estas plantas. Por ejemplo, Camargo, Rodrigues & Araujo (2011) describieron el sistema reproductivo de la especie brasileña *Seemannia sylvatica*; donde evidenciaron que ésta es polinizada principalmente por colibríes y mariposas y que además es autocompatible. De igual forma la biología floral, los sistemas de apareamiento y los polinizadores de la especie *Palivana tenuiflora*, fueron descritos por Ferreira & Viana (2010); los cuales determinaron que la floración de esta especie puede tardar hasta seis días, ésta produce una gran cantidad de néctar, es autocompatible y es polinizada por abejas. Berger, Clark & Weber (2015) determinaron el tamaño de las inflorescencias y la biología del fruto de la especie *Besleria macropoda*, especie rara de Gesneriaceae endémica de Costa Rica, recolectada en la Fila Costeña. Este hallazgo permitió ampliar geográficamente la distribución de esta planta hacia el sur-este del país, trabajo que además proporciona información valiosa para las especies de Costa Rica; donde se han realizado pocos estudios con esta familia.

Por otra parte, cuando en un ambiente dado las oportunidades de entrecruzamiento son limitadas; la autopolinización actúa como un mecanismo que asegura la reproducción de las plantas (Leibman, Rowe, Koski, Galloway, 2018). Sin embargo, frente a esto existen estrategias de reproducción alternativas como polinización generalizada (más de un grupo funcional de polinizadores por especie) para asegurar su reproducción en ambientes hostiles. Los sistemas isla-continente proveen ambientes ideales para evaluar la interacción entre polinizadores y sistemas de reproducción, ya que en las islas a menudo hay un faltante de polinizadores, por lo que Martén-Rodríguez, Quesada, Castro, Lopezaraiza-Mikel, & Fenster (2015), compararon 28 especies isleñas del Caribe y 26 especies continentales de México y Costa Rica de la familia Gesneriaceae, con el fin de comprobar la hipótesis de que una baja diversidad y una posible disponibilidad baja de polinizadores en las islas conlleva a una mayor frecuencia de interacciones generalizadas de planta-polinizador o un mayor potencial de autopolinización que en el continente. Gracias a este estudio se llegó a la conclusión de que estrategias alternativas de polinización son utilizadas en sitios donde hay una faltante de polinizadores. Así mismo, se determinó que la polinización generalizada es mayor en islas, mientras que autopolinización fue igual, tanto en el continente como en las islas. Este estudio ha sido, de las investigaciones más completas que han proveído, tanto información acerca de la teoría de islas y coevolución, así como de polinización en esta familia de plantas.

Dentro de los estudios realizados específicamente con *Achimenes* se encuentra el trabajo de Roalson, Skog & Zimmer (2003), en el que exploraron las relaciones filogenéticas en *Achimenes* y plantean interrogantes sobre la clasificación supraespecífica, la evolución floral y síndromes de polinización, la evolución de los cromosomas y patrones de biogeografía. Las hipótesis filogenéticas apoyan que existen múltiples orígenes en cada síndrome de polinización y que las principales características morfológicas solían definirlos como distribuciones simpátricas de diferentes especies.

Como se mencionó anteriormente, la evolución de la diversidad en la forma floral puede atribuirse a una respuesta adaptativa a la polinización, pero también puede estar ligada a restricciones relacionadas a la morfología y al desarrollo de la planta. Para explorar estas interacciones Roberts & Roalson (2107), utilizaron técnicas moleculares con ARN-seq de diferentes especies del género *Achimenes* en distintas fases de desarrollo, con el fin de

examinar cómo la expresión de los genes y la evolución de secuencias se relacionan con la diversidad morfológica floral de este grupo. Estos autores utilizaron entre 29.000 y 42.000 genes de transcriptomas que se expresan durante el desarrollo, junto con secuencias ortológicas y coexpresiones conglomeradas con un análisis de la evolución de proteínas para identificar los genes determinantes en la evolución floral. Este estudio demostró que más del 25% de los transcriptos obtenidos fueron específicos para *Achimenes* y están sobre-representados por genes involucrados en la actividad de los factores de transcripción. Además, gracias a los análisis de conglomerados, se encontraron patrones dinámicos temporales de la expresión de los genes dentro de las especies. De igual forma, las pruebas de selección evidencian una selección positiva en varios genes involucrados en la producción de pigmentos, el tiempo de floración y en la morfología. Al combinar estos enfoques para explorar los genes relacionados con el color y la forma de la flor, estos autores lograron establecer patrones que corresponden a las transiciones en la forma floral entre las especies de *Achimenes*. La caracterización de estos nuevos transcriptos facilitará futuras investigaciones en el análisis de la genómica del desarrollo floral y los mecanismos subyacentes en la evolución de diferentes especies de este género de plantas.

Por otro lado, el género *Achimenes* se ha caracterizado por su extensa historia de hibridación intra e intergénica. A pesar de que hay estudios que han intentado dilucidar las relaciones evolutivas de estos linajes, son pocos los que han intentado demostrar los patrones específicos del flujo de genes en este género pese a la evidencia existente de hibridación. Es así como Roberts & Roalson (2108), con herramientas filogenómicas revaloraron las relaciones filogenéticas e infirieron patrones en el flujo de genes entre varias especies de este género. Con este trabajo se resolvieron las relaciones del clado en la corona del linaje y se evidenciaron al menos dos eventos de introgresión entre dos pares de especies que comparten polinizadores. Este estudio demuestra la utilidad de los transcriptomas para analizar datos filogenómicos y que con ellos se puede inferir patrones de flujo de genes a pesar de discordancias en los árboles.

## 1.2 Justificación

La variación del ambiente físico y de las interacciones bióticas a lo largo de la distribución de las especies, generan mosaicos geográficos que pueden influenciar los procesos de selección natural sobre características morfológicas de las flores (Thompson & Cunningham, 2002). Por ello, es necesario evaluar tanto la variación geográfica en la morfología floral, como la de los ambientes de los polinizadores (Kay & Sargent, 2009). Sin embargo, poco se conoce de cómo se relacionan los ensambles de polinizadores con la morfología floral en un contexto geográfico, particularmente en plantas neotropicales.

Las investigaciones que analizan la evolución floral se centran en las potenciales presiones selectivas ejercidas por los polinizadores sobre las características florales, ya sea en un marco experimental (Harder & Johnson, 2009) o comparativo (Martén-Rodríguez, 2010). Por otro lado, la mayoría de los estudios ecológicos sólo toman en cuenta las relaciones entre las plantas y sus polinizadores, dejando de lado las observaciones de las interrelaciones complejas que ocurren a nivel espacial (Pellisier *et al*, 2012). Para el caso de *Achimenes*, la mayoría de investigaciones realizadas con estas plantas tienen un enfoque molecular, filogenético y de historia evolutiva (Roalson, Skog & Zimmer, 2003; Roberts & Roalson, 2017; Roberts & Roalson, 2108). Sin embargo, no existen trabajos que describan las relaciones planta-polinizadores en poblaciones particulares de este género de plantas. Por lo que este estudio pretende contribuir con el entendimiento de la importancia de la variación geográfica en el ambiente de los polinizadores sobre la evolución floral de especies del género *Achimenes* (Gesneriaceae), un grupo de plantas neotropicales caracterizado por su diversidad de fenotipos florales.

Por otra parte, debido a la gran diversidad de formas y colores que poseen las especies del género *Achimenes*, este ha generado mayor interés ornamental en Europa y Estados Unidos, a pesar de estar ampliamente distribuido en Mesoamérica y ser endémico de la región (Ramírez-Roa, 1987; Tucker, Vrugtman, Kunst, Hatch & Zanoni, 2000; Salas *et al.*, 2012; Kimmins, 2012). El desarrollo de información acerca de la biología reproductiva de estas plantas con dicho potencial ayudará a fomentar su uso, lo que a su vez facilitará la presencia de polinizadores nativos puesto que estas son fuente potencial de alimento para

estos organismos en ambientes antropogénicos (Yamamoto, Da Silva, Augusto, Barbosa & Oliveira, 2012; Garibaldi *et al*, 2013) e incluso en ambientes agrícolas (Scheper *et al*, 2013; Blaauw & Isaacs, 2014).

Los polinizadores proveen un servicio ambiental que beneficia al ser humano en varios aspectos ya que estos mantienen la salud y el buen funcionamiento del ecosistema, asegurando la reproducción de plantas silvestres y por ende su conservación, así como la reproducción de cultivos y por lo tanto la seguridad alimentaria (Potts *et al*, 2016). Por ésto, es de suma importancia generar conocimiento sobre las interacciones planta-polinizador (identidad, distribución, ocurrencia y abundancia) ya que existe un fuerte vacío de información en este campo (Potts *et al*, 2016). Finalmente, este estudio es novedoso ya que considera el contexto ecológico de las interacciones bióticas y la variación geográfica de las mismas en la evolución de características morfológicas florales del sistema reproductivo de tres especies del género *Achimenes* en distintas localidades en México.

Este tipo de investigación puede ser considerada para futuros estudios de ensamblaje fino de especies ante disturbios globales, tales como la deforestación, fragmentación de hábitats y cambio climático (González-Varo *et al*, 2013). Estos estudios servirán de base para comprender la estabilidad y resiliencia de los ecosistemas ya que los estudios sobre aspectos reproductivos de especies individuales son generalmente los más escasos cuando se intenta evaluar las dinámicas de las comunidades.

### **1.3 Planteamiento del problema de investigación**

Las especies con amplios rangos de distribución están expuestas a variaciones en su ambiente físico y a interacciones bióticas específicas. Estas variaciones podrían generar un mosaico de ambientes selectivos que resultarían en la divergencia geográfica de las características morfológicas de los organismos. En el caso de las características florales, se ha observado que los polinizadores pueden ser agentes importantes de selección y posibles causantes de diversificación floral. En el caso de las Gesneriáceas se ha determinado que los polinizadores han jugado un papel importante en las transiciones evolutivas, pero se desconocen los mecanismos que mediaron la diversificación floral en esta familia. Para



atender este problema, este estudio evaluará la hipótesis de que la variación geográfica en las interacciones planta-polinizador estará asociada con la variación fenotípica floral y en el éxito reproductivo de la planta entre distintas poblaciones de tres especies neotropicales de amplia distribución. A partir de esta hipótesis se generó la siguiente pregunta de investigación:

¿Existe variación geográfica intraespecífica en la morfología floral asociada a la variación en la identidad de los polinizadores de las especies del género *Achimenes*?

- En particular se espera que el tamaño de la corola varíe entre poblaciones de acuerdo al polinizador efectivo más frecuente en cada población.

## **1.4 Objetivos**

### **1.4.3 Objetivo General:**

Evaluar la asociación entre la variación geográfica en la morfología floral y el sistema de polinización de tres especies del género *Achimenes* (Gesneriaceae) en la República Mexicana, a partir de la medición de caracteres morfológicos florales y la observación directa de polinizadores en parches florales.

### **1.4.4 Específicos**

1. Determinar la variación morfológica interpoblacional de las características florales de tres especies del género *Achimenes* en México.
2. Realizar un análisis de la composición de polinizadores y la visitación floral en las especies de estudio.
3. Relacionar la variación en las características reproductivas morfológicas florales del género *Achimenes* y la visitación de polinizadores.

## 2. Marco teórico

El aislamiento geográfico de las poblaciones ha sido una de las principales causas de especiación. Poblaciones aisladas de una misma especie pueden sufrir distintas presiones de selección, la cual provoca una diversificación en los caracteres morfológicos. La diferenciación fenotípica, que ocurre bajo aislamiento geográfico generalmente refleja procesos de diferenciación genética de poblaciones que no intercambian material genético (Thompson, 1994). Esta diferenciación puede deberse a procesos de selección natural distintos en las diferentes poblaciones o a procesos neutros como la deriva génica. Dentro de los procesos adaptativos que pueden influenciar la divergencia entre poblaciones se encuentran las interacciones bióticas como la herbivoría, el parasitismo y relaciones mutualistas como la polinización (Thompson, 1994).

Las relaciones mutualistas presentan patrones dinámicos de especiación que son modulados por la variación geográfica de ambas especies (Nattero & Cocucci, 2007). Esta especiación geográfica, que puede implicar procesos de selección unidireccional sobre una de las especies o procesos de coevolución, se encuentran dentro de los procesos más importantes en la historia evolutiva de los organismos y responsables en parte de la diversificación biológica (Bascombe & Jordano, 2007). La selección natural impuesta por el ambiente particular de interacciones de cada especie, además de otros procesos evolutivos, pueden generar variación fenotípica y genética en aislamiento, lo cual eventualmente podría conducir a procesos de especiación (Futuyma, 2005). Además, pueden existir procesos coevolutivos de selección recíproca que favorecen el cambio en características importantes para organismos participantes en una interacción biológica.

La Teoría del Mosaico Geográfico de Coevolución propone que existe una variación en las interacciones y características de los organismos a través de la distribución geográfica de las especies (Thompson 1999, 2005). Esta variación geográfica genera mosaicos de puntos “fríos” y “calientes” de selección recíproca a través del paisaje (Nuismer, Thompson & Gomulkiewicz, 1999; Case & Taper, 2000; Thompson, 2005). Dentro de este mosaico, se da una continua mezcla de características involucradas en la interacción entre las diferentes

poblaciones debido a procesos de selección, migración, flujo génico, deriva y extinción local de poblaciones (Thompson, 1999).

