



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD IZTAPALAPA
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

**“Variación intrainflorescencia en caracteres florales y reproductivos de
Conopholis alpina (Orobanchaceae): ¿efecto de la competencia por recursos
o de la arquitectura?”**

TESIS
QUE PRESENTA

Biól. Itzel Lizbeth Castillo Sánchez
Matrícula 2183801650

PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN BIOLOGÍA

Codirector: Dr. Pedro Luis Valverde Padilla
Codirectora: Dra. Dulce María Figueroa Castro

Jurado: Dra. Paula Szenski Correa
Jurado: M. en C. Fernando Vite González
Jurado: Dr. Eduardo Cuevas García
Jurado: Dr. Francisco José Gutiérrez Mendieta

Iztapalapa, Ciudad de México, junio 2021

La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Postgrados de Calidad del CONACYT con la categoría de Consolidado.

Declaración de originalidad

La que suscribe Itzel Lizbeth Castillo Sánchez, alumna del posgrado Maestría en Biología, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa y autor(a) de la tesis o idónea comunicación de resultados titulada: "Variación intrainflorescencia de *Conopholis alpina* (Orobanchaceae): ¿efecto de la competencia por recursos o de la arquitectura?",

Declaro que:

1. La tesis o idónea comunicación de resultados que presento ante H. Jurado para lo obtención del grado de Maestra en Biología es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis o idónea comunicación de resultados no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autoral y fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de la misma, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el 19 de abril del 2021.

Atentamente



Itzel Lizbeth Castillo Sánchez

El jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó
BIÓL. Itzel Lizbeth Castillo Sánchez
El día 21 de abril del año de 2021.

Comité Tutoral y Jurado

Tutor: Dr. Pedro Luis Valverde Padilla

Tutor: Dra. Dulce María Figueroa Castro

Asesor: M. en C. Fernando Vite González

Sinodal: Dra. Paula Sonsenski Correa

Sinodal: Dr. Eduardo Cuevas García

Sinodal: Dr. Francisco José Gutiérrez Mendieta

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada para poder realizar este proyecto de tesis de Maestría.

A mi comité tutorial por todo el esfuerzo y dedicación otorgado al proyecto, a pesar de todos los cambios y la incertidumbre; al Dr. Pedro Luis Valverde Padilla por el tiempo concedido a la mejora del proyecto y la gran disposición; a la Dra. Dulce María Figueroa Castro por toda la contribución y el apoyo para el proyecto, mi formación y mi persona; y al M. en C. Fernando Vite González por todo lo enseñado y sugerido. Por todo su apoyo siempre.

A mis sinodales, Dr. Eduardo Cuevas, Dra. Paula Sosenski y Dra. Rocío Santos por el tiempo dedicado a la revisión de este trabajo, sus comentarios, sugerencias, dudas y aportes que mejoraron esta tesis.

A la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, a la Maestría en Biología y a mis profesores por seguir formándome como bióloga y poder desarrollar este proyecto aún con las condiciones tan complicadas.

A la Dra. Dulce María Figueroa-Castro, Dr. Pedro Luis Valverde Padilla, M. en C. Fernando Vite González, Biól. Arelee Muñoz, Alicia Elvira, Osvaldo Jiménez y Sr. Mario, por su acompañamiento y apoyo en las colectas en el campo.

A la familia Montiel por las facilidades y ayuda para realizar las colectas.

A la comunidad de Santa Catarina Lachatao, en especial a los señores Telesforo Ramírez y Abel Ruíz, por las atenciones prestadas para la realización del proyecto y la conclusión de la toma de mediciones a pesar de la situación.

A Erika Chico Juárez y Tanya Rojas Sierra por el apoyo en la separación de anteras, disección de ovarios y conteos de óvulos.

A los miembros del laboratorio de Ecofisiología de la UAM, en especial a la Dra. Claudia Barbosa por permitirme usar sus instalaciones y equipo, así como por las técnicas enseñadas.

Al laboratorio de Interacciones Ecológicas de la BUAP y a sus integrantes, por permitirme usar las instalaciones y equipo; pero sobre todo por su apoyo y aporte intelectual, sus enseñanzas, opiniones, sugerencias, dudas y fortalezas fueron una parte importante para poder concluir esta etapa.

AGRADECIMIENTOS ESPECIALES

A mis padres, por quererme, enseñarme a no rendirme, a trabajar en lo que quiero y por confiar en mis decisiones y apoyarlas, aunque a veces no entiendan lo que hago siempre me dan todo su cariño; se que ha sido un proceso complicado y largo pero les agradezco todo lo que hicieron por mí. Los quiero.

A mis hermanas, por escucharme sin tratar de entenderme y ser parte de cada etapa. Las quiero.

A Osvaldo, por ser un soporte muy importante en todos los aspectos de mi vida, siempre inspirarme a querer más, recordarme lo importante que es seguir trabajando y enseñarme que todo lo que hacemos debe ser con amor y dedicación, pero sobre todo sin romper nuestra ideología. Es un camino que iniciamos juntos y seguiremos recorriendo así. Te admiro y te amo.

A Josefina Montiel y Roxana Jiménez, por su apoyo y cariño, que no suele ser expresado con palabras, pero que siempre se siente.

A Mariel, por siempre confiar en mí y en todo lo que sé, nunca has dudado de lo que soy y a pesar de todo siempre apoyas lo que hago. Te quiero.

A mis amigos, en especial a Camila y Viani, por apoyarme, escucharme, aconsejarme y sobre todo nunca dejarme; sin ustedes esta nueva etapa no hubiera sido tan amena, feliz y de mucho crecimiento. Les quiero.

A todos los que ya no están, Oscar, Juana, Damián, Arturo, Benita, Ángeles, fueron una parte fundamental de mi vida, me llenaron de enseñanzas y mucha inspiración. Nunca dejaron de estar presentes en mis pensamientos.

A mis compañeros de la maestría, por ser una parte importante de este proceso, compartir experiencias y aprendizajes fue indispensable. Les deseo los mayores éxitos siempre.

A todos los que formaron parte de esta etapa y que por alguna razón olvide, gracias.

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Antecedentes	5
Variación intraindividual	5
Variación intrainflorescencia	6
<i>Evidencias experimentales para explicar la variación intrainflorescencia</i>	9
<u>Hipótesis de competencia por recursos</u>	<u>9</u>
<u>Hipótesis de la arquitectura</u>	<u>11</u>
<u>Ambas hipótesis o efectos confundidos</u>	<u>13</u>
Justificación	14
Pregunta de investigación	15
Hipótesis	16
Objetivos	17
Objetivo general	17
Objetivos específicos	17
Métodos	18
Sitio de estudio.....	18
Especie de estudio.....	22
Caracterización de la disponibilidad de recursos	24
Caracteres reproductivos	26
Análisis estadísticos.....	28
Resultados	29
Caracterización de la disponibilidad de recursos	29
Caracteres reproductivos	32
Discusión	46
Caracterización de la disponibilidad de recursos	46
Caracteres reproductivos	48
Conclusión	55
Bibliografía	56

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de Santa Catarina Lachatao, Oaxaca.....	19
Figura 2. Bosques de encino en los dos sitios de estudio en los que se distribuye <i>Conopholis alpina</i>	20
Figura 3. Ubicación de Tomatlán, en el municipio de Zacatlán, Puebla.	21
Figura 4. Colonias de <i>Conopholis alpina</i> en las dos localidades de estudio	23
Figura 5. Indicadores de disponibilidad de recursos en dos localidades en las que se distribuye <i>Conopholis alpina</i>	31
Figura 6. Número promedio de granos de polen por botón floral	33
Figura 7. Porcentaje de viabilidad promedio de los granos de polen por botón floral	34
Figura 8. Número promedio de óvulos por botón floral	36
Figura 9. Relación P/O promedio por botón floral	37
Figura 10. Tamaño promedio de los frutos.....	39
Figura 11. Número promedio de semillas por fruto	41
Figura 12. Peso promedio de la semilla	42
Figura 13. <i>Seed-set</i> promedio de la infrutescencia	43
Figura 14. Relación entre el número total de semillas producidas por fruto y el peso promedio de la semilla.	46

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Valores del Índice de Lang y su clima asociado.....	25
Tabla 2. Tabla comparativa de los distintos climas inferidos a partir del índice de Lang y el valor obtenido para las localidades de estudio.	30
Tabla 3. Valores promedio de los caracteres reproductivos medidos en inflorescencias de <i>Conopholis alpina</i> en Tomatlán, Puebla y Santa Catarina Lachatao, Oaxaca	44
Tabla 4. Valores promedio de los caracteres medidos en estructuras reproductivas de <i>Conopholis alpina</i> producidas en tres zonas de la inflorescencia (base, media y ápice)	45

Resumen

La variación intrainflorescencia en caracteres reproductivos y florales es un fenómeno descrito en diversas familias vegetales. Dos hipótesis se han propuesto para explicar este fenómeno: competencia por recursos y arquitectura; las cuales se consideran excluyentes entre sí. *Conopholis alpina* (Orobanchaceae) presenta un patrón de variación intrainflorescencia con tres zonas bien diferenciadas. Este trabajo explora la explicación de la variación intrainflorescencia en caracteres reproductivos de *C. alpina*, a través de la comparación entre poblaciones con distinta disponibilidad de recursos. Se hizo la caracterización climática y de disponibilidad de recursos en cada sitio (Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, y Tomatlán, Puebla). Se colectaron botones florales y frutos en Tomatlán para medir y comparar el número y viabilidad de granos de polen, el número de óvulos, la relación polen/óvulos (P/O), el tamaño de los frutos, el número de semillas, el peso de la semilla y el *seed-set* con datos de Lachatao. La disponibilidad de recursos fue mayor en Tomatlán que en Lachatao. En Tomatlán los caracteres femeninos presentaron un patrón de variación intrainflorescencia que disminuía de la zona basal a la apical; no se encontró variación dentro de la inflorescencia en los caracteres masculinos. Este patrón de variación es distinto al reportado para Lachatao, donde los caracteres reproductivos presentan valores más altos en la zona media de la inflorescencia. En ambos sitios, el patrón de variación observado coincide con el patrón de maduración de las inflorescencias. Dado que el patrón de variación y la disponibilidad de recursos difiere entre sitios, se sugiere que la variación intrainflorescencia en *C. alpina* es explicada por la competencia por recursos.

Abstract

Intra-inflorescence variation is a phenomenon described in diverse plant families, in which within-inflorescence differences in reproductive and floral traits are observed. This type of variation has been explained by two mutually exclusive hypotheses; competition for resources and architecture. *Conopholis alpina* is a holoparasitic plant from the Orobanchaceae family in which intra-inflorescence variation among three well differentiated zones has been described. This study explores the explanation of the intra-inflorescence variation in reproductive traits of *C. alpina* through comparisons of various traits between two localities with contrasting resource availability (Santa Catarina Lachatao, Oaxaca and Tomatlán, Puebla). Climatic characterization and resource availability at both localities were conducted. Floral buds and fruits were gathered in Tomatlán. Number and viability of pollen grains, number of ovules, pollen/ovule ratio (P/O), fruit size, seed number and weight and seed-set were estimated. These data were compared with those previously obtained in Lachatao. Resource availability was higher in Tomatlán than in Lachatao. In Tomatlán, variation in female traits decreased from the basal to the apical zone of the inflorescence. In contrast, a lack of intra-inflorescence variation in male traits was found. This pattern of intra-inflorescence variation differs from the one recorded in Lachatao, where reproductive traits had the highest values in the middle zone of the inflorescence. The pattern of intra-inflorescence variation at each locality is associated with the inflorescence maturation pattern. Differences in the pattern of intra-inflorescence variation as well as in resource availability at each locality, suggest that intra-inflorescence variation in *C. alpina* is better explained by resource competition.

Introducción

Las plantas son organismos modulares contruidos a partir de la acumulación repetida de estructuras como hojas, tallos, flores, frutos y semillas (White, 1979). Una inevitable consecuencia de la naturaleza modular de las plantas es la aparición de variación intraindividual, es decir, aquella variación de las características de las múltiples copias de la misma unidad, vegetativa o reproductiva, producidas dentro de una planta (Herrera, 2009). Un ejemplo bien documentado de esta variación es el que ocurre dentro de las inflorescencias, denominada variación intrainflorescencia (Diggle, 2014), la cual tiene importantes consecuencias ecológicas y evolutivas (Herrera, 2009, 2017; Zhao *et al.*, 2015; Dai *et al.*, 2016; Alonso *et al.*, 2018).

Se han descrito dos patrones de variación intrainflorescencia asociados al incremento en el número o tamaño de los caracteres reproductivos entre zonas sucesivas: de la base al ápice (Kudo *et al.*, 2001; Ishii y Sakai, 2002) y del ápice a la base (Byrne y Mazer, 1990; Brody y Morita, 2000; Espadaler y Gómez, 2001). Para explicar este fenómeno, se han propuesto dos hipótesis: (i) competencia por recursos y (ii) arquitectura (Ashman y Hitchens, 2000), las cuales se consideran mutuamente excluyentes.

A pesar de que se han realizado estudios en los cuales se describe la variación intrainflorescencia en distintos grupos de angiospermas, incluyendo la Familia Orobanchaceae, en general estos no se abocan a poner a prueba las dos hipótesis mencionadas anteriormente (Thomson, 1989; Phillip *et al.*, 1996; Ashman y Hitchens, 2000; Diggle, 2003; Zhao *et al.*, 2008; Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro, 2019). Más aún, en aquellos estudios en los que se evalúan las evidencias

que apoyan una u otra hipótesis para explicar la existencia de variación intrainflorescencia, se han obtenido resultados contrastantes (Medrano *et al.*, 2000; Wolfe y Denton, 2001; Hiei y Ohara, 2002; Ishii y Sakai, 2002; Wesselingh y Arnold, 2003; Pritchard y Edwards, 2005, Buide, 2004, 2008; Zeng *et al.*, 2009; Granado-Yela *et al.*, 2017).

Por medio de experimentos y mediciones se ha podido determinar, en algunos casos, que la competencia por recursos (Hiei y Ohara, 2002; Wesselingh y Arnold, 2003; Zeng *et al.*, 2009; Granado-Yela *et al.*, 2017) o la arquitectura (Wolfe y Denton, 2001; Pritchard y Edwards, 2005; Buide, 2008) explican la presencia de variación intrainflorescencia. Los estudios que concluyen que la arquitectura es la causa, describen variación en el tamaño y número de los haces vasculares a lo largo de las inflorescencias (Van Steveninck, 1957; Carlquist, 1969; Housley y Peterson, 1982; Wolfe y Denton, 2001; Diggle, 2003). Sin embargo, existen otros estudios donde se han presentado diversas dificultades para determinar la causa de la variación intrainflorescencia, generando resultados poco concluyentes (Medrano *et al.*, 2000; Ashman y Hitchens, 2000; Klibert y Eckert, 2004; Zhao *et al.*, 2008; Torices y Méndez, 2010; Liu y Huang, 2012; Cao *et al.*, 2015).

Conopholis alpina es una planta holoparásita que pertenece a la Familia Orobanchaceae. En ella se ha descrito un patrón de variación intrainflorescencia en el que la zona media de la inflorescencia presenta mayores valores en caracteres como número y tamaño de los granos de polen, número de óvulos y de semillas, tamaño del fruto, y proporción de óvulos que se desarrollan en semillas (*i.e. seed-set*), entre otros (Castillo-Sánchez, 2017; Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro, 2019). Se ha sugerido que dicha variación es causada por la competencia por

recursos entre zonas de la inflorescencia (Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro, 2019). Sin embargo, no hay evidencias concluyentes en favor de una de las dos hipótesis como explicación a la variación intrainflorescencia, aspecto que será evaluado en el presente estudio.

Antecedentes

Variación intraindividual

La variación intraindividual es un fenómeno que se ha descrito en diversas especies vegetales y que provee evidencias de que los módulos (*i.e.* subunidades multicelulares repetidas y semiautónomas; Tuomi y Vuorisalo, 1989) que conforman a las plantas no son idénticos, sino que, por el contrario, presentan variación entre ellos. De esta forma, a nivel individual una planta puede presentar variación en caracteres vegetativos (tamaño y forma de las hojas, Bruschi *et al.*, 2003; Herrera, 2009), reproductivos, o ambos (Herrera, 2009). Este tipo de variación tiene causas y consecuencias ecológicas y evolutivas (Winn, 1996; Dai *et al.*, 2016; Herrera, 2017; Alonso *et al.*, 2018). En este sentido, se ha demostrado que la variación intraindividual puede tener un efecto en la regulación de la expresión genética del individuo, en la dinámica poblacional, en las interacciones con otros organismos, e incluso en la dinámica de la comunidad (Herrera, 2009, 2017; Kulbaba *et al.*, 2017; Alonso *et al.* 2018).

Particularmente en caracteres reproductivos, se ha documentado que la existencia de variación intraindividual está relacionada con las interacciones de las

plantas con sus polinizadores, dispersores y depredadores (Herrera, 2009; Sobral *et al.*, 2014). De esta manera, la variación dentro del individuo en caracteres como tamaño de la flor, calidad de la recompensa o posición de los órganos reproductivos, se asocia con visitas más eficientes de los polinizadores, afectando positivamente la producción de frutos y semillas (Herrera, 2009; Dai *et al.*, 2016; Arceo-Gómez *et al.*, 2017). La variación intraindividual en caracteres como el tamaño del fruto y las semillas está relacionada con la selección de frutos de cierto tamaño dependiendo de las características de los dispersores (Ordano *et al.*, 2011; Sobral *et al.*, 2013), así como de semillas menos variables en tamaño por los depredadores (Sobral *et al.*, 2014), lo cual tiene un efecto en el éxito reproductivo de la planta (Herrera, 2009; Ordano *et al.*, 2011; Sobral *et al.*, 2013, 2014; Dai *et al.*, 2016; Arceo-Gómez *et al.*, 2017).

Variación intrainflorescencia

Un ejemplo notable de variación intraindividual es la que ocurre en las inflorescencias, en las que se han descrito patrones de variación en diversos caracteres reproductivos, de forma que se observa un incremento en el número o tamaño de los caracteres entre diferentes zonas de la inflorescencia (acropétalo, de la base al ápice o basipétalo, del ápice a la base; Diggle, 2003, 2014). Se han propuesto dos hipótesis para dar explicación a la existencia de variación intrainflorescencia (Diggle, 1995, 2014). La primer hipótesis atribuye este tipo de variación a la competencia por recursos entre estructuras reproductivas. En este sentido, la cantidad de recursos asignados a la reproducción debe dividirse entre

las diferentes estructuras reproductivas producidas (*i.e.* botones, flores y frutos; Lloyd, 1980; Lloyd *et al.*, 1980; Stephenson, 1981; Sutherland, 1986). Al mismo tiempo, la limitada cantidad de recursos de que dispone cada estructura reproductiva se debe distribuir entre diferentes funciones sexuales (*i.e.* femenina, masculina; Stephenson, 1981; Bawa y Webb, 1984; Brunet, 1992; Ashman *et al.*, 2001). De esta forma, las primeras estructuras reproductivas que se producen en la inflorescencia, dispondrán de una mayor cantidad de recursos y por lo tanto tendrán mayor éxito reproductivo que las desarrolladas tardíamente (Lloyd, 1992; Ashman y Hitchens, 2000).

La segunda hipótesis plantea que la variación intrainflorescencia es una consecuencia de su arquitectura (Wyatt, 1982; Diggle, 1997, 2002, 2003). Esta hipótesis supone que la vascularización de las inflorescencias (Diggle, 1997, 2003; Ashman y Hitchens, 2000; Wolfe y Denton, 2001), las restricciones anatómicas de las estructuras reproductivas de los individuos (*i.e.* botones, flores y frutos; Diggle, 2003; Castellanos *et al.*, 2008) o las características inherentes de las inflorescencias (Diggle, 1997, 2003, 2014) determinan la existencia de variación intrainflorescencia. Entonces, aquella zona de la inflorescencia en donde esté mejor desarrollado el tejido vascular tendrá mayor éxito reproductivo (Van Steveninck, 1957; Carlquist, 1969; Wolfe y Denton, 2001; Diggle, 2003).

Estudios en diferentes familias vegetales han descrito la existencia de variación intrainflorescencia en caracteres reproductivos y de atracción (Solomon, 1988; Thomson, 1989; Simons y Johnston, 2000; Delesalle *et al.*, 2008; Seifi *et al.*, 2015). Por ejemplo, se ha reportado la existencia de variación intrainflorescencia en la proporción de flores hermafroditas en inflorescencias de la planta andromonoica

Zigadenus paniculatus (Liliaceae; Emms, 1993), el número de granos de polen por flor en *Polygonatum odoratum* (Liliaceae) y *Lobelia sessiliflora* (Campanulaceae; Guitián *et al.*, 2004; Hiraga y Sakai, 2007), el número de óvulos por flor y el volumen de néctar por flor en *Petrocoptis grandiflora* (Caryophyllaceae; Guitián y Navarro, 1996), la longitud de los sépalos en *Delphinium glaucum* (Ranunculaceae; Kulbaba *et al.*, 2017), el peso del fruto, de la semilla y de la pulpa del fruto de *Phytolaca rivinoides* (Phytolacaceae; Byrne y Mazer, 1990), así como la proporción de óvulos que maduran en semillas (*seed-set*) y la proporción de flores que maduran en frutos (*fruit-set*) en *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae; Vallius, 2000), entre otros.