La polinización es una de las interacciones mutualistas en la cual se ha aplicado la Teoría del Mosaico Geográfico de la Coevolución (Thompson & Cunningham, 2002; Gomulkiewicz *et al.*, 2007). Este fenómeno es un proceso fundamental para el desarrollo de las comunidades de plantas terrestres, ya que es el primer paso en la reproducción sexual de las mismas y del que dependen en gran medida la producción de frutos y semillas, productos que aseguran la supervivencia de estas poblaciones (Camargo, Rodrigues & Araujo, 2011). De igual forma, la polinización es uno de los principales factores bióticos que controla la ecología, la distribución y el conjunto de las plantas vasculares (Pellissier *et al.*, 2012).

Existen patrones en las características morfológicas que evolucionan en conjunto, esto con el fin de asegurar la polinización de la flor, donde este proceso es realizado por un grupo funcional de polinizadores específico (Fenster, Armbruster, Wilson, Dudash & Thomson, 2004). A este conjunto de caracteres se les llama síndromes de polinización (Faegri & van der Pijl 1978) y se piensa que pueden reflejar asociaciones mantenidas a lo largo de la historia evolutiva de las plantas (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014). Además, en muchos casos, estos síndromes permiten predecir el tipo de polinizador de una planta específica (Rosas-Guerrero *et al.*, 2014; Alexandre *et al.*, 2015).

La selección de los rasgos florales que refuerzan la capacidad reproductiva de las plantas en un ambiente en particular, pueden facilitar la evolución de ecotipos de polinización (Johnson, 2006). Si estas poblaciones se encuentran geográficamente aisladas el flujo génico entre ellas se ve limitado, lo que puede llevar a una divergencia en las poblaciones asociada a cambios en el sistema de polinización. Por lo que es importante situar los estudios de planta-polinizador dentro de un contexto geográfico, con el fin comprender mejor las condiciones que promueven la diversificación y convergencia floral (Martín-Rodríguez, Kress, Temeles & Meléndez-Ackerman, 2011).

Uno de los grupos de plantas que surge como posible modelo para entender la relación entre el ambiente de polinizadores y la morfología floral en un contexto geográfico

es la familia Gesneriaceae. Esta familia se caracteriza por una gran diversidad de fenotipos florales, que en algunos géneros parecen estar ligados a grupos particulares de polinizadores (Martén-Rodríguez *et al.*, 2009; San Martín-Gajardo & Sazima, 2004). Además se ha demostrado un alto nivel de especialización en el sistema de polinización de la mayoría de las especies de esta familia, que poseen generalmente un solo grupo funcional de polinizadores y una o pocas especies de visitantes florales (Martén-Rodríguez & Fenster, 2008; Martén-Rodríguez *et al.* 2009 ; Martén-Rodríguez *et al.* 2015). Sin embargo, la mayoría de estos estudios se han realizado en una sola localidad, por lo cual existen pocos registros de la variación geográfica en las interacciones planta-polinizador en este grupo de plantas.

El género *Achimenes*, perteneciente a la familia Gesneriaceae representa un sistema ideal de estudio para evaluar hipótesis concernientes a mosaicos geográficos de interacciones, debido a que en este grupo existen diversos fenotipos florales en relativamente pocas especies, algunas de las cuales se distribuyen a lo largo de Mesoamérica. Este género está compuesto por 22 especies de hierbas con distintos síndromes de polinización (Martén-Rodríguez, Almarales-Castro & Fenster, 2009; Roalson *et al.*, 2003). Normalmente, las especies de este género se pueden encontrar en suelos, sobre taludes o paredes rocosas; sitios generalmente asociados a cuerpos de agua en lugares sombreados, húmedos o expuestos (Ramírez-Roa, 1987). Es importante destacar que este género presenta una variedad de grupos funcionales de polinizadores como colibríes, mariposas y abejas (Martén-Rodríguez *et al.*, 2015).

Los polinizadores proveen servicios únicos e indispensables para todos los ecosistemas terrestres, ya que estos aseguran la diversidad de frutas, semillas y plantas así como el buen funcionamiento del ecosistema. Por ejemplo, es gracias a *Apis mellifera* que obtenemos miel y otros productos apícolas de los cuales nos beneficiamos diariamente, tanto en nuestra dieta como en usos medicinales (Potts *et al.*, 2016). Uno de los servicios indispensables que proveen los polinizadores al ser humano es nuestra seguridad alimentaria, puesto que el 75% de los cultivos más importantes a nivel mundial dependen de la polinización. Incluso, estos organismos pueden llegar a afectar los mercados internacionales ya que alguno cultivos dependientes de polinizadores pueden tener costos mayores que los no dependientes de polinizadores (Gallai, Salles, Settele & Vaissière, 2009; Lautenbach,

Seppelt, Liebscher & Dormann, 2012). Sin embargo, debido al aumento de actividades industriales, a cambios en los regímenes climáticos, al constante cambio de uso de suelo de bosques a grandes extensiones agrícolas, a la introducción de plantas invasoras y al uso excesivo de pesticidas se ha dado una fuerte disminución en las comunidades de polinizadores (Lever, Nes, Scheffer & Bascompte 2014, Koh *et al.*, 2016; Potts *et al.*, 2016). Estos cambios en la abundancia, diversidad y composición de las comunidades de plantas, provocan modificaciones en las tasas de visitación florales lo cual incide directamente en las tasas de producción de frutos y semillas de plantaciones agrícolas y de las plantas silvestres; generando riesgos en la calidad de vida del ser humano, ya que erosionan los beneficios que obtenemos a partir de los servicios que nos brindan (Potts *et al.*, 2016).

Es así como, la información generada por este tipo de investigaciones en biología reproductiva es fundamental en estudios y proyectos de restauración de servicios de polinización tanto en agroecosistemas como en ecosistemas naturales (Menz *et al.*, 2011). Desconocer del manejo de los grupos funcionales de polinizadores en un sitio puede llevar a un declive o colapso ecológico en proyectos de restauración. Proyectos que al tener una estimación de grandes sumas de dinero, hacen que sea fundamental tomar en cuenta información básica de la biología reproductiva de las comunidades vegetales, asegurando así la resiliencia de los sitios a restaurar (Menz *et al.*, 2011).

Una de las posibles soluciones que puede ayudar a mejorar el estado de las comunidades de polinizadores es mediante el uso de franjas de flores en agroecosistemas o ecosistemas urbanos. Estas franjas corresponden a áreas de no cultivo adyacentes a las plantaciones en las que se siembran hierbas polinizadas por insectos con el fin de aumentar los recursos florales en estos ecosistemas (Scheper *et al.*, 2013). Es así como, las Gesneriaceas y en particular el género *Achimenes*, plantas que han sido cultivadas como ornamentales desde finales del siglo XVI hasta la actualidad tanto en Europa como Estado Unidos; podrían manejarse bajo esta técnica y así contribuir a la creación de contrastes ecológicos fomentando la disponibilidad de recursos florales y la atracción de polinizadores (Ramírez-Roa, 1987; Tucker, Vrugtman, Kunst, Hatch & Zanoni, 2000; Miller & Bridgen, 2010; Salas *et al.*, 2012; Kimmins, 2012).

### 3. Marco Metodológico

#### 3.1 Especies de estudio

Se estudiaron tres especies del género *Achimenes* ampliamente distribuidas en México: *A. antirrhina*, *A. flava*, *A. patens*. *Achimenes antirrhina* (DC.) C.V. Morton es una hierba perenne que presenta un tallo ramificado que puede medir hasta 50 cm de alto, hojas opuestas, ovaladas, con margen aserrado, con tricomas y en algunas ocasiones envés rojizo. Presenta flores tubulares rojas o amarillas con manchas en la garganta, presentan un cáliz de 5 sépalos unidos en la base; corola es un tubo de 2 a 5 cm que se amplía gradualmente hacia el ápice, el cual se divide en 5 lóbulos redondeados. Tiene 4 estambres con filamentos libres y anteras unidas en el ápice y estigma bilobulados (en forma de boca) (Hanan-Alipi *et al.*, 2009) (Figura 1). Presenta una distribución de México a Guatemala, se ha registrado específicamente en los estados de Durango, Estado de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca y Sinaloa, Querétaro, Colima, Veracruz, Chiapas. Esta especie es ornitófila, es decir es polinizada por colibríes (Martén-Rodríguez *et al.*, 2015). Suele encontrarse en sitios húmedos con pendientes, en bosques caducifolios, de galería y de pino-encino, en los cuales florece entre agosto y septiembre (Hanan-Alipi *et al.*, 2009).



Figura 1. Flores rojizas tubulares de la especie *Achimenes antirrhina* (Tomada de: Gesneriaceae Web Reference)

*Achimenes flava* C.V. Morton, es una hierba perenne de 5 a 42 cm de alto. Presenta hojas opuestas, aserradas, con tricomas, láminas grandes de 4 a 12,5 cm de largo y 2 a 5 cm de ancho. Las flores son infundibiliformes usualmente amarillas o rojizas, solitarias o pueden haber tres en un mismo pedúnculo, los lóbulos de cáliz suelen ser lanceolados o linear-lanceolados y medir entre 0.35 a 1 cm de largo, el largo de la corola puede ir de 1 a 2 cm de largo, 0.25 a 0.3 de ancho de la base de la corola (Figura 2). La planta tiene una distribución en México desde Nayarit a Guerrero, usualmente en sierras. Al igual que *A. antirrhina* se puede encontrar a orilla de ríos o laderas húmedas y soleadas. Tiende a florecer de julio a octubre (Ramirez-Roa, 1987). Esta especie es melitófila, siendo las abejas su grupo funcional de polinizador (Martén-Rodríguez *et al.*, 2015).

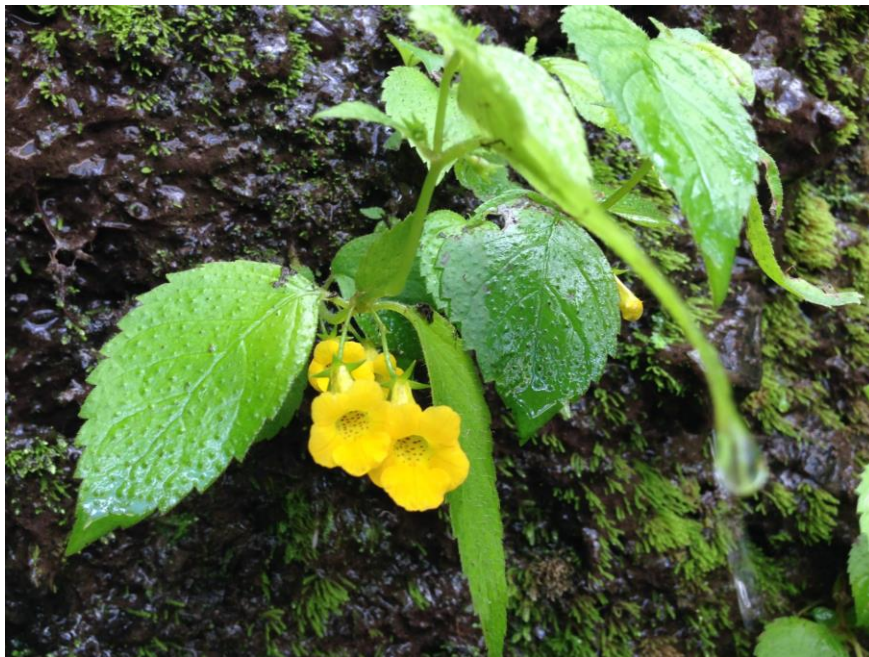


Figura 2. Flores amarillas infundibiliformes de la especie *Achimenes flava*.

*Achimenes patens* Benth., es una especie de hierba que puede medir entre 6 a 40 cm de alto, con tallo rojizo, piloso, no ramificado. Con hojas opuestas láminas elípticas, con margen aserrados, ligeramente asimétricas de 1 a 11 cm de largo y 0.5 a 4.2 cm de ancho, estas presentan un haz verde con tricomas y envés rojizo. Las flores presentan el síndrome de psicofilia (polinizadas por mariposas), las cuales tienden a ser de color rosado, rojo, azul o

morado y con corolas muy delgadas (de Araújo, Quirino & Machado, 2014), éstas son solitarias hipocrateriformes de 2.1 a 5.8 cm de largo. El tubo de la corola es horizontal en el cáliz de 1.6 a 4.2 cm de largo, el ancho en la base mide entre 0.2-0.33 cm y 0.1 a 2 .1 cm de la apertura de la garganta. El tubo morado con algunos tonos de blanco y manchas moradas en la garganta (Figura 3). En México se distribuye principalmente al occidente del país desde Nayarit a Oaxaca, así como en el estado de Morelos y el Estado de México. Se establece junto a ríos o taludes húmedos y sombreados en cañadas o barrancas de bosque de pino o pino-encino y bosques tropicales caducifolios. Florece de julio a diciembre.