En la Familia Orobanchaceae, la existencia de variación intraindividual sólo se ha descrito en tres especies del género *Pedicularis*, así como en *Conopholis alpina*. En *Pedicularis flammea* y *P. lapponica* se registró variación intrainflorescencia en el volumen y la concentración del néctar, así como en el número de frutos por infrutescencia en *P. Lanata* (Phillipp *et al.*, 1996). Por su parte, en *Conopholis alpina* se reportó variación intrainflorescencia en el tamaño de la corola, la producción de órganos femeninos y masculinos (*i.e.* número de óvulos, número, diámetro y viabilidad de los granos de polen), el tamaño de los frutos (*i.e.* longitud, ancho y área), el número de semillas y la proporción de óvulos que maduran en semillas (*seed-set*), siendo la zona media de la inflorescencia la que presentó mayores valores en todos los caracteres mencionados, este patrón de variación esta estrechamente relacionado con el patrón de maduración que presenta la inflorescencia (Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro, 2019).

No obstante, a pesar de la existencia de una gran variedad de estudios que reportan la presencia de variación intrainflorescencia en distintas especies y familias

vegetales, en la mayoría de ellos solo se describe el fenómeno (Brunet y Charlesworth, 1995; Vallius, 2000; Kudo *et al.*, 2001; Itagaki y Sakai, 2006; Delesalle *et al.*, 2008; Lu *et al.*, 2015; Seifi *et al.*, 2015). En otros casos, además de describir el fenómeno, se hace un intento por probar la hipótesis que explique la variación intrainflorescencia observada, pero usualmente sin llegar a conclusiones claras (Diggle, 2003; Halpern, 2005; Zhao *et al.*, 2008; Kulbaba *et al.* 2017). En diversos estudios se realizan experimentos, observaciones y mediciones para poner a prueba ambas hipótesis, y se reporta cuál de ellas explica de mejor manera la presencia de este tipo de variación (Herrera, 1991; Ehrlen, 1992; Wolfe, 1992; Emms, 1996; Guitián y Navarro, 1996; Vaughton y Ramsey, 1998; Ladio y Aizen, 1999; Susko y Lovett-Doust, 1999; Medrano *et al.*, 2000; Wolfe y Denton, 2001; Hiei y Ohara, 2002; Ishii y Sakai, 2002; Wesselingh y Arnold, 2003; Pritchard y Edwards, 2005; Buide, 2008; Zeng *et al.*, 2009; Granado-Yela *et al.*, 2017), o se llega a conclusiones poco claras sobre la hipótesis que explica la variación intrainflorescencia (Vaughton, 1993; Ashman y Hitchens, 2000; Gómez y Zamora, 2003; Klibert y Eckert, 2004; Torices y Méndez, 2010; Cao *et al.*, 2011, 2015; Liu y Huang, 2012).

Evidencias experimentales para explicar la variación intrainflorescencia

Hipótesis de competencia por recursos

Existe una estrecha relación entre el patrón de maduración de las inflorescencias y la competencia por recursos que hay entre las estructuras reproductivas producidas (Lloyd, 1980; Lloyd *et al.*, 1980; Ashman y Hitchens,

2000). Dicha relación ha sido evaluada en diversos estudios mediante tratamientos de remoción floral (Herrera, 1991; Guitián y Navarro, 1996; Vaughton y Ramsey, 1998; Medrano *et al.*, 2000; Hiei y Ohara, 2002; Wesselingh y Arnold, 2003; Granado-Yela *et al.*, 2017), defoliación (Halpern, 2005) o remoción de frutos (Susko y Lovett-Doust, 1999; Zeng *et al.*, 2009). Estos estudios se han realizado con especies que producen inflorescencias con diferentes patrones de maduración, incluyendo acropétalo y basipétalo (Herrera, 1991; Ehrlen, 1992), así como otros patrones de maduración menos comunes. Por ejemplo, *Petrocoptis grandiflora* (Caryophyllaceae) produce inflorescencias cimosas con un patrón de maduración del centro hacia las zonas laterales. Guitián y Navarro (1996), realizaron tratamientos de remoción floral de la zona central de las inflorescencias de *P. grandiflora* encontrando una disminución en la duración de las flores abiertas y un aumento en la proporción de flores que produjeron frutos (*i.e. fruit-set*) en las flores laterales de las inflorescencias que quedaron intactas. Los resultados de este experimento sugieren que hubo una translocación de recursos hacia las estructuras reproductivas intactas.

De igual manera, en los racimos compuestos de *Melampyrum roseum* (Scrophulariaceae) se ha descrito un patrón de maduración que inicia en la zona apical y continúa de la base hacia el ápice (Hiei y Ohara, 2002). En su estudio, Hiei y Ohara (2002) realizaron tratamientos experimentales en los que se removía la inflorescencia apical y se dejaban 2, 4, 8 y 12 inflorescencias. Los autores encontraron un aumento en el *fruit-set*, así como en el peso de las semillas en el tratamiento con menos inflorescencias remanentes y sin inflorescencia apical, lo que sugiere la redistribución de los recursos dentro de la planta (Hiei y Ohara, 2002).

Hipótesis de la arquitectura

Esta hipótesis sugiere que existen restricciones anatómicas que determinan la presencia de variación intrainflorescencia (Diggle 1997, 2002, 2003; Ashman y Hitchens, 2000; Wolfe y Denton, 2001), como, por ejemplo, las diferencias en el sistema vascular a lo largo de las inflorescencias (Housley y Peterson, 1982). En general, muchos estudios concluyen que la arquitectura es la que determina la existencia de variación intrainflorescencia (Housley y Peterson, 1982; Wolfe, 1992; Diggle, 1995, 1997, 2002, 2003; Wolfe y Denton, 2001; Ishii y Sakai, 2002; Pritchard y Edwards, 2005; Buide, 2008). Sin embargo, la mayoría de estos estudios han llegado a esa conclusión a partir de los resultados obtenidos a través de experimentos de remoción floral, sin evaluar ningún aspecto anatómico o histológico (Wolfe, 1992; Ishii y Sakai, 2002; Buide, 2008). Por ejemplo, en *Nartheicum asiaticum* (Liliaceae), se aplicaron tres tratamientos de remoción floral (*i.e.* control, remoción de la zona basal y remoción de las zonas basal y media), para evaluar caracteres reproductivos como el peso de la flor y del fruto, el número de óvulos, las proporciones semilla:óvulos y polen:óvulos (P/O), entre otros (Ishii y Sakai, 2002). Los autores de este estudio no encontraron cambios en los valores de los caracteres entre tratamientos, concluyendo que el patrón de variación intrainflorescencia era explicado por la arquitectura (Ishii y Sakai, 2002).

Por otro lado, sólo se conocen dos estudios en los que además de realizar tratamientos de remoción de estructuras reproductivas, se consideró el grosor del tallo en relación con la presencia de variación intrainflorescencia (Wolfe y Denton, 2001; Pritchard y Edwards, 2005). En el primer estudio, no se encontró un efecto significativo de la remoción de los frutos tempranos sobre el tamaño de los frutos

tardíos en *Linaria canadensis* (Scrophulariaceae), pero sí se observó una correlación positiva entre el tamaño del fruto y el grosor del eje de la inflorescencia, de forma que en la medida que disminuye el grosor del tallo, también lo hace el tamaño de los frutos (Wolfe y Denton, 2001).

En el segundo estudio, realizado por Pritchard y Edwards (2005) con *Crotalaria spectabilis* (Fabaceae), además de aplicar tratamientos de remoción floral y medir el grosor del tallo de la inflorescencia, se aplicaron dos tratamientos de adición de nutrientes al suelo en el que crecían las plantas. No se encontraron efectos significativos en ninguno de los tratamientos, ni de remoción floral, ni de adición de nutrientes sobre los caracteres medidos (*fruit-set*, número de flores y frutos). Sin embargo, se encontró una relación positiva entre el grosor del tallo y el número de flores y frutos producidos, de modo que los autores concluyen que es la arquitectura la que determina la variación intrainflorescencia en *C. spectabilis*. No obstante, el adelgazamiento del tallo a lo largo de la inflorescencia no es necesariamente una medida directa de la anatomía de los haces vasculares (Carlquist, 1969; Liu y Huang, 2012), por lo tanto, se podría estar sobreestimando el efecto de la arquitectura, al tomar en cuenta únicamente esa medida.

Finalmente, solo existe un estudio en el que se ha demostrado que el número y tamaño de los haces vasculares están correlacionados positivamente con el tamaño de los órganos reproductivos de *Avena sativa* (Poaceae; Housley y Peterson, 1982). En dicho estudio se encontró una relación positiva entre el número y tamaño de los haces vasculares en el eje de la infrutescencia y el tamaño del fruto, encontrándose un patrón de disminución en ambas variables de la zona basal a la apical de las infrutescencias. Por lo tanto, dichos autores concluyen que hay un

efecto de la anatomía de la infrutescencia en el tamaño de los frutos (Housley y Peterson, 1982).

Ambas hipótesis o efectos confundidos

Existen otros estudios en los que se realizaron experimentos para probar las dos hipótesis propuestas para explicar la variación intrainflorescencia. Aunque en esos estudios se obtienen resultados que proveen evidencias claras en apoyo a alguna de las dos hipótesis, los autores concluyen que ambas hipótesis explican la existencia de variación intrainflorescencia (Vaughton, 1993; Ashman y Hitchens, 2000; Gómez y Zamora, 2003; Klibert y Eckert, 2004; Torices y Méndez, 2010; Cao *et al.*, 2011, 2015; Liu y Huang, 2012). Por ejemplo, en el estudio realizado por Liu y Huang (2012), no se encontraron diferencias en el número de granos de polen, ni de óvulos entre tratamientos de remoción de botones florales a las inflorescencias de *Adenophora jasionifolia* (Campunulaceae). Sin embargo, se encontraron valores más altos de *seed-set* y número de semillas producidas en el tratamiento de remoción floral respecto al control, por lo que los autores concluyeron que hay un efecto de la arquitectura en la variación intrainflorescencia en el estadio yema floral y de la competencia por recursos en los últimos estadios reproductivos (Liu y Huang, 2012).

En estudios en los que distintos caracteres muestran diferentes respuestas a tratamientos de remoción floral y estructuras vegetales, se ha llegado a conclusiones poco robustas. Por ejemplo, en *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae), se realizaron tratamientos de remoción floral y de defoliación para

evaluar la hipótesis de la competencia por recursos como explicación a la variación intrainflorescencia observada (Klibert y Eckert, 2004). Los autores encontraron que ambos tratamientos experimentales ocasionaban un aumento en el número de frutos y semillas, pero no afectaban la producción de órganos sexuales, ni el tamaño de los caracteres florales (longitud de pétalos, sépalos, pistilo y espolón). Por lo tanto, los autores concluyen que existe un efecto de la competencia por recursos en los frutos, así como un efecto de la arquitectura en botones y flores (Klibert y Eckert, 2004).

Justificación

La variación intrainflorescencia es un fenómeno que influye en el éxito reproductivo de las plantas, tanto a nivel modular como individual (Herrera, 2017) y que se ha descrito en muchas especies de angiospermas (Brunet y Charlesworth, 1995; Vallius, 2000; Diggle, 2003; Delesalle *et al.*, 2008). Este tipo de variación se ha explicado mediante dos hipótesis mutuamente excluyentes: competencia por recursos y arquitectura (Ashman y Hitchens, 2000; Diggle, 2003). Sin embargo, a pesar de existir estudios que apoyen alguna de las dos hipótesis (Wolfe y Denton, 2001; Hiei y Ohara, 2002; Wesselingh y Arnold, 2003; Pritchard y Edwards, 2005; Buide, 2008; Granado-Yela *et al.*, 2017), o ambas (Torices y Méndez, 2010; Liu y Huang, 2012), no se ha evaluado cómo los patrones de variación pueden cambiar en la misma especie dependiendo de las condiciones en las que se encuentre, y a la fecha, no se han realizado estudios en los que se evalúe la variación en la

disponibilidad de recursos entre sitios como una evidencia que permita diferenciar entre las dos hipótesis propuestas.

La variación intrainflorescencia en *Conopholis alpina* fue descrita a través de la observación de tres zonas claramente distinguibles, en las que diversos caracteres reproductivos tuvieron valores más altos en la zona media de la inflorescencia, lo cual está relacionado con el patrón de maduración de la inflorescencia (Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro, 2019). A partir de estas observaciones, se sugirió que la competencia por recursos era la hipótesis que explicaba dicha variación (Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro, 2019). Sin embargo, no se ha evaluado cuál de las dos hipótesis explica mejor la existencia de variación intrainflorescencia en dicha especie, ni tampoco se ha evaluado si dicho patrón de variación es constante entre poblaciones con distinta disponibilidad de recursos. *Conopholis alpina* es un excelente modelo para analizar las causas que generan la variación intrainflorescencia, a partir del cual se pueden obtener evidencias claras que den soporte a alguna de las hipótesis propuestas.

Pregunta de investigación

¿Cuál es la causa de la variación intrainflorescencia en caracteres florales y reproductivos de *Conopholis alpina* (Orobanchaceae)?

Hipótesis

En un estudio previo con *Conopholis alpina*, Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro (2019) describieron la existencia de un patrón de variación intrainflorescencia en el cual la zona media de la inflorescencia presenta mayores valores en diversos caracteres reproductivos, lo cual está asociado al patrón de maduración de la inflorescencia. En dicho estudio, las autoras sugieren que la competencia por recursos es el factor responsable de dicho patrón (Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro, 2019). Bajo este supuesto, al comparar dos poblaciones de *C. alpina* con diferente disponibilidad de recursos (mayor disponibilidad de recursos: Tomatlán, Puebla y menor disponibilidad de recursos: Santa Catarina Lachatao, Oaxaca), se espera que si el patrón de variación intrainflorescencia se debe a la competencia por recursos, éste sea distinto entre poblaciones. Por el contrario, si el patrón de variación intrainflorescencia obedece a las restricciones en la arquitectura, el patrón antes descrito (*i.e.* mayores valores en la zona media de la inflorescencia en comparación con las zonas basal y apical) se mantendrá en las dos poblaciones independientemente de las diferencias en la disponibilidad de recursos.

Objetivos

Objetivo general

Determinar la causa de la variación intrainflorescencia en caracteres florales y reproductivos de *Conopholis alpina* (Orobanchaceae), mediante la comparación de dos poblaciones con diferente disponibilidad de recursos (Tomatlán, Puebla, y Santa Catarina Lachatao, Oaxaca).

Objetivos específicos

1. Caracterizar la disponibilidad de recursos (*i.e.* caracterización climática, biomasa del hospedero y cobertura de la vegetación) de dos localidades en las que se distribuye *C. alpina* (Tomatlán, Puebla y Santa Catarina Lachatao, Oaxaca).
2. Establecer el patrón de variación en la producción de atributos reproductivos masculinos (*i.e.* número, viabilidad de los granos de polen) y femeninos (*i.e.* número de óvulos), así como la relación polen:óvulos en tres zonas de las inflorescencias de *C. alpina* en Tomatlán, Puebla.
3. Establecer el patrón de variación en la producción de frutos (*i.e.* tamaño del fruto) y semillas (*i.e.* número de semillas y *seed-set*) en tres zonas de las infrutescencias de *C. alpina* en Tomatlán, Puebla.
4. Comparar los patrones de variación en caracteres reproductivos de *C. alpina* en dos poblaciones con disponibilidad de recursos contrastante (Tomatlán, Puebla vs. Santa Catarina Lachatao, Oaxaca).

Métodos

Sitio de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en dos sitios de bosque templado. El primero se encuentra en el municipio de Santa Catarina Lachatao, ubicado en la Sierra Norte, en el Distrito de Ixtlán de Juárez, Oaxaca (INAFED, 2010, Fig. 1). El municipio se encuentra a una altitud entre 2300 y 3500 m.s.n.m. (INEGI, 2005). Esta localidad presenta un clima templado, semifrío subhúmedo, con lluvias en verano. La temperatura de la localidad es de entre 12 y 20°C. La precipitación varía entre 800 y 1500 mm (INEGI, 2005).

El tipo de vegetación dominante en la región es el bosque templado, que representa un 61.46% del territorio del municipio (INEGI, 2005). Las especies de *Quercus* presentes en el sitio son: *Q. castanea*, *Q. conzattii*, *Q. laurina*, *Q. obtusata*, *Q. rugosa*, y *Q. splendens* (Muñoz-Hernández *et al.*, 2020). El sitio en el que se llevó a cabo el presente estudio es un bosque de encino, el cual se ubica en los 17° 15' 04" N y los 93° 27' 58.6" O, a una altitud de 2522 m.s.n.m. (Fig. 2A).

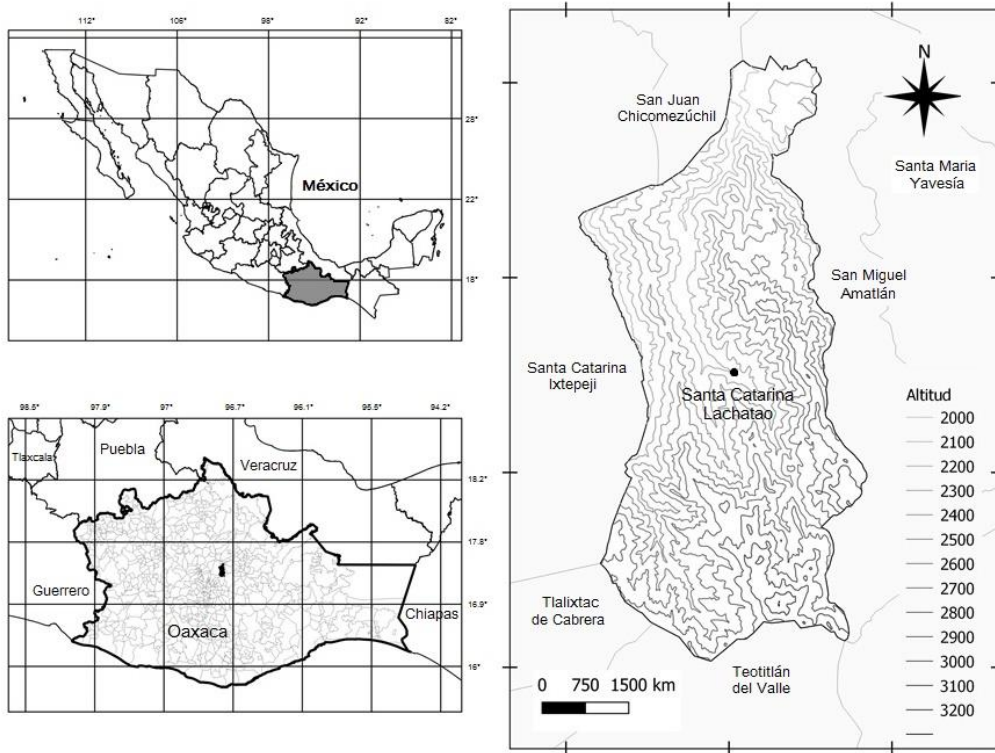


Figura 1. Ubicación de Santa Catarina Lachatao, Oaxaca.

El segundo sitio de estudio se encuentra en la localidad de Tomatlán, dentro del Municipio de Zacatlán, ubicado en la Sierra Norte del Estado de Puebla (INEGI, 2009; Iracheta, 2010, Fig. 3). El municipio de Zacatlán se encuentra a una altitud entre 900 y 2900 m.s.n.m. (INEGI, 2009), y la localidad de Tomatlán se encuentra a una altitud entre 2000 y 2200 m.s.n.m. (INEGI, 2020).