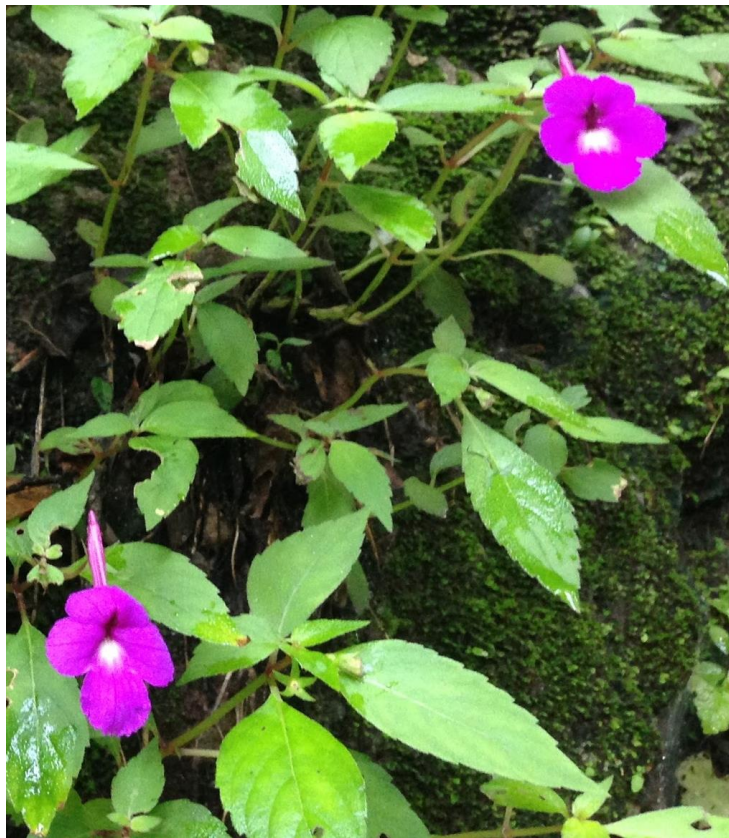


Figura 3. Flores moradas hipocrateriformes de la especie *Achimenes patens*.



### 3.2 Sitios de Estudio

Mediante una exhaustiva revisión, tanto del Herbario Nacional de México (MEXU) como del Herbario en línea Tropicos del Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org/>) y la base de datos de acceso libre GBIF (<https://www.gbif.org/>); se definieron seis poblaciones de las tres especies de estudio, que se encuentran en los estados de Michoacán, Guerrero, Nayarit y Oaxaca. Todos los sitios se ubican en la sierra de la costa Pacífica de México en bosques secos y húmedos de montaña. El trabajo de campo se realizó durante la estación reproductiva de *Achimenes* en los meses de Agosto y Septiembre del año 2017.

El parque comunal la Tzararacua se encuentra en el Parque Nacional Barranca del Cupatitzio, localizado en el eje volcánico transmexicano, en el municipio de Uruapan perteneciente al estado de Michoacán. El cual es uno de los sitio de muestreo de las tres especies. Esta área protegida se localiza en la porción sur denominada Subprovincia Sierra Purhepecha. El parque se encuentra dividido en dos secciones, donde una corresponde al área de montaña con una superficie de 452 ha y la segunda corresponde al área de río con 19,66 ha. En este sitio dominan los bosques de pino, pino-encino, oyamen y mesófilo de montaña; rodeados de una matriz compuesta por tierras destinadas al ganado que van desde estados tempranos de sucesión a pequeños parches de bosque secundario. Este parque se encuentra en la zona de transición de climas cálidos y templados, donde la temperatura media anual es de 16.6°C, una máxima anual de 23.9°C y una mínima anual de 9.3°C y una precipitación media anual de 1537 mm (Gómez Reyes, 2014). Los parches de flores con los que se trabajó dentro del parque, se encontraron en paredones de piedra basáltica con fuerte pendiente cercanas a cuerpos de agua, en bosques de pino-encino a 1525 msnm (Figura 4).



Figura 4. a) Bosque mesófilo de montaña, Parque Nacional Barranca del Cupatitzio, Uruapan.

b) Parche de flores observadas de la especie *Achimenes patens*, en el Parque Nacional Barranca del Cupatitzio, Uruapan.

La segunda población de *Achimenes antirrhina* se ubica en el municipio de Santa Catarina de Ixtepeji, perteneciente al distrito de Ixtlán Juárez, del Estado de Oaxaca; sitio que forma parte de la extensión sur de la Sierra Madre Oriental. Los sitios de muestreo correspondieron a laderas, siendo esta una región orográficamente accidentada, con relieve irregular y pendientes variables (5 y 80%). El clima es templado subhúmedo con lluvias en veranos, la temperatura promedio es de 17°C y la precipitación media anual es de 834.3 mm. La vegetación predominante, al igual que el sitio anterior, es el bosque pino-encino y algunos parches de pastizal natural (Zacarías-Eslava, 2009) (Figura 5). Esta población se encuentra, aproximadamente, a unos 625 km al sureste de la población michoacana (Figura 8).



Figura 5. a) Bosque Pino-Encino, Santa Catarina de Ixtepeji, Oaxaca. b) Parche de flores observadas de la segunda población de *Achimenes antirrhina*, Santa Catarina de Ixtepeji, Oaxaca.

La segunda población de *Achimenes flava* se encuentra en el municipio del Nayar en el estado de Nayarit, México. Este municipio está ubicado en la Sierra Madre Occidental presentando una topografía fuertemente accidentada con escarpas y picos que exceden los 2 000 msnm. En esta zona la vegetación predominante son los bosques de pino y pino-encino. La temperatura media anual es de 15°C, una máxima de 22°C, una mínima de 10°C y una precipitación media anual de 1100 mm (CIBCEC, 2003). El parche de esta población se encuentra en un paredón de piedra cercano a un cuerpo de agua estacional al lado de la carretera, en la Sierra del Nayar a unos 2 020 msnm (INEE, 2014) (Figura 6). Esta población está ubicada aproximadamente a unos 413 km al noroeste de la población de la Tzararacua (Figura 8).



Figura 6. a) Bosque de pino-encino, Sierra del Nayar, Nayarit. b) Parche de flores observadas de la segunda población de *Achimenes flava*, Sierra del Nayar, Nayarit.

La segunda población de *Achimenes patens* se encuentra en el Municipio de Tonicato en el límite entre el Estado de Guerrero y el Estado de México, al norte de la cuenca del río Balsas. La altitud del sitio puede variar entre 1500 y 1600 msnm. La vegetación predominante es bosque tropical caducifolio, rodeado de una matriz agrícola. El clima es semicálido subhúmedo con lluvias en el verano e invernales inferiores al 5%, donde la temperatura media anual puede variar entre los 18°C y 20°C (López-Moreno *et al*, 2016; SEGOB, 2016) (Figura 7). Esta población se encuentra aproximadamente a unos 265 km al sureste la población de Michoacán (Figura 8).



Figura 7. Bosque tropical caducifolio Municipio de Tonicato, sitio de muestreo de la segunda población de *A. patens*.

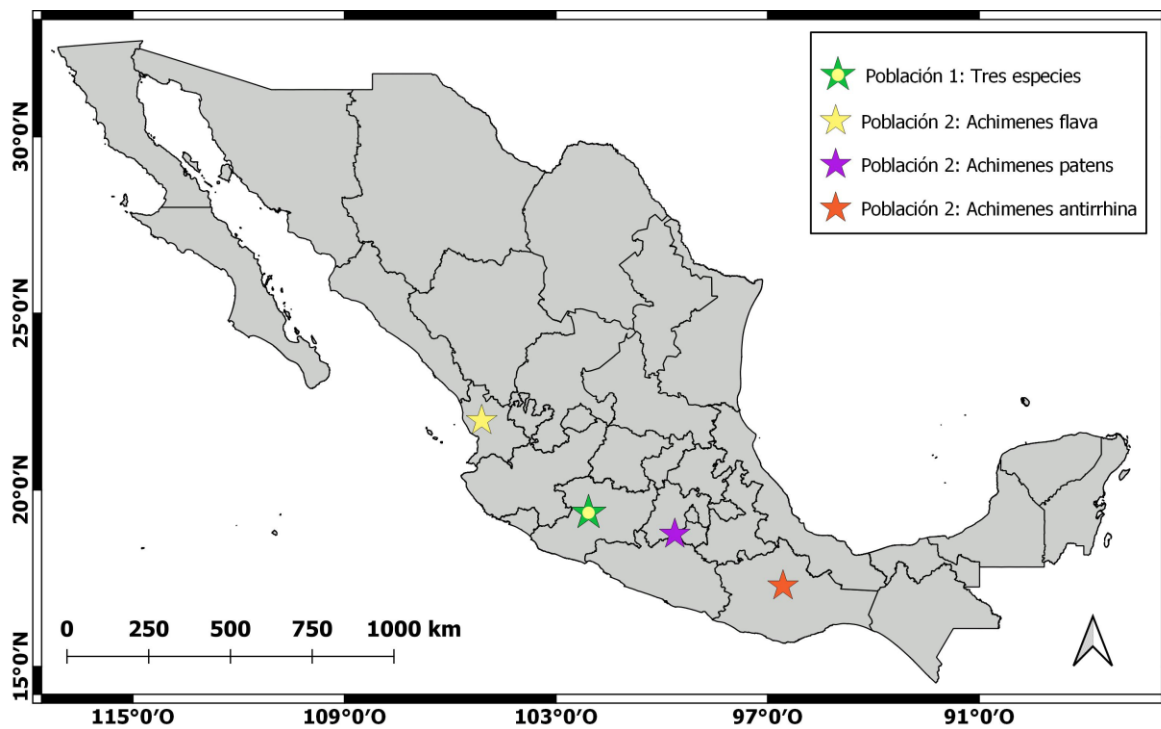


Figura 8. Presencia de las tres especies de estudios (*Achimenes antirrhina*, *A. flava* y *A. patens*) y los sitios de estudio. Mapa elaborado por Gabriela Quesada Ávila.

### 3.3 Cuantificación de la variación morfológica

La morfología floral se registró en una flor turgente por individuo y el tamaño de muestra difirió por especie debido a la disponibilidad del recurso en cada sitio (Cuadro 1). Para cada flor se midieron seis caracteres: (1) limbo de la corola, (2) ancho de la corola, (3) ancho de la apertura de la corola, (4) largo de la corola, (5) largo del espolón y (6) largo del pétalo frontal (Figuras 9, 10 y 11). Sin embargo, puesto que el tamaño de los pétalos de la flor de *A. antirrhina* presentan todos un tamaño similar no se realizaron mediciones de este carácter en esta especie. Las medidas de las variables se realizaron con un calibrador vernier digital, redondeando el resultado al 0.1 milímetros (mm) próximo (Martén-Rodríguez *et al*,

2009). Finalmente, se realizó una matriz de correlaciones de los diferentes caracteres para las tres especies de estudio.



Figura 9. Caracteres morfológicos medidos en las flores de *Achimenes antirrhina*: (1)limbo de la corola, (2) ancho de la corola, (3) ancho de la apertura de la corola, (4) largo de la corola, (5) largo del espolón



Figura 10. Caracteres morfológicos medidos en las flores de *Achimenes flava*: (1)limbo de la corola, (2) ancho de la corola, (3) ancho de la apertura de la corola, (4) largo del pétalo frontal, (5) largo de la corola y (6) largo del espolón.

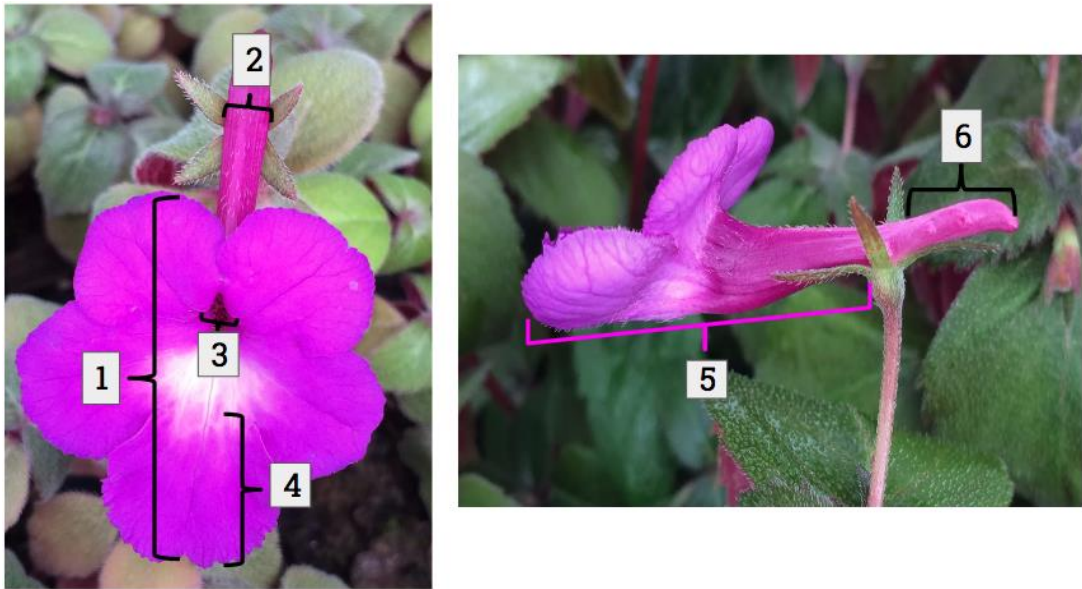


Figura 11. Caracteres morfológicos medidos en las flores de *Achimenes patens*: (1)limbo de la corola, (2) ancho de la corola, (3) ancho de la apertura de la corola, (4) largo del pétalo frontal, (5) largo de la corola y (6) largo del espolón.

Cuadro 1. Tamaño de la muestra de flores utilizadas para las mediciones de los caracteres morfológicos (Flores Medidas, FM) y flores utilizadas para realizar las observaciones de visitantes florales (Flores Observadas, FO) por población para cada especie. Población 1 (Michoacán), Población 2: *A. antirrhina* (Oaxaca), *A. flava* (Nayarit) y *A. patens* (límite Guerrero-Edo.Mex.).

Especie	Población 1		Población 2	
	FM	FO	FM	FO
<i>A. antirrhina</i>	28	10	15	30
<i>A. flava</i>	23	50	12	22
<i>A. patens</i>	30	100	12	85

### 3.4 Observaciones de polinizadores

Se realizaron observaciones directas en cada una de las poblaciones de estudio con ayuda de binoculares, así como grabaciones con cámara de video, con el método de planta focal (Dafni, Kevan & Husband, 2005). La disponibilidad del recurso floral varió por especie y sitio, por lo que la cantidad de flores observadas fue distinta en cada población (Cuadro 1). El observador y la cámara se situaron a unos tres metros de la planta focal para no afectar el comportamiento de los visitantes florales (Martén-Rodríguez *et al.*, 2009). Se realizaron observaciones diurnas únicamente puesto que investigaciones preliminares han determinado que las especies de estudio no reciben visitas de polinizadores durante la noche (Martén-Rodríguez, com. pers.). Los registros se realizaron durante aproximadamente 5 horas en todas las poblaciones, entre las 9 a.m a 12 p.m y las 2 p.m a 4 p.m.

Para facilitar su registro, los visitantes florales se clasificaron en tres grupos funcionales: aves, mariposas y abejas. En cada observación se registró si hubo contacto o no con los órganos reproductivos y se contabilizó el número de flores visitadas. Las tasas de visita de estas plantas son generalmente bajas y la mayoría de los parches de flores eran de difícil alcance, por lo que no fue posible recolectar los insectos visitantes, así que algunos visitantes se identificaron con base en la categoría taxonómica más amplia. Asimismo, a partir de las observaciones de polinizadores se calculó la tasa de visitas. Esta tasa corresponde al total de visitas, dividido entre el tiempo de observación dividido entre el número total de flores observadas (total de visitas  $\text{flor}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) y esta tasa se calculó con el programa Excel (Versión 14.1.0).

### 3.5 Análisis Estadísticos

Con el fin de determinar diferencias de las variables morfológicas entre las dos poblaciones por especie, se realizaron pruebas Welch después de analizar la normalidad de los datos y la uniformidad de la varianza (Ruxton, 2006). En dichas pruebas se utilizaron como variables dependientes los caracteres morfológicos mientras que se utilizó el sitio como variable independiente. Además, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) para cada especie con el fin de identificar los caracteres morfológicos que contribuyen más a



la varianza de los datos. La prueba de Welch y el ACP se realizaron utilizando el programa RStudio (Versión 1.0.143)

## **4. Resultados**

### **4.1 Cuantificación de la variación morfológica de las especies de *Achimenes***

#### *Achimenes antirrhina*

Con respecto a la cuantificación de la morfología de *A. antirrhina*, el largo de la corola resultó de mayor tamaño en la población de Oaxaca que en la de Michoacán, mientras que el ancho de la corola y largo del espolón son significativamente más grandes en la población michoacana que en la oaxaqueña. Finalmente, el ancho de la apertura floral y el limbo de la corola no presentaron diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones (Cuadro 2).

Cuadro 2. Mediciones de los caracteres morfológicos de los individuos de *Achimenes antirrhina* en dos poblaciones: Michoacán y Oaxaca.

Caracter (mm)	Michoacán N= 28 Promedio (mm) (error estándar)	Oaxaca N= 15 Promedio (mm) (error estándar)	Estadístico
Largo de la corola	26.8 (± 0.68)	31.8 (± 0.56)	t = -5.58 P = 1.784e-06*
Ancho de la corola	7.6 (± 0.16)	6.4 (± 0.12)	t = 6.06 P = 3.566e-07*
Ancho de la apertura de la corola	6.0 (± 0.13)	6.4 ± 0.14	t = -2.05 P= 0.0471
Limbo de la corola	21.8 ± 0.55	21.1 ± 0.73	t = 0.77 P = 0.445
Largo del espolón	6.3 ± 0.31	5.1 ± 0.20	t = 3.31 P= 0.001981*

#### Morfología floral *Achimenes flava*

En la cuantificación de rasgos florales en *A. flava*, el largo de la corola, el largo del pétalo frontal, el ancho de la apertura de la corola y largo del espolón no muestran diferencias significativas entre las poblaciones (Cuadro 3). Sin embargo, el limbo de la corola de los individuos de la población de Michoacán es significativamente mayor que la de los individuos de la población de Nayarit, mientras que el ancho de la corola es de menor tamaño en la población de Nayarit que en la población de Michoacán, siendo las mediciones de ambas poblaciones estadísticamente diferentes (Cuadro 3).

Cuadro 3. Mediciones de los caracteres morfológicos de los individuos de *Achimenes flava* en dos poblaciones: Michoacán y Nayarit.

Carácter (mm)	Nayarit (N= 11) Promedio (mm) (error estándar)	Michoacán (N= 23) Promedio (mm) (error estándar)	Estadístico
Largo de la corola	12.5 ± 0.63	13.5 ± 0.30	t = 1.35 P = 0.197
Ancho de la corola	4.3 ± 0.01	5.3 ± 0.15	t = 5.63 P = 1.661e-05*
Ancho de la apertura de la corola	5.2 ± 0.22	5.1 ± 0.12	t = -0.37 P = 0.720
Largo del pétalo frontal	6.9 ± 0.21	7.4 ± 0.57	t = 1.80 P = 0.083
Limbo de la corola	15.2 ± 0.64	17.4 ± 0.62	t = 2.46 P = 0.020*
Largo del espolón	3.0 ± 0.14	2.8 ± 0.17	t = -0.72 P = 0.476

#### Morfología floral *Achimenes patens*

Para la cuantificación de los caracteres morfológicos de *A. patens*, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre el ancho de la apertura de la corola y el largo del pétalo frontal entre ambas poblaciones (Cuadro 4). El largo y el ancho de la corola, el limbo de la corola y el largo del espolón son de mayor tamaño en la población de Michoacán que en la Guerrero, presentando diferencias estadísticamente significativas (Cuadro 4).

Cuadro 4. Mediciones de los caracteres morfológicos de los individuos de *Achimenes patens* en dos poblaciones: Michoacán y Guerrero.

Carácter (mm)	Michoacán (N= 30) Promedio (mm) (error estándar)	Guerrero (N= 10) Promedio (mm) (error estándar)	Estadístico
Largo de la corola	14.5 ± 0.25	11.5 ± 0.95	t = -3.03 P = 0.012*
Ancho de la corola	6.1 ± 0.14	5.4 ± 0.18	t = -3.14 P = 0.0048*
Ancho de la apertura de la corola	3.2 ± 0.13	2.3 ± 0.18	t = -1.01 P = 0.3247
Largo del pétalo frontal	11.1 ± 0.60	9.8 ± 0.46	t = -1.73 P = 0.0966
Limbo de la corola	29.8 ± 0.95	25.7 ± 0.98	t = -3.006 P = 0.0057*
Largo del espolón	10.6 ± 0.43	9.2 ± 0.37	t = -2.56 P = 0.0156*

El Análisis de Componentes Principales de la especie *A. antihrrhina* los primeros dos componentes explicaron el 65.55% de la varianza total, es importante indicar que ambos componentes presentaron porcentajes similares (CP1=34,77% y CP2=30,78%). El componente principal 1 (CP1) presenta una asociación con el largo de la corola y el limbo de la corola. De igual, forma el componente principal 2 (CP2) se asoció con largo de la corola, el ancho de la corola y el largo del espolón (Figura 12, Cuadro 5). Por otro lado, en el ACP de *A. flava* el CP1 explicó el 52.39% de la varianza total de los datos. Este componente se asoció con el ancho de la apertura de la corola, con el limbo de la misma y el largo del pétalo frontal

(Cuadro 5). Finalmente, en el ACP de *A. patens* el CP1 explicó el 46.92% de la varianza de los datos; el cual está fuertemente asociado a el ancho de la corola, el limbo de la corola y al largo del pétalo frontal (Cuadro 5).

Cuadro 5. Porcentaje de la varianza explicada de los seis componentes principales del Análisis de Componente Principales de los caracteres morfológicos de las tres especies de estudio.

<b>Especie</b>	<b>CP1 (% varianza explicada)</b>	<b>CP2 (% varianza explicada)</b>	<b>CP3 (% varianza explicada)</b>	<b>CP4 (% varianza explicada)</b>	<b>CP5 (% varianza explicada)</b>	<b>CP6 (% varianza explicada)</b>
<i>Achimenes antirrhina</i>	34.77	30.78	19.61	9.54	5.304	-
<i>Achimenes flava</i>	52.39	14.73	12.30	10.96	6.935	2.692
<i>Achimenes patens</i>	46.92	16.86	14.58	11.78	6.862	3.002

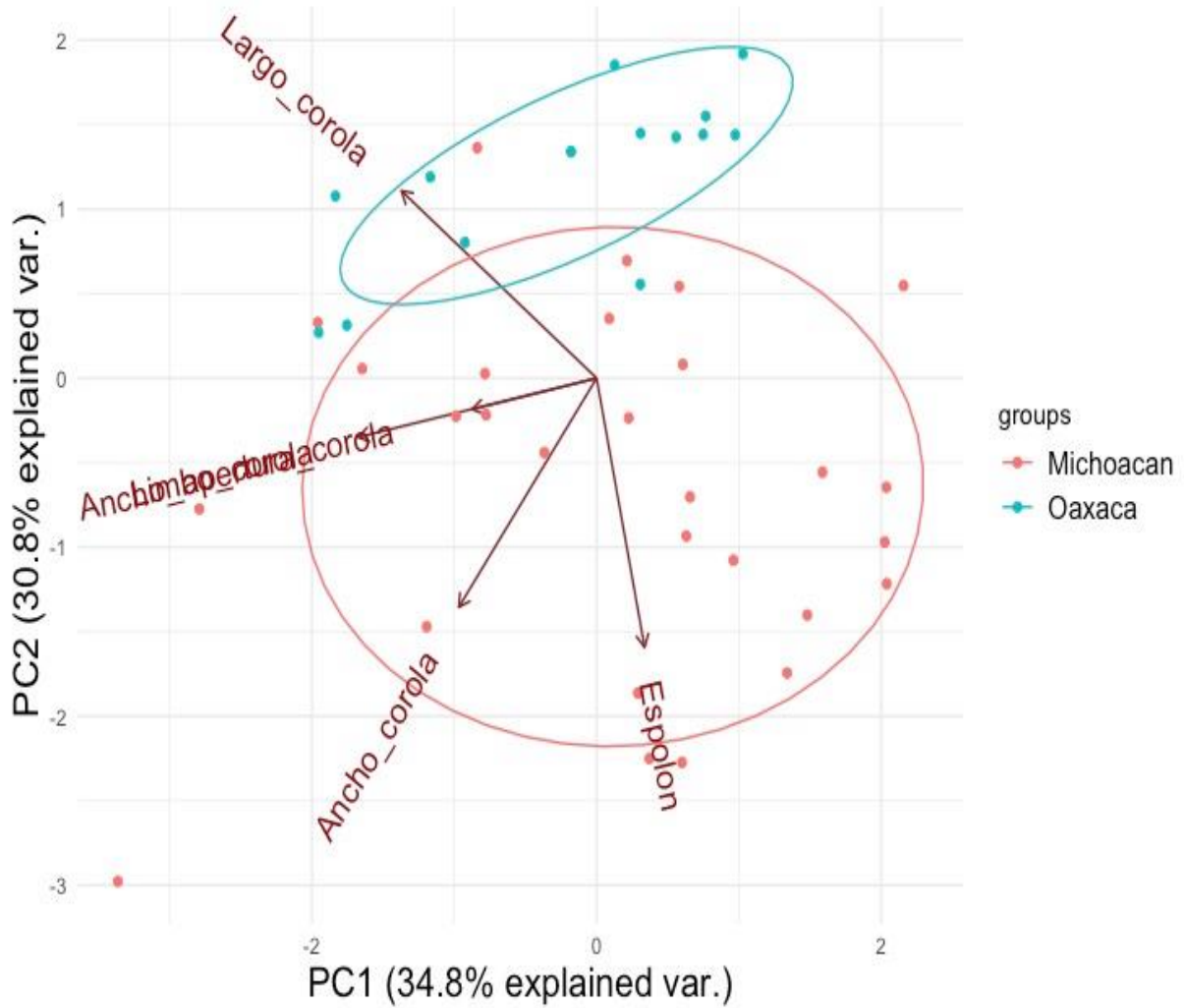


Figura 12. Análisis de componente principales de los caracteres flores de la población de Michoacán y la población de Oaxaca de *Achimenes antirrhina*