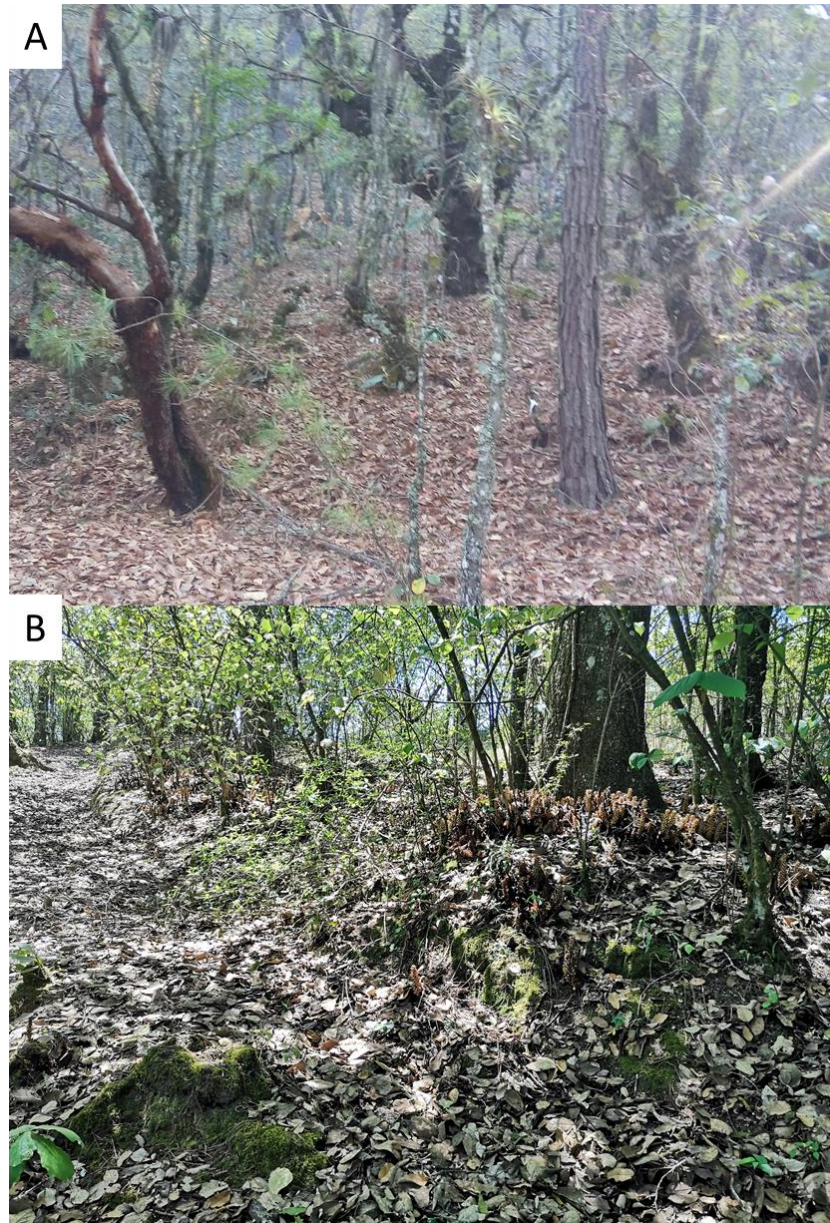


Figura 2. Bosques de encino en los dos sitios de estudio en los que se distribuye *Conopholis alpina*. A) Santa Catarina Lachatao, Oaxaca; B) Tomatlán, Zacatlán, Puebla.

Tomatlán presenta un clima templado húmedo con abundantes lluvias en verano (INEGI, 2009). Se puede distinguir una época lluviosa y una seca. La temporada de lluvias se presenta desde mediados de mayo hasta octubre. Por su parte, la época seca se registra de noviembre a abril. La temperatura del municipio varía entre 12 y 18°C (CONAFOR, 2013). En general, la precipitación varía entre 700 y 2100 mm (INEGI, 2009).

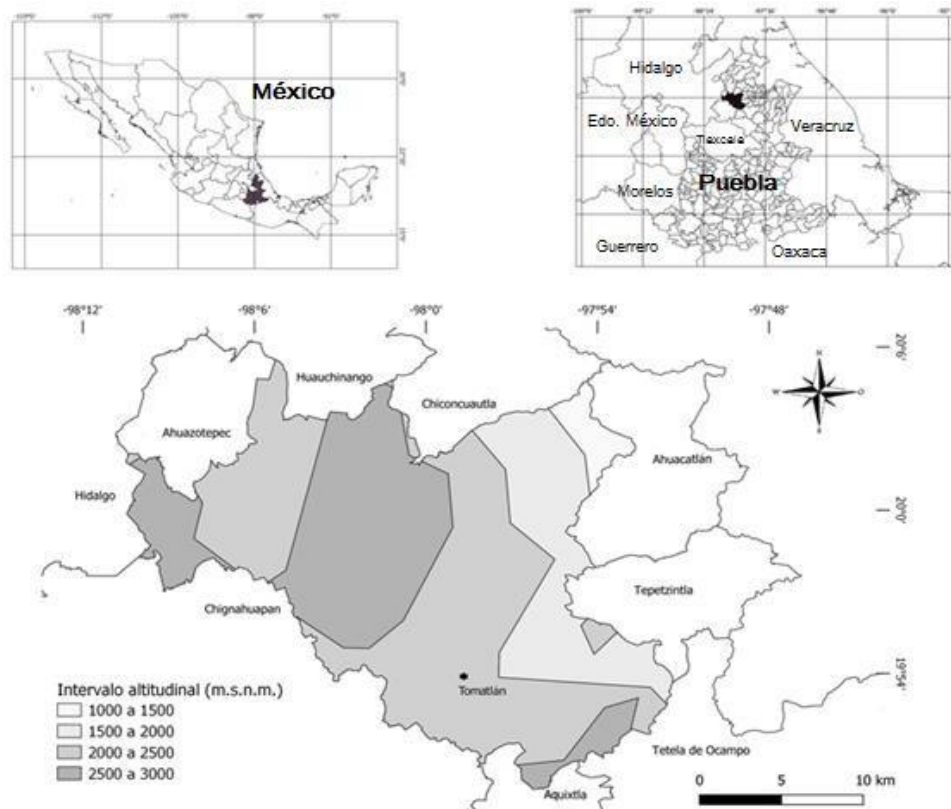


Figura 3. Ubicación de Tomatlán, en el municipio de Zacatlán, Puebla.

El tipo de vegetación dominante en la región es el bosque templado, que representa un 39% del territorio del municipio (INEGI, 2009). El componente principal de la vegetación son las coníferas; sin embargo, se pueden distinguir zonas de bosque de encino, de pino-encino y de encino-pino, así como algunas de bosque mesófilo de montaña y chaparral (Iracheta, 2010; INEGI, 2020). Las especies de *Quercus* más representativas del municipio son: *Q. sororia*, *Q. furfuraceae*, *Q. excelsa* y *Q. polymorpha* (CONAFOR, 2013). El sitio en el que se llevó a cabo el presente estudio es un bosque de encino, el cual se ubica en los 19° 43' 02" N y los 97° 58' 58.6" O, a una altitud de 2194 m.s.n.m. (Fig. 2B).

Especie de estudio

Conopholis alpina es una hierba holoparásita de raíz de encino (*Quercus* sp.) que forma haustorios y frecuentemente se agrupa en colonias (Fig. 4). Presenta inflorescencias racimosas terminales que miden de 10 a 33 cm de longitud con brácteas amarillas y glandulares, y numerosas flores blanco-amarillentas. Las flores tienen un cáliz con 4 - 5 sépalos lobulados, cuyos lóbulos miden de 0.5 - 1.0 mm de longitud, de forma ovada, con ápice agudo, y presencia de glándulas. La corola es bilabiada, con una longitud de 0.7 - 1.7 cm, el labio superior mide de 3.0 - 3.5 mm de longitud y presenta lóbulos ovados, obtusos o agudos, mientras que el labio inferior mide 1.5 - 2.5 mm de longitud. Los estambres son marcadamente exsertos, los filamentos miden 0.9 - 1.1 cm de longitud. El gineceo mide 1.0 - 1.3 cm de longitud, el estigma es capitado, el estilo y el estigma frecuentemente son exsertos y deciduos en la madurez. El fruto es una cápsula de 0.7 - 1.3 cm de longitud y de 6.0

- 8.5 mm de diámetro. Las cápsulas son subglobosas a elipsoidales, pardas, que producen cientos de semillas de color café, ovoidales a cuadrangulares, con la testa lisa o inconspicuamente reticulada (Rzedowski, 1998; Alvarado-Cárdenas, 2008). *Conopholis alpina* florece de febrero a mayo y fructifica de junio a agosto. Presenta un sistema reproductivo mixto, y sus visitantes florales más frecuentes son abejorros (*Bombus ephippiatus*, Apidae: Hymenoptera), moscas (*Sphaerophoria*, Shyrpidae: Diptera) y mariposas (*Autochton cellus*, Hesperidae: Lepidoptera; Castillo-Sánchez, 2017).

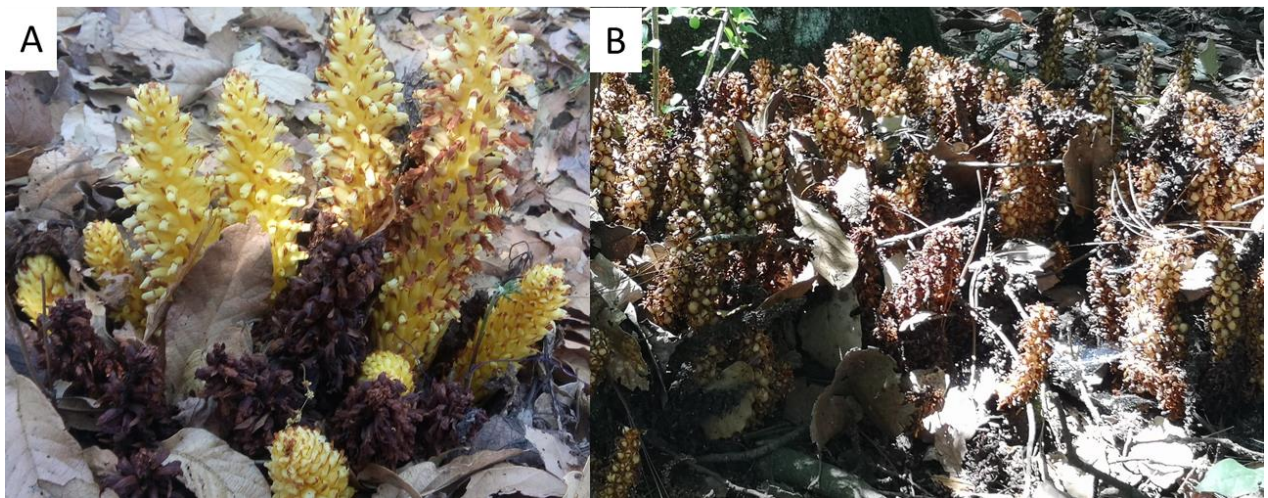


Figura 4. Colonias de *Conopholis alpina* en las dos localidades de estudio. A) Inflorescencias de un individuo colonial creciendo en un bosque de encino en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca; B) infrutescencias creciendo en un bosque de encino en Tomatlán, Zacatlán, Puebla.

Esta especie se encuentra frecuentemente en bosques de encino, de pino-encino, de pino-oyamel, así como en bosques mesófilos de montaña con cierto grado de perturbación (Rzedowski, 1998). Su distribución va desde el suroeste de Estados Unidos de América hasta Panamá. En México tiene una amplia distribución, desde Nuevo León, Sonora y Chihuahua, hasta Chiapas, Oaxaca, Veracruz y Yucatán (Rzedowski, 1998; Alvarado-Cárdenas, 2008).

Caracterización de la disponibilidad de recursos

Para caracterizar y comparar la disponibilidad de recursos entre las localidades de estudio, se emplearon dos estimadores: el índice de Lang (I_L), y medidas dasométricas de la vegetación [Diámetro a la altura del pecho (DAP), área basal y cobertura del dosel].