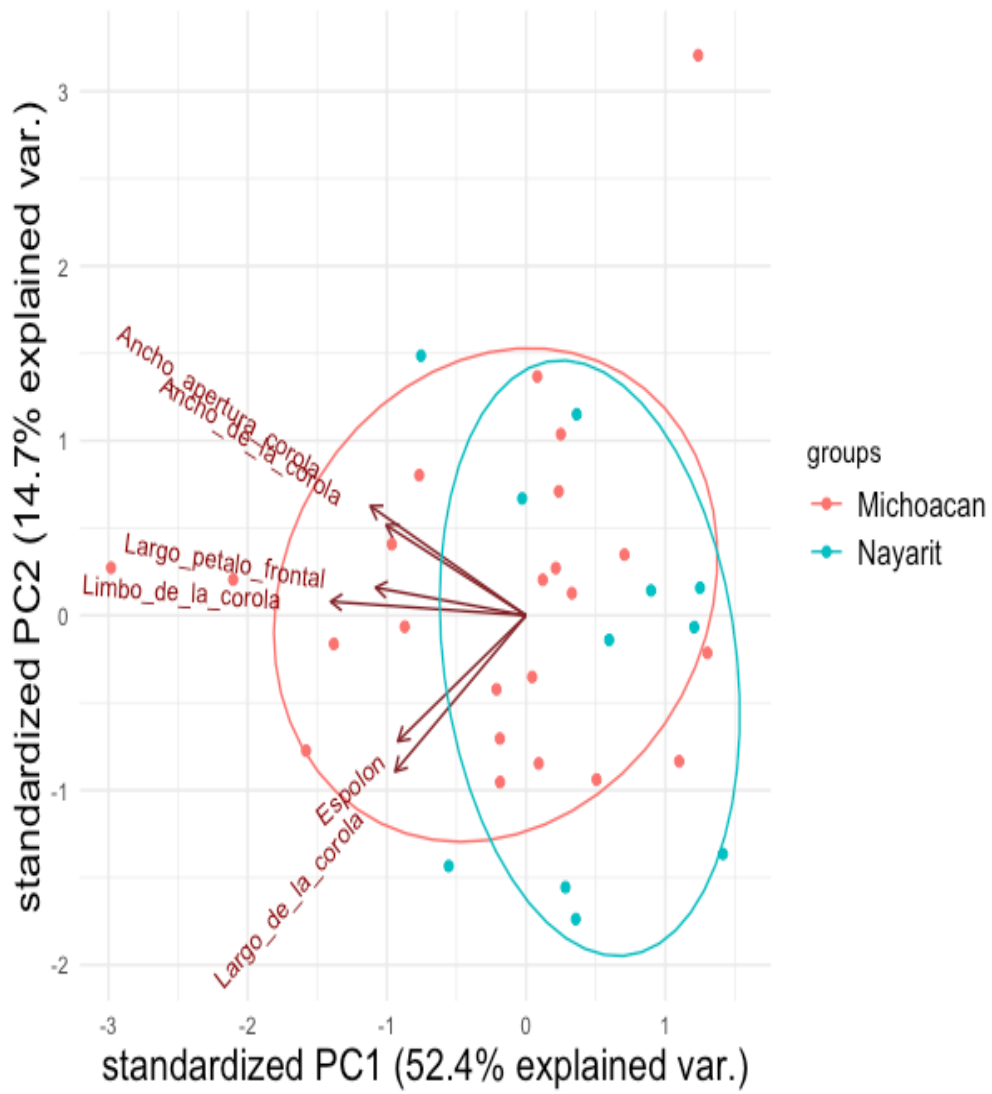


Figura 13. Análisis de componente principales de los caracteres flores de la población de Michoacán y la población de Nayarit de *Achimenes flava*.

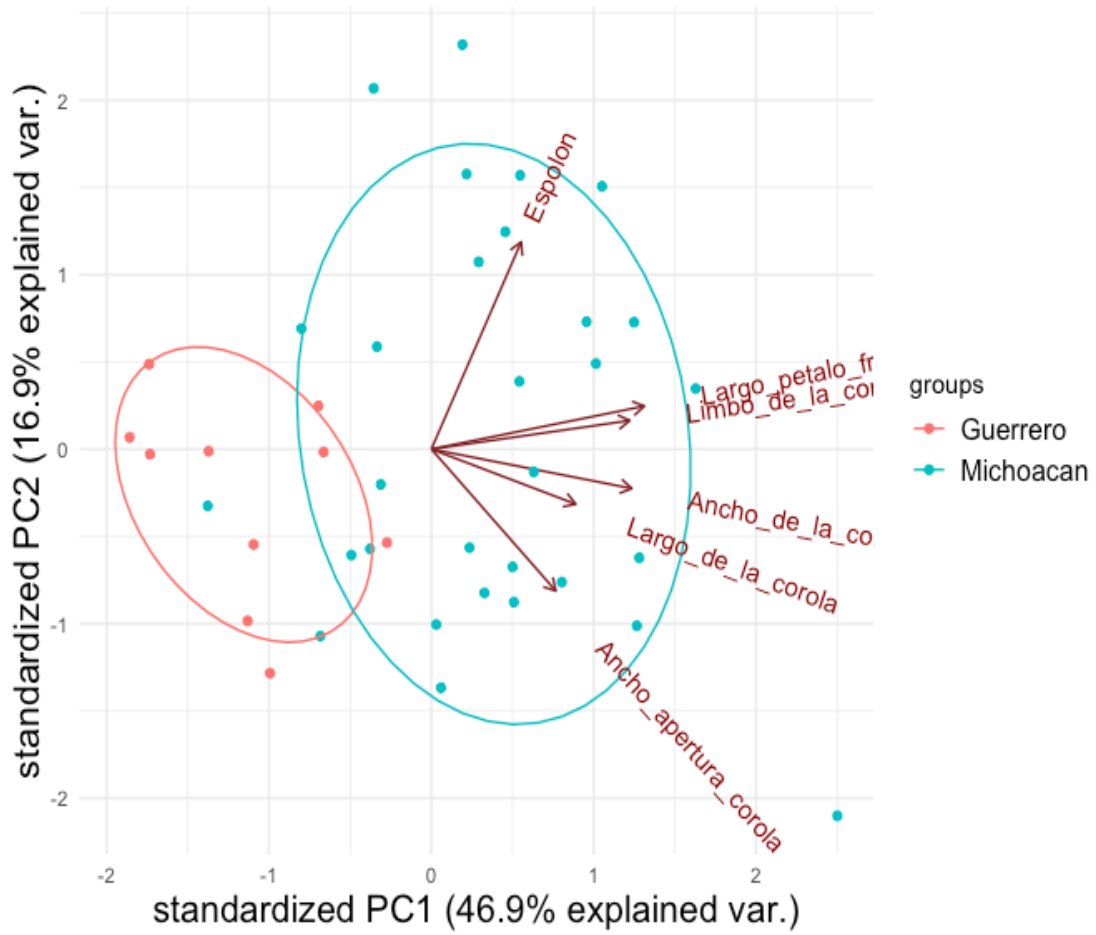


Figura 14. Análisis de componente principales de los caracteres flores de la población de Michoacán y la población de Guerrero de *Achimenes patens*.



## 4.2 Observaciones de polinizadores

*Urbanus dorantes* fue el polinizador que realizó un mayor número de visitas a los individuos de *A. patens* en la población michoacana, con una tasa de  $0.16 \pm 0.141$  visitas flor<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. Mientras que los halíctidos fueron los visitantes con menor tasa de visita en la población nayaritense de *A. flava*, con una tasa de  $0.01 \pm 0.067$  visitas flor<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. Por otro lado, el colibrí *Amazilia beryllina* (Trochilidae) fue el único visitante floral que se registró en la población de Michoacán de *A. antirrhina*; donde la tasa de visita fue de  $0.10 \pm 0.011$  visitas flor<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (Cuadro 6). Por otra parte, ambas poblaciones de *A. flava* fueron visitadas por abejas del género *Centris* sp (Apidae), las cuales visitaron en mayor proporción a la población de Nayarit ( $0.08 \pm 0.016$  visitas flor<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>); población que también fue visitada por algunos halíctidos (Halictidae) con una tasa de visitación mucho más baja. Finalmente, para la especie *A. patens* la tasa de visita de Michoacán fue mayor que la de Guerrero, las mariposas del género *Urbanus* de la especie *Urbanus dorantes* (Hesperiidae) fueron los únicos visitantes florales de estas flores, presentando una tasa de visita de  $0.16 \pm 0.141$  visitas flor<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> para la población de Michoacán y de  $0.15 \pm 0.117$  visitas flor<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> para la población de Guerrero (Cuadro 6). Todos los visitantes florales realizaron las visitas por pocos segundos, cada visita duró entre 3 a 10 segundos aproximadamente. Las abejas y las mariposas se posaron inicialmente en el pétalo frontal de la flor antes de insertar su aparato bucal o su cuerpo dentro de la corola. Por otro lado el colibrí que visitó las flores de *A. antirrhina* inicialmente revoloteó cerca de la flor antes de insertar el pico directamente dentro de la corola.

Cuadro 6. Tasas de visita de polinizadores de tres las tres especies de estudio en sus respectivas poblaciones.

Especie	Sitio	No. de plantas observadas	No. de horas observadas	No. de flores visitadas	Tasa de visita (visitas flor <sup>1</sup> h <sup>-1</sup> )	Grupo funcional de polinizador
<i>A. antirrhina</i>	Michoacán	10	6	6	0.10 ± 0.011	<i>Amazilia beryllina</i>
	Oaxaca	30	4	-	No se registraron visitas	-
<i>A. flava</i>	Michoacán	50	6	42	0.14 ± 0.032	<i>Centris sp.</i>
		22	6	11	0.08 ± 0.016	<i>Centris sp.</i>
	Nayarit	22	6	2	0.01 ± 0.067	Halictidae
<i>A. patens</i>	Michoacán	100	6	95	0.16 ± 0.141	<i>Urbanus dorantes</i>
	Guerrero/ Estado de México	85	6	50	0.09 ± 0.117	Mariposas

## 5. Discusión

La morfología floral está estrechamente ligada a la coevolución entre las plantas y sus polinizadores, sobre todo a aquellos que las visitan frecuente y efectivamente (Ashworth *et al*, 2015). Sumado a esto, una separación geográfica de las poblaciones de una misma especie tiende a provocar cambios en la morfología floral de los individuos, traduciéndose en una adaptación de los rasgos florales a nuevas condiciones bajo diferentes ambientes de polinizadores (Nattero, Sérsic & Cocucci, 2011; Cosacov, Coccuci & Sérsic, 2013). Con base en lo anterior, este estudio evaluó la hipótesis de que existiría variación geográfica en la morfología de tres especies del género *Achimenes* en distintas poblaciones, asociada a diferentes ensambles de polinizadores en cada sitio. En este trabajo se encontró que algunos caracteres florales, como el largo y el ancho de la corola, el limbo de la corola y el espolón, son diferentes entre poblaciones. Asimismo, se registraron distintos visitantes florales en las tres especies, los cuales concuerdan con sus síndromes de polinización respectivos. Sin embargo, las tasas de visita de estos animales fueron muy bajas en las dos poblaciones de cada especie. A continuación se discutirán las posibles causas e implicaciones ecológico-evolutivas de los resultados obtenidos para cada taxa.

En la especie *Achimenes antirrhina*, los dos primeros componentes del Análisis de Componentes Principales se asociaron al largo y ancho de la corola y al espolón provocando una separación entre los grupos; caracteres que además presentaron diferencias significativas entre poblaciones. El largo de la corola influye en la eficiencia de la deposición y recepción de granos de polen en el vector, mientras que el largo del espolón y la extensión de la proboscis son indispensables para el consumo de néctar de los animales; por lo que estas características son fundamentales para una reproducción exitosa de la planta (Zhang, Hui & Pauw, 2013). Estos rasgos son considerados como adaptativos y tienden a ser más susceptibles a cambios en las variaciones del ensamble de polinizadores (Boberg *et al*, 2014; Newman, Manning & Anderson, 2013). Considerando lo anterior se podría pensar que en esta especie estos caracteres son más susceptibles a las presiones selectivas específicas del sitio en el que se encuentran. Al estar las poblaciones separadas por 625 km, se podría inferir que el largo de la corola de la flor podría adaptarse al largo del pico de los colibríes específicos de

cada sitio.

El principal visitante de *A. antirrhina* en la población michoacana fue el colibrí *Amazilia berylina*. Su pico mide entre 18.5 y 21 mm (Howell, 2002), el cual es 10 mm más corto que el largo de la corola. Hay que considerar también que los colibríes extienden su lengua algunos milímetros adicionales dentro de la corola (Kim *et al*, 2012); lo cual sugiere que en *A. antirrhina* el largo del pico junto con la lengua del polinizador si coinciden con el largo de la flor hecho que permitiría una polinización exitosa y posiblemente una constante selección de este caracter por parte del colibrí. Sin embargo, en este estudio solo se registraron visitas en esta población, por lo que no se puede evaluar con certeza la relación entre el tamaño del pico y el largo de la flor en un contexto geográfico, ya que en la población de Oaxaca no se registraron visitas de este colibrí.

No obstante, al diferir las mediciones florales entre ambas poblaciones, se podría asumir que los colibríes que visitan la población de Oaxaca presentan tamaños de picos distintos y de ahí la posible explicación de esta divergencia morfológica entre ambas poblaciones (Nattero & Cocucci, 2007; Nattero, Sérsic & Cocucci, 2011). Al hacer una revisión de las especies de colibríes de esta zona (Arizmendi-Arriaga, 2014), *Amazilia cyanocephala* y *Cynanthus sordidus* son especies que por sus características morfológicas y su distribución podrían ser potenciales polinizadores de *A. antirrhina* en este sitio. Específicamente, el tamaño promedio del pico de *A. cyanocephala* es de 20 - 23 mm y el pico de *C. sordidus* varía entre 19.5 y 24.3 mm (Arizmendi *et al*, 2013), siendo 10 mm más cortos que la corola de *A. antirrhina* en esta población. Por lo que se esperaría que estas especies sean posibles polinizadores efectivos de las flores de este sitio. Sin embargo, estos colibríes no fueron observados en las flores en el sitio de estudio.

De igual forma el ancho de la corola, en *Achimenes antirrhina* presentó diferencias significativas entre poblaciones y una fuerte asociación con el CP2. Este, es otro rasgo clave en las plantas que presentan síndromes de polinización de colibríes. La visita de los colibríes tiende a ser más eficiente en flores angostas debido a que entre más angosta es la corola más precisa será la inserción del pico en ella y por lo tanto el contacto con los órganos reproductivos de la flor, ya que los animales se ven forzados a introducirse en su totalidad

con el fin de obtener la recompensa floral (Anderson & Johnson, 2008; Lagomarsino et al, 2017). Al ser este otro rasgo elemental para el éxito reproductivo de la planta, se esperaría que cambie igualmente según el ensamble de polinizadores locales.

Al igual que *A. antirrhina*, el largo y el ancho de la corola son caracteres significativamente distintos en las poblaciones de *A. patens*. Por esta razón, se podría pensar que en esta planta ocurren los mismos fenómenos de selección antes mencionados con la diferencia de que esta es una planta polinizada por mariposas. Uno de los visitantes florales más frecuentemente observado en este estudio, que se logró identificar, fue la especie de mariposa *Urbanus dorantes*. Se ha registrado que la proboscis de esta mariposa mide aproximadamente 16.7 mm (Kunte, 2007) lo que sobrepasa ligeramente el tamaño promedio del largo de la corola de la flor. Al ser la única especie de visitante que se registró, posiblemente esta mariposa es uno de los polinizadores principales de *A. patens* en estas dos poblaciones. Se ha reportado que los individuos del género *Urbanus* logran transportar el polen de una planta a otra ya que este se queda adherido a su proboscis (Pansarin & Amaral, 2008; Queiroz, 2009) y es posible que solamente la inserción de la misma sea suficiente para polinizar estas flores; por lo que el sobrepasar el largo de la corola de la flor no es un impedimento para que la planta se reproduzca. En este caso al haber observado el mismo polinizador en ambas poblaciones, no es posible justificar las diferencias morfológicas florales debido a diferencias en los ensambles de polinizadores locales.

De las tres especies de estudio, *A. patens* es la única que presentó un espolón desarrollado, por lo que es importante hacer énfasis en este carácter. En flores con síndrome de psicofilia, el espolón cumple una función de nectario; en el que el acceso al néctar es regulado por cambios en el largo del mismo (Whittall & Hodges, 2007; Boberg *et al*, 2014; Arangueren, Plachno, Stpiczynska & Miranda, 2018). Sin embargo, Roalson & Zimmer (2003) reportaron que en las especies del género *Achimenes* el nectario está ubicado en un anillo alrededor de la base del ovario y no está directamente asociado con el espolón. Además, al realizar cortes longitudinales en *A. patens* los autores no encontraron néctar en esta parte de la flor, por lo que no es un carácter que cumpla un papel importante en la reproducción de la planta. Con base en esto se podría pensar que la selección de este carácter se da más bien por deriva génica y no por la acción selectiva de los polinizadores (Kliman,

Sheehy & Schultz, 2008). Alternativamente, alargar el espolón permitiría incrementar el tamaño de la flor con fines de aumentar la atracción de polinizadores; hipótesis que debe ser puesta a prueba en futuros estudios.

El limbo de la corola se define como la parte extendida de la corola, o la distancia entre los márgenes de los pétalos inferior y superior de la flor (Galen, 1999) y es de los rasgos más conspicuos que le permite a los animales localizar una flor desde la distancia. Este carácter presentó diferencias significativas y una fuerte asociación con el Componente Principal 1 tanto en *A. patens* como en *A. flava*. Como se mencionó anteriormente, muchos de los caracteres que influyen directamente en la adecuación de la planta son los más susceptibles a presentar variaciones de tamaño. En este caso el limbo de la corola juega un papel importante en el éxito reproductivo de la flor puesto que muchos de los insectos polinizadores lo utilizan como pista de aterrizaje, como es el caso de la especie *Mandevilla tenuifolia* que presenta una serie de mecanismos florales que facilitan la polinización por mariposas, entre estos una delicada pista de aterrizaje para estos insectos (de Araújo, Quirino, & Machado, 2014). Mecanismo que podría ser similar al que presenta *A. patens* y es utilizado por las mariposas que la visitan.

Igualmente, el limbo de la corola puede ser utilizado como plataforma de aterrizaje por las abejas, como en el caso de *A. flava*. En esta especie, los insectos que visitan la flor también tienden a posarse sobre la misma para obtener la recompensa floral (Gómez & Perfectti, 2010). Al ser este otro rasgo moldeado por el comportamiento de los polinizadores y que presentó diferencias significativas entre las poblaciones de *A. flava*, se podría pensar que los cambios de tamaño del limbo de la corola en las diferentes poblaciones están sujetas a la selección de los insectos específicos de cada sitio. Específicamente en la población de Nayarit el limbo de la corola es de menor tamaño que el limbo de la población de Michoacán, tamaño que podría estar relacionado con la visita de halíctidos en esta población.

Uno de los caracteres de *Achimenes flava*, cuyas mediciones fueron significativamente diferentes entre poblaciones y se asoció al CP1 fue el ancho de la corola. A diferencia de las otras dos especies, *A. flava* es polinizada por abejas, las cuales después de posarse en el pétalo frontal tienen que insertar todo su cuerpo en la flor para poder llegar hasta el interior de la corola donde se encuentra la recompensa floral. En este acto las anteras y el estigma entran en contacto con la parte dorsal del tórax y el polen queda adherido al insecto que seguidamente visitará otras flores que serán polinizadas, tal como ocurre en otras especies de Gesneriáceas (San-Martin-Gajardo & Sazima, 2004). El comportamiento anterior se ha reportado igualmente en los insectos de la familia halictidae, los cuales fueron observados visitando las flores de la población nayaritense (Li *et al*, 2008). Al ser este es un rasgo tan importante para la eficiencia en la transferencia de polen, que además influye directamente en el ajuste funcional entre la planta y el polinizador, es de esperarse que sea versátil a cambios en su morfología (Gómez, Bosch & Perfectti, 2008; Sletvold & Ågren, 2010). Para esta especie los visitantes florales que seleccionan estos rasgos son las abejas del género *Centris sp*, junto con las abejas de la familia halictidae los cuales no lograron identificarse debido a su dificultad de captura. La variación del tamaño en este rasgo entre los dos sitios de muestreo -separados por aproximadamente 413 km- podría deberse igualmente a la variación en el ensamble de insectos locales. Sin embargo, esto debe ser evaluado con más observaciones y recolección de especímenes de polinizadores en cada sitio.

Así como existen caracteres que son importantes para el éxito reproductivo de las flores y son seleccionados por los polinizadores, existen otros que no sufren presiones de selección fuertes por lo que no presentan cambios fenotípicos (Futuyma, 2005). En las tres especies de estudio se encontró que varios de los rasgos medidos no presentaron diferencias morfológicas significativas. Estos rasgos no fueron los mismos en las tres especies. Específicamente, en *A. antirrhina* los rasgos que no cambiaron fueron el ancho de la apertura de la corola y el limbo de la misma. En *A. flava* los que no cambiaron fueron el largo de la corola, el ancho de la apertura de la corola, el largo del pétalo frontal y el largo del espolón. Para el caso de *A. patens* los rasgos que no cambiaron fueron el ancho de la apertura de la corola y el largo del pétalo frontal. Al no presentar ningún cambio, se podría pensar que estos caracteres reflejan la ancestría común de las poblaciones de cada especie y que al ser rasgos que no son esenciales para el éxito reproductivo de la planta no hayan sufrido presiones de

selección fuertes que provoquen cambios fenotípicos (Futuyma, 2005).

Modificaciones en el paisaje pueden provocar alteraciones en las interacciones inter-específicas de muchos organismos, como plantas y polinizadores. Se ha demostrado que tanto la pérdida de hábitat como la fragmentación del paisaje producen un efecto negativo en el éxito reproductivo de las plantas. Estos efectos negativos perjudican directamente a la comunidad de los polinizadores (Taki, Kevan & Ascher, 2007; Dauber *et al*, 2010). Es así como la alteración del paisaje puede provocar cambios tanto en la densidad de plantas, como en la densidad de polinizadores, en su comportamiento y por lo tanto modificar las tasas de visita (Dauber *et al*, 2010; Hadley & Betts, 2012). Los sitios de muestreo de este estudio no forman parte de un continuo de bosque si no que son lugares perturbados, como orillas de carreteras o senderos de áreas sin ninguna categoría de manejo que los proteja; incluso el Parque Nacional La Tzararacua está embebido en una matriz agrícola y urbana que lo convierte en un parche de bosque aislado. Por lo que esta puede ser una de las posibles explicaciones de la baja tasa de visitantes florales obtenida en este estudio.

Sumado a esto, la tasa de visitas puede verse afectada por el volumen y la concentración de néctar en la flores. Gracias a estos dos parámetros se calcula el aporte energético del néctar, parámetros que están directamente relacionados con la abundancia de polinizadores y por lo tanto de visitas florales en algunos ecosistemas (Potts *et al*, 2004). Se ha demostrado que un aumento en la tasa de visitas es proporcional a un aumento en la producción de néctar (Valois-Cuesta, Soriano & Ornelas, 2011; Mallinger & Prasifka, 2017), por lo que esta podría ser otra causa de la baja tasa de visitas; ya que la producción de néctar en plantas del género *Achimenes* es bastante baja (Martén-Rodríguez, 2018; comun. pers).



## 6. Conclusiones

En este estudio se encontró que dependiendo de la especie algunos de los caracteres florales presentan variación interpoblacional en su morfología dependiendo de su ubicación geográfica. La divergencia en algunos caracteres morfológicos florales en las poblaciones de cada especie, sugiere la existencia de ecotipos de polinización. Los rasgos que presentaron diferencias significativas, están involucrados directamente en el éxito reproductivo de la planta, rasgos que podrían estar asociados con la presión selectiva de los visitantes florales de cada población. Sin embargo, el ensamble de polinizadores varió muy poco entre las diferentes poblaciones y las tasas de visita registradas en cada población fueron bajas. Por lo que no se puede afirmar con certeza que los cambios en los caracteres morfológicos se deben únicamente a las presiones de selección de los ensambles locales.

## 7. Recomendaciones

- Para futuros estudios se recomienda tomar en cuenta los factores microclimáticos (temperatura, precipitación) y edáficos (tipo de suelo y nutrientes) con el fin de determinar qué tanto pueden influir estas variables en la morfología floral e inclusive en la tasa de visitas de estas especies (Cosacov, Coccuci & Sérsic, 2013).
- Por otro lado se recomienda para futuras investigaciones realizar la prueba de Mantel en las tres especies del género *Achimenes*, con el fin de comprender mejor cómo varía la estructura genética ligada a los caracteres florales de las distintas poblaciones en relación con su distribución geográfica (Diniz-Filho *et al*, 2013).
- Este género de Gesneriaceae se caracteriza por tener un sistema de apareamiento mixto, ya que las plantas se reproducen tanto sexual como asexualmente y este último por medio de rizomas que producen clones. Por lo que para futuros estudios se recomienda realizar análisis genéticos poblacionales en las tres especies de *Achimenes* con el fin de asociar la composición genética de cada individuo y su expresión fenotípica (Nosil, 2012).

- Se recomienda igualmente medir la cantidad y la riqueza del néctar (concentración de azúcar) de las flores en cada zona, pues esta recompensa es primordial como atrayente primario a los diversos polinizadores (Valois-Cuesta, Soriano & Ornelas, 2011; Mallinger & Prasifka, 2017).

- Por otro lado, en futuros trabajos se recomienda considerar un mayor número de poblaciones e individuos por población, coleccionar especímenes en campo y realizar observaciones durante una mayor cantidad de tiempo con el fin de obtener resultados más representativos de este tipo de mediciones (Nattero, Sérsic & Cocucci, 2011; Boberg *et al*, 2014; Newman, Manning & Anderson, 2014).

- Por otra parte, se recomienda para futuros estudios realizar observaciones a nivel de paisaje con ayuda de Sistemas de Información Geográfica, con el fin de relacionar la riqueza y la abundancia de polinizadores con el grado de perturbación tanto del parche de bosque donde se encuentre la población observada como del grado de fragmentación de la matriz en la que se encuentre dicho parche y evaluar las consecuencias de estas perturbaciones en el éxito reproductivo de las plantas (Dauber *et al*, 2010; Taki *et al*, 2010).