El Índice de Lang es una métrica de la aridez de un sitio, por lo que de manera indirecta proporciona una referencia global de la disponibilidad de recursos en él (Sánchez-Torres *et al.*, 2011). Se obtiene dividiendo la precipitación anual entre la temperatura media anual de la localidad en cuestión ($I_L = P/T$). El índice toma valores de 0 a ≥ 160 , siendo los valores más bajos un indicador de ambientes con mayor aridez, y por lo tanto, con menor disponibilidad de recursos (Tabla 1; Sánchez-Torres *et al.*, 2011).

Los datos de precipitación y temperatura de cada sitio fueron obtenidos de la página web del Servicio Meteorológico Nacional (SMN, 2019; <https://smn.conagua.gob.mx/>). De cada sitio se obtuvieron los datos disponibles de

temperatura y precipitación mensuales de 2015 y 2016, mismos que se promediaron para luego estimar el índice de Lang.

Tabla 1. Valores del Índice de Lang y su clima asociado (Tomada de Sánchez-Torres *et al.*, 2011).

<i>I_L</i>	CLIMA
0-20	Desértico
20-40	Árido
40-60	Semiárido o húmedo de estepa y sabana
60-100	Templado húmedo de bosque disperso
100-160	Templado húmedo de bosque denso
>160	Muy húmedo

El segundo estimador empleado para determinar la disponibilidad de recursos en cada una de las localidades de estudio fueron las medidas dasométricas de la vegetación (Skovsgaard y Vanclay, 2008). Estas medidas se obtuvieron a partir de los árboles hospederos de *C. alpina*, es decir, árboles del género *Quercus*. En cada sitio se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP; 1.3 m de altura) en 45 individuos de *Quercus* que se encontraban cerca de las colonias de *C. alpina*. Cuando los árboles seleccionados presentaban alguna ramificación por debajo de 1.3 m, se midió el diámetro de cada rama y se sumaron. Con estos

datos se obtuvo el área basal empleando la ecuación: $(\pi DAP^2)/4$ (Skovsgaard y Vanclay, 2008).

Finalmente, en cada sitio se midió la cobertura del dosel en 21 puntos en donde crecían colonias de *C. alpina*. Para ello, se empleó un densímetro cóncavo que se colocó justo por encima de las colonias de *C. alpina*. El densímetro cuenta con 24 cuadros, cada cuadro se divide en 4 sub-cuadros, para cada medición se contabilizó en número de sub-cuadros vacíos, este número se multiplicó por 1.04 y el dato obtenido corresponde al porcentaje área del dosel no cubierto por vegetación o apertura del dosel. Para obtener el porcentaje de cobertura del dosel, se restó a 100 el porcentaje de apertura de dosel obtenido (Newton, 2007).

Caracteres reproductivos

Para establecer si existen diferencias entre poblaciones en el patrón de variación intrainflorescencia en caracteres reproductivos, se colectaron botones y frutos en la población de Tomatlán, Puebla, y las medidas obtenidas en cada caso se compararon con las disponibles para la población de Santa Catarina Lachatao, Oaxaca (muestra de 2 botones x 3 regiones x 22 individuos = 132 botones en total y 2 frutos x 3 regiones x 26 individuos = 156 frutos en total; Castillo-Sánchez, 2017; Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro, 2019).

Durante el periodo de floración de *C. alpina* en Tomatlán, Puebla, (febrero a abril de 2020), se colectaron 2 botones de 22 individuos de cada una de las tres zonas de la inflorescencia (*i.e.* base, media y ápice; 2 botones x 3 regiones x 22 individuos = 132 botones en total). Asimismo, durante el periodo de fructificación

(abril a junio de 2020) se colectaron 2 frutos de 26 individuos de cada una de las tres zonas de la infrutescencia (*i.e.* base, media y ápice; 2 frutos x 3 regiones x 26 individuos = 156 frutos en total). Los botones se almacenaron en formaldehído: ácido acético glacial: alcohol etílico y los frutos en bolsas de papel para su posterior procesamiento.

Con los botones se obtuvo el número de granos de polen por antera y por flor, así como el porcentaje de viabilidad, el número de óvulos por flor y la relación polen:óvulos (P/O), siguiendo los procedimientos sugeridos por Castillo-Sánchez (2017). Para determinar la viabilidad de los granos de polen se colocó una antera por flor en un microtubo de 0.5 ml con 200 μ l de lactofenol anilina azul al 1% por al menos 24 horas, cada antera fue abierta para que los granos de polen se suspendieran en la solución. La viabilidad de los granos de polen fue determinada a partir de la forma y color; los granos de polen que se tiñeron de color azul oscuro y tenían forma redonda se tomaron como viables, en cambio los granos de polen con tinción desigual o sin teñir y sin forma definida se tomaron como no viables (Kearns e Inouye, 1993).

Por su parte, en cada uno de los frutos colectados se midió la longitud y el ancho. Posteriormente, los frutos fueron disectados, y en cada uno de ellos se contaron y pesaron 100 semillas. Para estimar el número total de semillas por fruto, se obtuvo el peso de todas las semillas producidas por cada fruto, a partir de la relación con el peso de las 100 semillas pesadas previamente. Las semillas se pesaron en una balanza Shimadzu. El peso promedio de la semilla se estimó dividiendo el peso de 100 semillas entre 100. El *seed-set* se estimó dividiendo el

número de semillas por fruto entre el número de óvulos cuantificado en los botones florales de 15 individuos.

Análisis estadísticos

Las medidas dasométricas (DAP, área basal y cobertura) de la vegetación se compararon entre sitios con pruebas de *t*-student. Para ajustar a la normalidad, los datos de DAP y área basal fueron transformados como \log_{10} , y los de cobertura como arcoseno de $\sqrt{X^{0.5}}$ (Zar, 1984).

Para evaluar la existencia de diferencias en los caracteres reproductivos medidos entre sitios y zonas de la inflorescencia/infrutescencia, se obtuvieron los valores promedio de cada carácter en cada una de las tres zonas de la inflorescencia/infrutescencia. Se emplearon análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas, utilizando los caracteres reproductivos (número de granos de polen por antera y por flor, porcentaje de viabilidad de granos de polen, número de óvulos por flor, relación polen: óvulos, *seed-set*, tamaño del fruto y número y peso de las semillas) como variables de respuesta. En todos los análisis, el sitio con dos niveles (Zacatlán y Santa Catarina Lachatao) se consideró como factor fijo y las tres zonas de la inflorescencia (ápice, medio y base) como medida repetida. Para determinar entre cuales zonas de las inflorescencias o infrutescencias en cada sitio se dan estas diferencias, se aplicaron pruebas *post-hoc* de Tukey. Los datos de porcentaje de viabilidad de granos de polen y *seed-set* se transformaron con arcoseno de $\sqrt{X^{0.5}}$ (Zar, 1984). Para establecer la existencia de un *trade-off* entre el número y tamaño de las semillas producidas en cada zona de la inflorescencia, se

hicieron tres análisis de regresión lineal entre el peso promedio de la semilla y el número total de semillas de cada individuo. Todos los análisis se realizaron con el programa NCSS v.12.

Resultados

Caracterización de la disponibilidad de recursos

La localidad de Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, presenta una temperatura media anual de 18.2 °C y una precipitación de 667.8 mm (SMN, 2019). El índice de Lang estimado para esta localidad fue de 36.69 mm/°C, mismo que está asociado con un clima árido (Tabla 2). Por su parte, la localidad de Tomatlán, Zacatlán, Puebla, presenta una temperatura media anual de 13.6 °C y una precipitación de 889.4 mm (SMN, 2019). El índice de Lang de esta localidad fue de 65.4 mm/°C, asociado con un clima templado húmedo de bosque disperso (Tabla 2).

Todas las medidas dasonómicas de los árboles fueron significativamente diferentes entre sitios (DAP: $t_{88} = 3.71$, $P = 0.0003$; área basal: $t_{88} = 2.35$, $P = 0.0211$; cobertura: $t_{40} = -4.72$, $P < 0.0001$; Fig. 5). Tanto el DAP (media \pm e.e.: 35.37 ± 2.67 cm), como el área basal de los árboles ($1,235.12 \pm 208.73$ cm²) y la cobertura del dosel ($89.15 \pm 1.22\%$) fueron significativamente mayores en Tomatlán, en comparación con Santa Catarina Lachatao. En esta última localidad, se registró un DAP promedio de 21.16 ± 2.67 cm, un área basal promedio de 604.74 ± 163.94 cm² y una cobertura del dosel promedio de $77.57 \pm 2.2\%$ (Fig. 5).

Tabla 2. Tabla comparativa de los distintos climas inferidos a partir del índice de Lang y el valor obtenido para las localidades de estudio.

<i>I_L</i>	CLIMA	Sitio de estudio	Valor <i>I_L</i>
0-20	Desértico		
20-40	Árido	Santa Catarina Lachatao, Oaxaca	36.69
40-60	Semiárido o húmedo de estepa y sabana		
60-100	Templado húmedo de bosque disperso	Tomatlán, Puebla	65.4
100-160	Templado húmedo de bosque denso		
>160	Muy húmedo		