- Las especies del género *Achimenes* poseen un gran potencial ornamental (Becker, 2008; Roalson & Roberts, 2018), por lo que sería importante fomentar su uso en los distintos sitios de muestreo de este estudio. Dicha práctica provocaría un aumento en la diversidad de polinizadores en paisajes agrícolas y en consecuencia una mejora en la producción de estos cultivos (Blaauw & Isaacs, 2014). Además se le daría un uso adicional a los recursos florales de la zona; es importante hacer énfasis en esto, ya que al promover el uso de plantas nativas se estarían reforzando las redes locales de planta-polinizador; las cuales muchas veces se ven afectadas por el creciente uso de especies de plantas introducidas (Morales & Traveset, 2009).

- Puesto que el declive de polinizadores tiene un impacto directo en la producción de cultivos existe un mayor interés en la restauración de este servicio en los agroecosistemas (Carvell *et al.*, 2007; Winfree, 2008). Sin embargo, no se le ha dado la suficiente importancia a la restauración de este servicio ecosistémico en áreas naturales que han sido degradadas (Hendry, 2011). Para lograrlo es necesario conocer la comunidad de polinizadores del sitio a restaurar o por lo menos parte de ella, ya que esto permitirá saber con certeza qué tipo de plantas proveerán los recursos alimenticios de dicha comunidad. Esto no sólo ayudará a sostener a la comunidad de polinizadores si no que también asegurará la supervivencia de la comunidad vegetal del lugar (Hendry, 2011). Es así como la información obtenida a partir de este estudio, podría ser utilizada para restaurar de una forma integral los diferentes sitios en los que se encuentran estas especies.

- Las tres especies del género *Achimenes* crecen principalmente sobre paredones con abundante humedad o asociados a algún cuerpo de agua. Al saber que en un sitio dado existen interacciones tan estrechas entre las plantas y sus polinizadores y que estas interacciones afectan diversas asociaciones mutualistas, es de suma importancia utilizar esta información como base para plantear estrategias de conservación de estos hábitats específicos (Kaiser-Bunbury & Blüthgen, 2015). En este caso gracias a la información obtenida a partir de este estudio se podrían plantear estrategias no solo para conservar las interacciones ecológicas, sino también para conservar sitios que pasan desapercibidos como los paredones.

Estas recomendaciones evidencian que estudios básicos en biología reproductiva de plantas pueden fomentar el desarrollo de futuros estudios en diferentes ramas de la biología. Estudios que van desde los niveles más básicos, como la bioquímica del néctar y de diversidad genética hasta lo niveles más altos como la ecología del paisaje o la restauración. De igual forma, la información producida a partir de este tipo de trabajo puede llegar a tener impacto en importantes decisiones de manejo, conservación e incluso económicas (Cuadro 7, Anexos).

## Referencias Bibliográficas

- Alexandre, H., Vrignaud, J., Mangin, B., & Joly, S. (2015). Genetic architecture of pollination syndrome transition between hummingbird-specialist and generalist species in the genus *Rhytidophyllum* (Gesneriaceae). *PeerJ*, 3, e1028.
- Arangueren, Y., B. J. Plachno, M. Stpiczynska, V. F. O. Miranda. 2018. Reproductive biology and pollination of the carnivorous *Genlisea violacea* (Lentibulariaceae). *Plant Biology* 20: 591–601.
- Arizmendi Arriaga, M. D. C. (2014). *Colibríes de México y Norteamérica, Hummingbirds of Mexico and North America/María del Coro Arizmendi y Humberto Antonio Berlanga García* (No. 598.899 A7.).
- Arizmendi, M. d. C., C. I. Rodríguez-Flores, C. A. Soberanes-González, and T. S. Schulenberg (2013). Dusky Hummingbird (*Cynanthus sordidus*), version 1.0. In Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, Editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/nb.dushum1.01>
- Ashworth, L., Aguilar, R., Martén-Rodríguez, S., Lopezaraiza-Mikel, M., Avila-Sakar, G., Rosas-Guerrero, V. & Quesada, M. "Pollination syndromes: a global pattern of convergent evolution driven by the most effective pollinator." *Evolutionary biology: biodiversification from genotype to phenotype*. Springer, Cham, 2015. 203-224.
- Anderson, B., & Johnson, S. D. (2008). The geographical mosaic of coevolution in a plant–pollinator mutualism. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 62(1), 220-225.

- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38, 567-593.
- Becker, J. 2008. The Gesneriad Register 2008: Achimenes. The Gesneriad Society, Inc
- Berger, A., Clark, J. J., & Weber, A. (2015). *Besleria macropoda* (Gesneriaceae): lectotypification, distribution, functional epiphyllly and discordant fruit morphology of a rare Costa Rican endemic. *Phytotaxa*, 233(2), 139-152.
- Blaauw, B. R., & Isaacs, R. (2014). Flower plantings increase wild bee abundance and the pollination services provided to a pollination-dependent crop. *Journal of Applied Ecology*, 51(4), 890-898
- Boberg, E., Alexandersson, R., Jonsson, M., Maad, J., Ågren, J., & Nilsson, L. A. (2014). Pollinator shifts and the evolution of spur length in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Annals of Botany*, 113(2), 267-275.
- Camargo, E., Rodrigues, L. D. C., & Araujo, A. C. (2011). Pollination biology and reproduction of *Seemannia sylvatica* (Kunth) Hanstein (Gesneriaceae) in the Serra da Bodoquena National Park, Mato Grosso do Sul. *Biota Neotropica*, 11(4), 125-130.
- Case, T. J., & Taper, M. L. (2000). Interspecific competition, environmental gradients, gene flow, and the coevolution of species' borders. *The American Naturalist*, 155(5), 583-605.
- Carvell, C., Meek, W. R., Pywell, R. F., Goulson, D., & Nowakowski, M. (2007). Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumble bee abundance and diversity on arable field margins. *Journal of applied ecology*, 44(1), 29-40.
- Cosacov, A., Cocucci, A. A., & Sérsic, A. N. (2013). Geographical differentiation in floral traits across the distribution range of the Patagonian oil-secreting *Calceolaria polyrhiza*:

do pollinators matter?. *Annals of botany*, 113(2), 251-266.

Cédulas de Información Básica para Centro Estratégicos Comunitarios (CIBCEC) (2003).  
Ficha 180090086: Mesa Del Nayar, Ubicación y Ambiente. Unidad de Microregiones  
Dirección de Análisis Territorial.

Dafni, A., Kevan, P. G. & Husband, B. C. (eds) (2005) Practical pollination biology.  
Enviroquest Ltd. Cambridge, Ontario.

Darwin, C. R. 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are  
fertilized by insects. John Murray, London

Dauber, J., Biesmeijer, J. C., Gabriel, D., Kunin, W. E., Lamborn, E., Meyer, B., ... & Settele,  
J. (2010). Effects of patch size and density on flower visitation and seed set of wild  
plants: a pan-European approach. *Journal of Ecology*, 98(1), 188-196.

de Araújo, L. D. A., Quirino, Z. G. M., & Machado, I. C. (2014). High specialisation in the  
pollination system of *Mandevilla tenuifolia* (JC Mikan) Woodson (Apocynaceae) drives  
the effectiveness of butterflies as pollinators. *Plant Biology*, 16(5), 947-955.

Diniz-Filho, J. A. F., Soares, T. N., Lima, J. S., Dobrovolski, R., Landeiro, V. L., Telles, M.  
P. D. C., ... & Bini, L. M. (2013). Mantel test in population genetics. *Genetics and  
molecular biology*, 36(4), 475-485.

Faegri, K., & Van Der Pijl, L. (1978). *The Principles of Pollination Ecology*, 3rd Edition.  
Inglaterra: Pergamon Press.

Ferreira, P. A., & Viana, B. F. (2010). Pollination biology of *Paliavana tenuiflora*  
(Gesneriaceae: Sinningeae) in Northeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 24(4), 972-  
977.

Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. (2004).

Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 375-403.

Futuyma, D. J. (2005). *Evolution*. Nueva York : State University of New York at Stony Brook. Sinauer Associates, Inc.

Hanan-Alipi, A. M., Mondragón-Pichardo, J. & Vibrans, H. (2009). Malezas de México, Ficha-*Achimenes antirrhina*. Fecha de acceso: 7 de mayo 2018. <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/gesneriaceae/achimenes-antirrhina/fichas/ficha.htm>

Harder, L. D., & Johnson, S. D. (2009). Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytologist*, 183(3), 530-545.

Herrera, C.M., Castellanos, M.C., Medrano, M., 2006. Geographical context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. In: Harder, L.D., Barrett, S.C.H. (Eds.), *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press, Oxford, pp. 278e294.

Holsinger, K. E., & Weir, B. S. (2009). Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting  $F_{ST}$ . *Nature Reviews Genetics*, 10(9), 639.

Instituto Nacional para la Evaluación de la Educación (INEE) (2014). Documentos Institucionales. Informe de la Consulta Previa, Libre e Informada Sobre la Evaluación de la Educación: Mesa del Nayar, Nayarit. México.

Johnson, S. (2006). Pollinator-driven speciation in plants. En Harder, L. & Barret, S. *Ecology and evolution of flowers* (Pp 300 – 301). Oxford: Oxford University Press.

Kaiser-Bunbury, C. N., & Blüthgen, N. (2015). Integrating network ecology with applied conservation: a synthesis and guide to implementation. *AoB Plants*, 7.

- Kay, K. M., & Sargent, R. D. (2009). The role of animal pollination in plant speciation: integrating ecology, geography, and genetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 637-656.
- Kliman, R., Sheehy, B. & Schultz, J. (2008) Genetic Drift and Effective Population Size. *Nature Education* 1(3):3
- Koh, I., Lonsdorf, E. V., Williams, N. M., Brittain, C., Isaacs, R., Gibbs, J., & Ricketts, T. H. (2016). Modeling the status, trends, and impacts of wild bee abundance in the United States. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(1), 140-145.
- Kriebel Haehner, R. (2006). Gesneriáceas de Costa Rica. *Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.*
- Galen, C. (1999). Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience*, 49(8), 631-640.
- Gallai, N., Salles, J. M., Settele, J., & Vaissière, B. E. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological economics*, 68(3), 810-821.
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., ... & Bartomeus, I. (2013). Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *science*, 339(6127), 1608-1611.
- Gómez Reyes, V. M. (2015). Micocenosis del Parque Nacional Barranca de Cupatitzio, México. (Tesis doctoral, Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental: Área de Botánica, Universidad e León, España). Recuperada de [http://buleria.unileon.es/xmlui/bitstream/handle/10612/4238/tesis\\_eb0206.PDF?sequence=1](http://buleria.unileon.es/xmlui/bitstream/handle/10612/4238/tesis_eb0206.PDF?sequence=1).
- Gomez, J. M., Bosch, J., Perfectti, F., Fernández, J. D., Abdelaziz, M., & Camacho, J. P. M.



- (2008). Spatial variation in selection on corolla shape in a generalist plant is promoted by the preference patterns of its local pollinators. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1648), 2241-2249.
- Gómez, J. M., & Perfectti, F. (2010). Evolution of complex traits: the case of *Erysimum* corolla shape. *International Journal of Plant Sciences*, 171(9), 987-998.
- Gomulkiewicz, R., Drown, D. M., Dybdahl, M. F., Godsoe, W., Nuismer, S. L., Pepin, K. M., Ridenhour B.J., Smith, C. I. & Yoder, J. B. (2007). Dos and don'ts of testing the geographic mosaic theory of coevolution. *Heredity*, 98(5), 249-258.
- González-Varo, J. P., Biesmeijer, J. C., Bommarco, R., Potts, S. G., Schweiger, O., Smith, H. G., ... & Vilà, M. (2013). Combined effects of global change pressures on animal-mediated pollination. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(9), 524-530.
- Hadley, A. S., & Betts, M. G. (2012). The effects of landscape fragmentation on pollination dynamics: absence of evidence not evidence of absence. *Biological Reviews*, 87(3), 526-544.
- Harder, L. D., & Johnson, S. D. (2009). Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytologist*, 183(3), 530-545.
- Hendry, A. P., Kinnison, M. T., Heino, M., Day, T., Smith, T. B., Fitt, G., ... & Gilchrist, G. (2011). Evolutionary principles and their practical application. *Evolutionary Applications*, 4(2), 159-183.
- Herrera, C. M., Castellanos, M. C., & Medrano, M. (2006). Geographical context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. In Harder, L., D. & Barrett, S., C., H. *Ecology and evolution of flowers*, 278-294.
- Howell, Steve N.G. (2002) *Hummingbirds of North America: the photographic guide*: 70. Academic Press.

- Kay, K. M., & Sargent, R. D. (2009). The role of animal pollination in plant speciation: integrating ecology, geography, and genetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 637-656.
- Kim, W., Peaudecerf, F., Baldwin, M. W., & Bush, J. W. (2012). The hummingbird's tongue: a self-assembling capillary syphon. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20121837.
- Kimmins, K. (2012). Gloxinias, Violetas Africana y otras Gesneriaceas. En Larson, R. A. (Ed.). *Introduction to floriculture*. North Carolina State: Elsevier.
- Kriebel Haehner, R. (2006). Gesneriáceas de Costa Rica. Heredia CR: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio).
- Kunte, K. (2007). Allometry and functional constraints on proboscis lengths in butterflies. *Functional Ecology*, 21(5), 982-987.
- Lagomarsino, L. P., Forrestel, E. J., Muchhala, N., & Davis, C. C. (2017). Repeated evolution of vertebrate pollination syndromes in a recently diverged Andean plant clade. *Evolution*.
- Lautenbach, S., Seppelt, R., Liebscher, J., & Dormann, C. F. (2012). Spatial and temporal trends of global pollination benefit. *PLoS one*, 7(4), e35954.
- Leibman, L., Rowe, A., Koski, M. H., & Galloway, L. F. (2018). Populations with greater flexibility in floral traits modify mating system in response to the pollinator environment. *Functional Ecology*, 32(6), 1457-1466.
- Lever, J. J., Nes, E. H., Scheffer, M., & Bascompte, J. (2014). The sudden collapse of pollinator communities. *Ecology letters*, 17(3), 350-359.

- Li, P., Luo, Y., Bernhardt, P., Kou, Y., & Perner, H. (2008). Pollination of *Cypripedium plectrochilum* (Orchidaceae) by *Lasioglossum* spp.(Halictidae): the roles of generalist attractants versus restrictive floral architecture. *Plant biology*, *10*(2), 220-230.
- López-Moreno, A. E., Rheubert, J. L., Pérez-Almazán, C., Granados-González, G., Hernández-Hernández, L. E., Gribbins, K. M., & Hernández-Gallegos, O. (2016). Ciclo reproductor de las hembras y tamaño de nidada de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en Tonatico, Estado de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, *87*(4), 1336-1341.
- Mallinger, R. E., & Prasifka, J. R. (2017). Bee visitation rates to cultivated sunflowers increase with the amount and accessibility of nectar sugars. *Journal of Applied Entomology*, *141*(7), 561-573.
- Martén-Rodríguez, S., & Fenster, C. B. (2008). Pollination ecology and breeding systems of five *Gesneria* species from Puerto Rico. *Annals of Botany*, *102*(1), 23-30.
- Martén-Rodríguez, S., Almarales-Castro, A., & Fenster, C. B. (2009). Evaluation of pollination syndromes in Antillean Gesneriaceae: evidence for bat, hummingbird and generalized flowers. *Journal of Ecology*, *97*(2), 348-359.
- Martén-Rodríguez, S., Kress, W. J., Temeles, E. J., & Meléndez-Ackerman, E. (2011). Plant–pollinator interactions and floral convergence in two species of *Heliconia* from the Caribbean Islands. *Oecologia*, *167*(4), 1075-1083.
- Martén-Rodríguez, S., Quesada, M., Castro, A. A., Lopezaraiza-Mikel, M., & Fenster, C. B. (2015). A comparison of reproductive strategies between island and mainland Caribbean Gesneriaceae. *Journal of Ecology*, *103*(5), 1190-1204.
- Menz, M. H., Phillips, R. D., Winfree, R., Kremen, C., Aizen, M. A., Johnson, S. D., & Dixon, K. W. (2011). Reconnecting plants and pollinators: challenges in the restoration

- of pollination mutualisms. *Trends in plant science*, 16(1), 4-12.
- Miller, C. T., & Bridgen, M. P. (2010). Effects of Storage Period on Growth and Development in Five Achimenes Cultivars. *HortTechnology*, 20(2), 377-380.
- Morales, C. L., & Traveset, A. (2009). A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecology letters*, 12(7), 716-728.
- Morandin, L. A., & Kremen, C. (2013). Hedgerow restoration promotes pollinator populations and exports native bees to adjacent fields. *Ecological Applications*, 23(4), 829-839.
- Nattero, J., & Cocucci, A. A. (2007). Geographical variation in floral traits of the tree tobacco in relation to its hummingbird pollinator fauna. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90(4), 657-667.
- Nattero, J., Sérsic, A. N., & Cocucci, A. A. (2011). Geographic variation of floral traits in *Nicotiana glauca*: relationships with biotic and abiotic factors. *Acta oecologica*, 37(5), 503-511.
- Newman, E., Manning, J., & Anderson, B. (2014). Matching floral and pollinator traits through guild convergence and pollinator ecotype formation. *Annals of Botany*, 113(2), 373-384.
- Nosil, P. (2012). *Ecological speciation*. Oxford University Press. UK
- Nuismer, S. L., Thompson, J. N., & Gomulkiewicz, R. (1999). Gene flow and geographically structured coevolution. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1419), 605-609.
- Pansarin, E. R., & Amaral, M. D. C. E. D. (2008). Reproductive biology and pollination

- mechanisms of *Epidendrum secundum* (Orchidaceae). Floral variation: a consequence of natural hybridization?. *Plant Biology*, 10(2), 211-219.
- Pauw, A., Stofberg, J., & Waterman, R. J. (2009). Flies and flowers in Darwin's race. *Evolution*, 63(1), 268-279.
- Pellissier, L., Alvarez, N., & Guisan, A. (2012). Pollinators as drivers of plant distribution and assemblage into communities. En Patiny, S, (Ed), *Evolution of Plant-Pollinator Relationships. Systematics Association Special Volume Series* (pp.392-413). England: Cambridge University Press.
- Perret, M., Chautems, A., De Araujo, A. O., & Salamin, N. (2013). Temporal and spatial origin of Gesneriaceae in the New World inferred from plastid DNA sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(1), 61-79.
- Potts, S. G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H. T., Aizen, M. A., Biesmeijer, J. C., Breeze, T. D., ... & Vanbergen, A. J. (2016). Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, 540(7632), 220-229.
- Pureco Ornelas, J. A. (2016). El agua del río Cupatitzio: la vertebración de una comarca socioeconómica en el centro de Michoacán. *Región y sociedad*, 28(67), 121-150.
- Quiroz, J. A. (2009). Esfingofilia e polinização por engano em *Aspidosperma pyriforme* Mart., uma Apocynaceae arbórea endêmica de caatinga (tesis de Maestría). Centro de Ciencias Biológicas de la Universidad de Pernambuco, Brasil.
- Ramírez Roa, M. A. D. L. P. (1987). *Revisión de Achimenes (Gesneriaceae)* (Tesis doctoral). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Roalson, E. H., & Roberts, W. R. (2016). Distinct processes drive diversification in different clades of Gesneriaceae. *Systematic biology*, syw012.

- Roberts, W. R., & Roalson, E. H. (2017). Comparative transcriptome analyses of flower development in four species of *Achimenes* (Gesneriaceae). *BMC genomics*, *18*(1), 240.
- Roberts, W. R., & Roalson, E. H. (2018). Phylogenomic analyses reveal extensive gene flow within the magic flowers (*Achimenes*). *American Journal of Botany*.
- Roalson, E. H., Skog, L. E., & Zimmer, E. A. (2003). Phylogenetic relationships and the diversification of floral form in *Achimenes* (Gesneriaceae). *Systematic botany*, *28*(3), 593-608.
- Rosas-Guerrero, V., Aguilar, R., Martén-Rodríguez, S., Ashworth, L., Lopezaraiza-Mikel, M., Bastida, J. M., & Quesada, M. (2014). A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators?. *Ecology Letters*, *17*(3), 388-400.
- Ruxton, G. D. (2006). The unequal variance t-test is an underused alternative to Student's t-test and the Mann–Whitney U test. *Behavioral Ecology*, *17*(4), 688-690.
- Salas, M. C., Verdejo, M. M., Sánchez, A., Guzmán, M., Valenzuela, J. L., & Montero, J. L. (2012). Vertical Gardening. Adaptation of Hydroponic Systems and Ornamental Species. In XXVIII International Horticultural Congress on Science and Horticulture for People (IHC2010): International Symposium on 937 (pp. 1153-1160).
- Salinas, M. F., Arroyo, M. T., & Armesto, J. J. (2010). Epiphytic Growth Habits of Chilean Gesneriaceae And the Evolution of Epiphytes Within the Tribe Coronanthereae<sup>1</sup>. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *97*(1), 117-127.
- San Martin-Gajardo, I., & Sazima, M. (2004). Non-Euglossine Bees also Function as Pollinators of *Sinningia* Species (Gesneriaceae) in Southeastern Brazil. *Plant Biology*, *6*(4), 506-512.
- Scheper, J., Holzschuh, A., Kuussaari, M., Potts, S. G., Rundlöf, M., Smith, H. G., & Kleijn,

- D. (2013). Environmental factors driving the effectiveness of European agri-environmental measures in mitigating pollinator loss—a meta-analysis. *Ecology letters*, *16*(7), 912-920.
- Secretaría de Gobierno (SEGOB) (2016). Atlas de Riesgo del Municipio de Tonicato (2016-2018). Dirección General de Protección Civil del Estado de México, Ayuntamiento de Tonicato, Gobierno del Estado de México.
- Sletvold, N., & Ågren, J. (2010). Pollinator-mediated selection on floral display and spur length in the orchid *Gymnadenia conopsea*. *International Journal of Plant Sciences*, *171*(9), 999-1009.
- Taki, H., Kevan, P. G., & Ascher, J. S. (2007). Landscape effects of forest loss in a pollination system. *Landscape Ecology*, *22*(10), 1575-1587.
- Taki, H., Okabe, K., Yamaura, Y., Matsuura, T., Sueyoshi, M., Makino, S. I., & Maeto, K. (2010). Effects of landscape metrics on Apis and non-Apis pollinators and seed set in common buckwheat. *Basic and Applied Ecology*, *11*(7), 594-602.
- Thompson, J. N. (1994). *The coevolutionary process*. Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Thompson, J. N. (1999). Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *the american naturalist*, *153*(S5), S1-S14.
- Thompson, J. N., & Cunningham, B. M. (2002). Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature*, *417*(6890), 735-738.
- Thompson, J. N. (2005). *The geographic mosaic of coevolution*. University of Chicago Press.
- Tucker, A. O., Vrugtman, F., Kunst, S. G., Hatch, L. C., & Zanoni, T. A. (2000). Cultivar checklists for ornamental plants. *Ann Arbor*, *1001*, 48103.

- Valois-Cuesta, H., Soriano, P. J., & Ornelas, J. F. (2011). Asymmetrical legitimate pollination in distylous *Palicourea demissa* (Rubiaceae): the role of nectar production and pollinator visitation. *Journal of Tropical Ecology*, 27(4), 393-404.
- Vallejo-Marín, M., Dorken, M. E., & Barrett, S. C. (2010). The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 193-213.
- Winfree, R. (2008) Pollinator-dependent crops: an increasingly risky business. *Curr. Biol.* 18, R968–R969
- Whittall, J. B., & Hodges, S. A. (2007). Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. *Nature*, 447(7145), 706.
- Yamamoto, M., da Silva, C. I., Augusto, S. C., Barbosa, A. A. A., & Oliveira, P. E. (2012). The role of bee diversity in pollination and fruit set of yellow passion fruit (*Passiflora edulis* forma *flavicarpa*, Passifloraceae) crop in Central Brazil. *Apidologie*, 43(5), 515-526.
- Zacarías Eslava, Y. (2009). Composición y estructura del bosque templado de Santa Catarina ixtepeji, Oaxaca, a lo largo de un gradiente altitudinal. (Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad-Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, México). Recuperada de <http://tesis.ipn.mx/bitstream/handle/123456789/2736/ZACARIASESLAVA.pdf?sequence=1>
- Zhang F, Hui C, Pauw A. 2013. Adaptive divergence in Darwin's race: howco- evolution can generate trait diversity in a pollination system. *Evolution* 67: 548-560.



## Anexos

Recomendaciones	Ecología básica	Bioquímica	Métodos	Genética	Ecología aplicada	Ecología del paisaje	Manejo	Conservación
Factores abióticos	X					X	X	
Reproducción asexual	X			X			X	
Néctar	X	X						
Prueba de Mantel			X	X				X
Análisis con SIG			X		X	X	X	X
Restauración ecológica	X		X		X		X	X
Hábitats subestimados	X						X	X
Potencial ornamental							X	X

Cuadro 7. Importancia de los estudios de biología reproductiva en otras disciplinas.

Cuadro 8. Información taxonómica de las especies de estudios

División	Orden	Familia	Género	Especie
Magnoliophyta	Lamiales	Gesneriaceae	<i>Achimenes</i>	<i>Achimenes antirrhina</i>
				<i>Achimenes flava</i>
				<i>Achimenes patens</i>

## **Glosario**

**Corola :** conjunto de pétalos de una flor

**Espolón:** órgano o parte de órganos foliares que sobresale hacia el exterior desde la base de la corla o del cáliz. Usualmente alberga nectarios.

**Infundibiliforme (flor):** flores presentan un tubo gradualmente ampliado en forma de embudo y con limbo expandido.

**Hipocrateriforme (flor):** flores presentan un tubo cilíndrico o ligeramente ampliado hacia el limbo, esbelto y con un limbo muy expandido.

**Limbo de la corla :** parte extendida de la corola o distancia entre los márgenes de los pétalos inferior y superior de la flor.

**Tubular (flor):** flores presentan un tubo cilíndrico y un limbo reducido