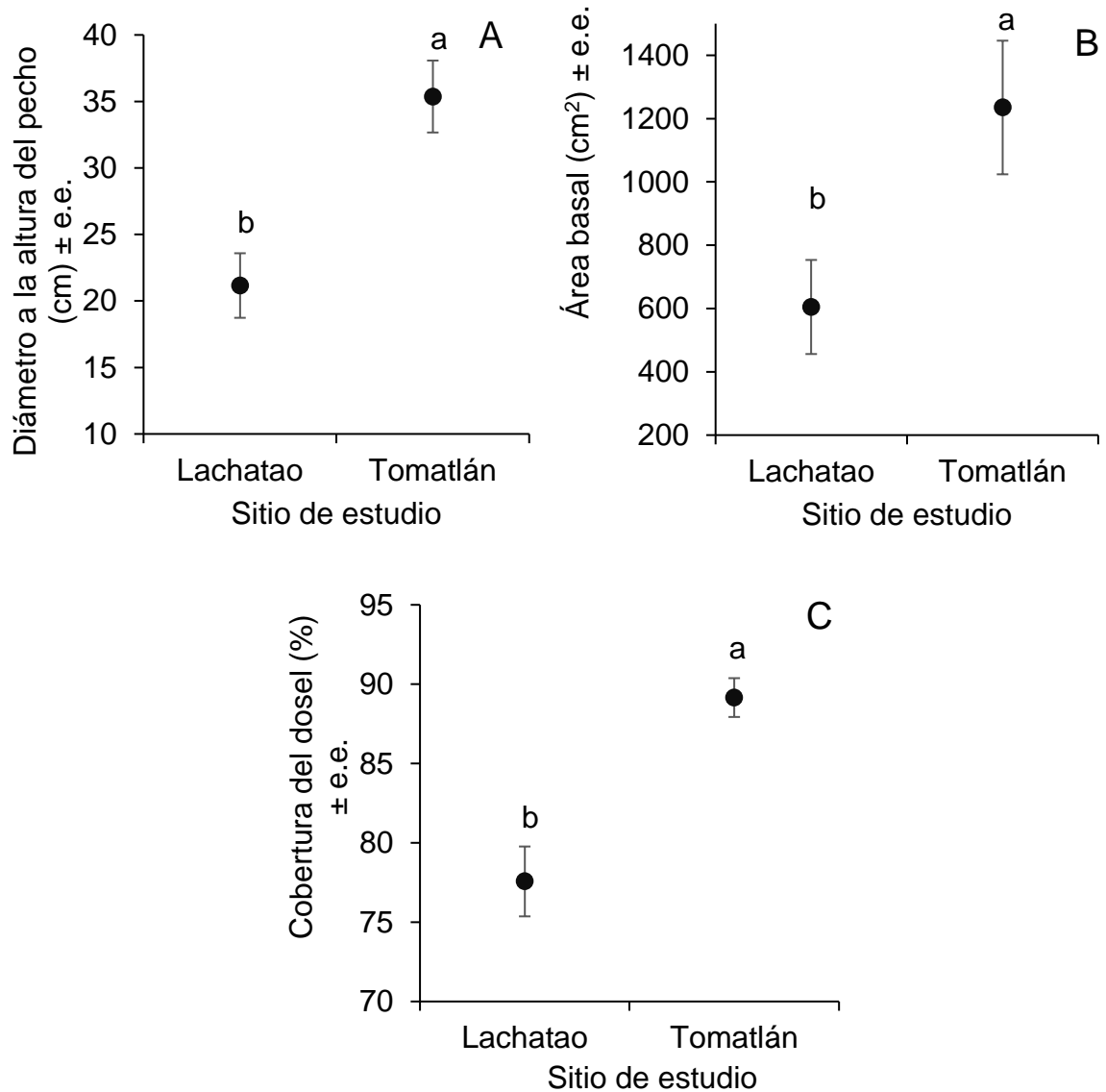


Figura 5. Indicadores de disponibilidad de recursos en dos localidades de *Conopholis alpina*. A) Diámetro a la altura del pecho (DAP) de árboles hospederos del género *Quercus*; B) área basal de los árboles hospederos del género *Quercus*; C) cobertura del dosel. Letras distintas indican diferencias significativas entre sitios. Las barras verticales representan ± 1 error estándar.

Caracteres reproductivos

Se encontraron diferencias significativas en el número y viabilidad de los granos de polen de *C. alpina* entre sitios (número: $F_{1, 41} = 91.43$, $P < 0.0001$; viabilidad: $F_{1, 41} = 5.16$, $P = 0.0284$; Tabla 3). Los botones producidos en Santa Catarina Lachatao tuvieron significativamente más granos de polen ($170,826 \pm 7,598.3$ granos de polen), pero con menor viabilidad (68.08 ± 1.98 %), que los producidos en Tomatlán (número: $78,557 \pm 2,467.8$; viabilidad: 76.75 ± 0.72 %).

Estas dos variables (número y viabilidad de los granos de polen) también fueron significativamente diferentes entre zonas de la inflorescencia (número: $F_{2, 82} = 9.37$, $P < 0.0001$; viabilidad: $F_{2, 82} = 12$, $P < 0.0001$; Tabla 4). Los botones de las zonas media y apical de la inflorescencia produjeron $143,194 \pm 11,157.03$ y $125,651 \pm 9,457.85$ granos de polen, respectivamente, y no difirieron significativamente entre sí. El número de granos de polen producidos en la zona basal ($108,448 \pm 7,753.68$) fue significativamente menor al de la zona media pero fue similar al de la zona apical. Los granos de polen producidos en la zona media de la inflorescencia tuvieron significativamente mayor viabilidad (75.96 ± 1.38 %) que los producidos en las otras zonas. La viabilidad de los granos de polen de los botones de la zona apical (71.31 ± 2.09 %) y basal (69.66 ± 2.21 %) no fue significativamente diferente.

Por último, se encontró un efecto significativo de la interacción entre el sitio y la zona de la inflorescencia sobre el número ($F_{2, 82} = 6.53$, $P = 0.002$) y viabilidad de los granos de polen ($F_{2, 82} = 13.18$, $P < 0.0001$). En Lachatao, la producción de granos de polen de los botones de las zonas media ($202,828 \pm 12,710.8$) y apical ($169,245 \pm 12,386.64$) fue significativamente mayor que la producida en la zona basal ($140,404 \pm 10,765.06$; Fig. 6). Este patrón fue distinto al encontrado en

Tomatlán, en dónde no se detectaron diferencias significativas entre las zonas de la inflorescencia (base: $74,970 \pm 4,534.7$, media: $80,720 \pm 4,558.48$, ápice: $79,982 \pm 3,540.32$) y la producción de granos de polen de las tres zonas fue significativamente menor en comparación con Lachatao (Fig. 6).

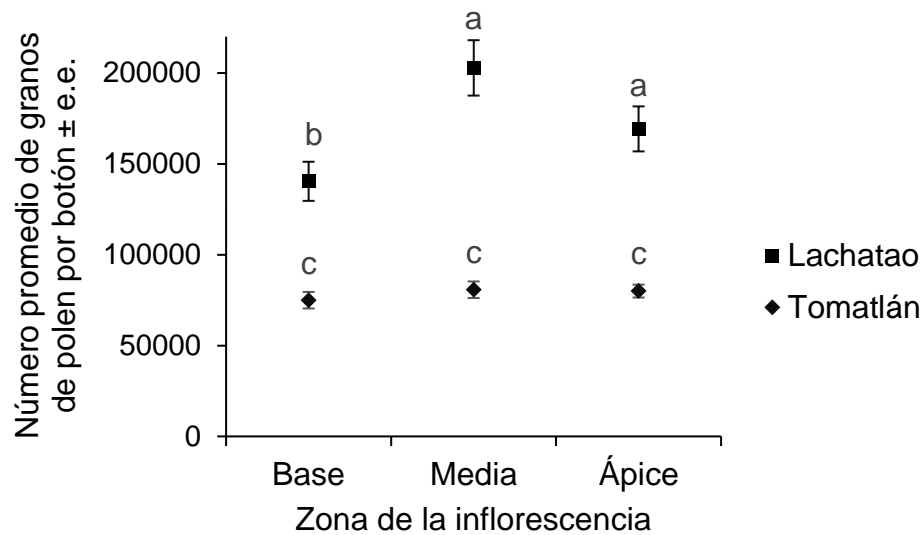


Figura 6. Número promedio de granos de polen por botón floral de *Conopholis alpina* producidos en tres zonas de la inflorescencia (base, zona media y ápice) en dos localidades con distinta disponibilidad de recursos. Letras distintas indican diferencias significativas entre zonas de la inflorescencia y sitios de muestreo. Las barras verticales representan ± 1 error estándar.

En Tomatlán la viabilidad de los granos de polen de las tres zonas de la inflorescencia fue similar (apical: $77.22 \pm 1.27\%$; media: $76.55 \pm 2.46\%$; basal: 76.47

$\pm 1.3 \%$) y no difirió de la registrada en la zona media en Santa Catarina Lachatao ($75.4 \pm 2.46 \%$; Fig. 7). Los granos de polen de los botones de las zonas apical ($65.67 \pm 3.49 \%$) y basal ($63.17 \pm 3.62 \%$) en Lachatao, presentaron una viabilidad similar entre sí y significativamente menor al resto de las zonas de la inflorescencia en Tomatlán y la zona media en Lachatao (Fig. 7).

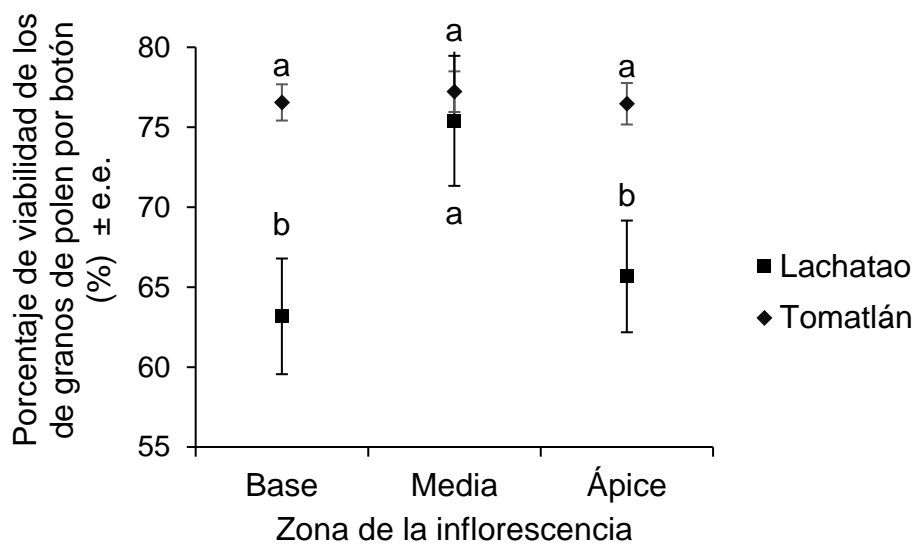


Figura 7. Porcentaje de viabilidad promedio de los granos de polen por botón floral de *Conopholis alpina* producidos en tres zonas dentro de la inflorescencia (base, zona media y ápice) en dos localidades con distinta disponibilidad de recursos. Letras distintas indican diferencias significativas entre zonas de la inflorescencia y sitios de muestreo. Las barras verticales representan ± 1 error estándar

No se encontraron diferencias significativas en el número de óvulos por botón de *C. alpina* entre sitios ($F_{1, 41} = 1.02$, $P = 0.3179$; Tabla 3). Sin embargo, sí se encontró un efecto significativo de la zona de la inflorescencia sobre el número de óvulos por botón ($F_{2, 82} = 37.04$, $P < 0.0001$; Tabla 4). Los botones de la zona media presentaron significativamente más óvulos (892.26 ± 18.43) que los de la zona basal (770.66 ± 25.86) y apical (754.92 ± 13.15), las cuales no difirieron entre sí. Finalmente, se encontró un efecto significativo de la interacción entre el sitio y la zona de la inflorescencia sobre el número de óvulos por botón ($F_{2, 82} = 41.41$, $P < 0.0001$). Los botones de las zonas basal (876.68 ± 26.07) y media (866.73 ± 22.79) de Tomatlán, así como los de la zona media de Lachatao (917.79 ± 27.92) produjeron una cantidad de óvulos similar y significativamente mayor que el resto de las combinaciones de sitio x zona (Fig. 8). La menor producción de óvulos por botón se observó en las zonas apical de Tomatlán (717.91 ± 16.96) y basal de Lachatao (664.64 ± 32.06) que no difirieron entre sí. Por último, la producción de óvulos en la zona apical de la inflorescencia de Lachatao, fue intermedia (791.93 ± 16.72 ; Fig. 8).

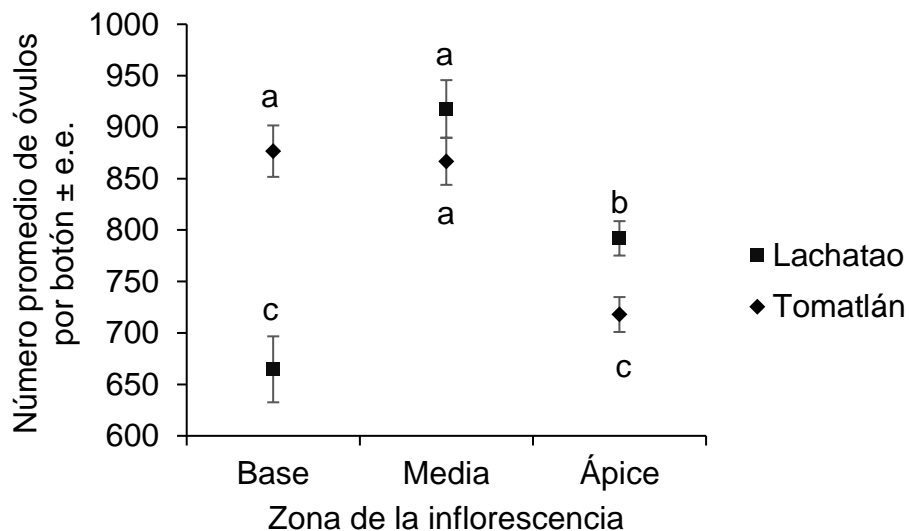


Figura 8. Número promedio de óvulos por botón floral en tres zonas de las inflorescencias (base, zona media y ápice) de *Conopholis alpina* en dos localidades con distinta disponibilidad de recursos. Letras distintas indican diferencias significativas entre zonas de la inflorescencia y sitios de muestreo. Las barras verticales representan ± 1 error estándar.

La relación P/O en Lachatao (217.77 ± 8.78) fue significativamente mayor a la registrada en Tomatlán (98.47 ± 3.35 ; $F_{1, 41} = 89.84$, $P < 0.0001$; Tabla 3). No se encontró un efecto significativo de la zona de la inflorescencia, ni de la interacción entre el sitio y la zona de la inflorescencia sobre la relación P/O (zona: $F_{2, 82} = 1.17$, $P = 0.3168$; Tabla 4; interacción: $F_{2, 82} = 1.03$, $P = 0.3613$, Fig. 9).

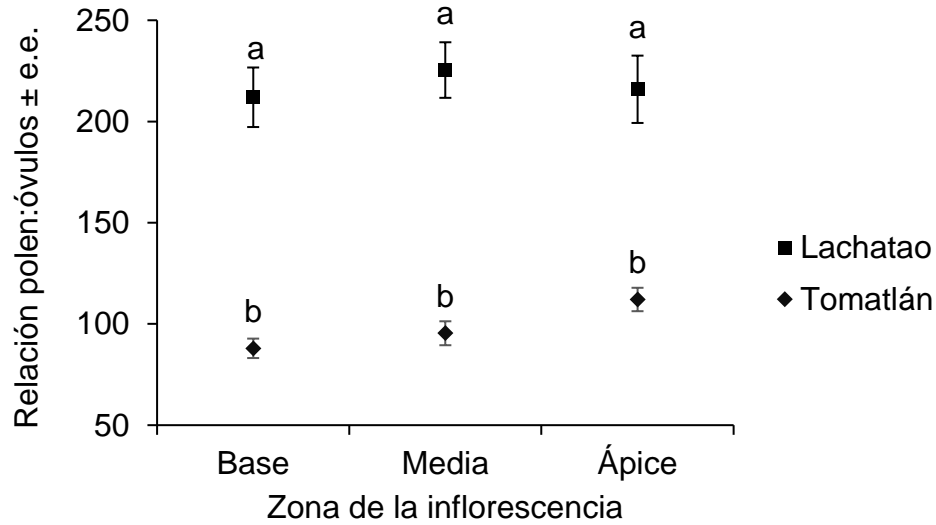


Figura 9. Relación P/O promedio por botón floral en tres zonas de la inflorescencia (base, zona media y ápice) de *Conopholis alpina* en dos localidades con distinta disponibilidad de recursos. Letras distintas indican diferencias significativas entre sitios de muestreo. Las barras verticales representan ± 1 error estándar.

Se encontraron diferencias significativas en el tamaño de los frutos de *Conopholis alpina* entre sitios (longitud: $F_{1, 50} = 22.38$, $P < 0.0001$; ancho: $F_{1, 50} = 63.78$, $P < 0.0001$; Tabla 3). Los frutos producidos en Tomatlán tuvieron significativamente mayor longitud (10.74 ± 0.16 mm) y ancho (8.9 ± 0.16 mm) que los producidos en Santa Catarina Lachatao (longitud: 9.26 ± 0.19 mm; ancho: 6.68 ± 0.16 mm).

Se detectó un efecto significativo de la zona de la infrutescencia sobre la longitud ($F_{2, 100} = 99.28$, $P < 0.0001$; Tabla 4) y el ancho ($F_{2, 100} = 77.96$, $P < 0.0001$; tabla 4) de los frutos. Los frutos de la zona media tuvieron significativamente mayor

tamaño (longitud: 10.88 ± 0.18 mm; ancho: 8.57 ± 0.2 mm) que los de las otras dos zonas, seguidos por los de la zona basal (longitud: 10.29 ± 0.25 mm; ancho: 8.05 ± 0.27 mm), que fueron significativamente más grandes que los del ápice (longitud: 8.83 ± 0.2 mm; ancho: 6.76 ± 0.22 mm).

Finalmente, se encontró un efecto significativo de la interacción entre el sitio y la zona de la infrutescencia sobre el tamaño de los frutos (longitud: $F_{2, 100} = 23.89$, $P < 0.0001$; ancho: $F_{2, 100} = 19.63$, $P < 0.0001$). La mayor longitud se observó en los frutos de las zonas basal (11.57 ± 0.25 mm) y media (11.14 ± 0.23 mm) de Tomatlán, seguido de los frutos de la zona media de Lachatao (10.69 ± 0.27 mm). Los frutos de las zonas apical en Tomatlán (9.5 ± 0.2 mm) y basal en Lachatado (9 ± 0.23 mm) tuvieron una longitud similar entre sí, pero significativamente mayor a los de la zona apical en Lachatao (8.7 ± 0.29 mm; Fig. 10A). Por otro lado, los frutos con el mayor ancho fueron los producidos en las zonas basal (9.69 ± 0.22 mm) y media (9.32 ± 0.22 mm) de Tomatlán. El ancho de los frutos de las zonas apical de Tomatlán (7.69 ± 0.25 mm) y media de Lachatao (7.81 ± 0.25 mm) fue similar entre sí, pero significativamente mayor al de los frutos de las zonas basal (6.41 ± 0.18 mm) y apical (5.83 ± 0.24 mm) de Lachatao (Fig. 10B).

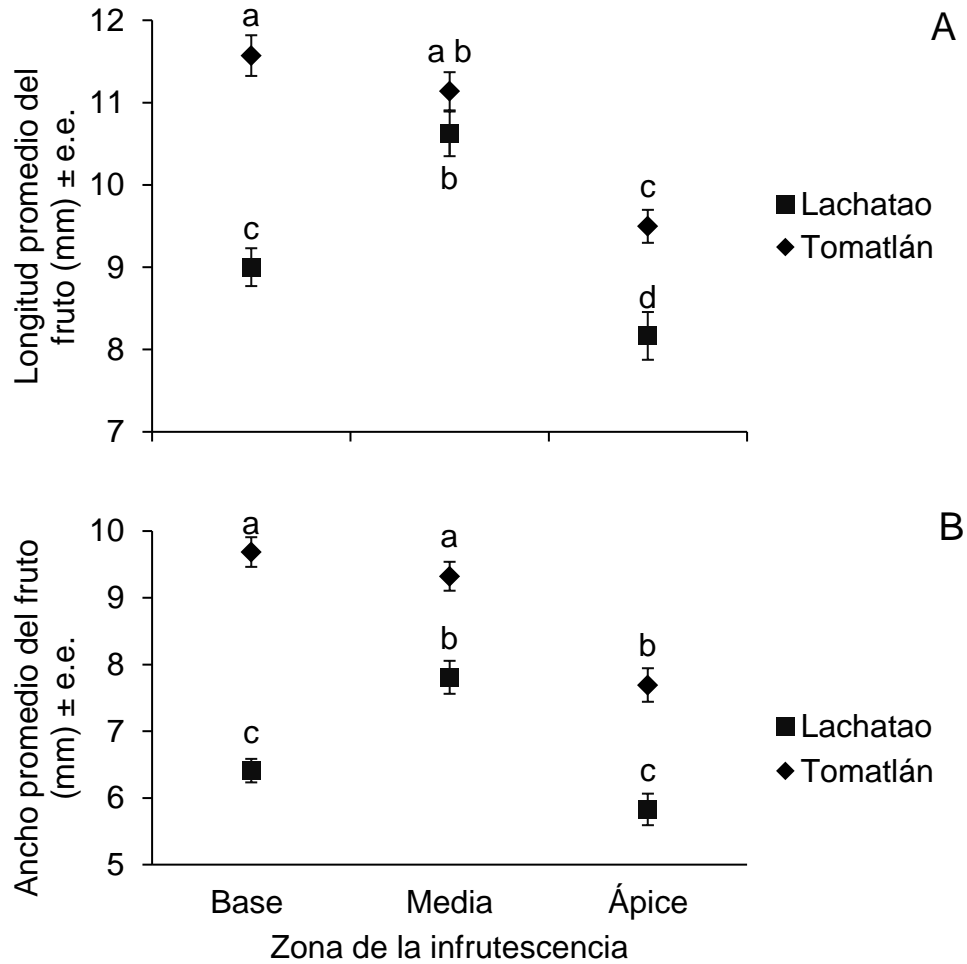


Figura 10. Tamaño promedio de los frutos en tres zonas de la infrutescencia (base, zona media y ápice) de *Conopholis alpina* en dos sitios con disponibilidad de recursos contrastante. A) Longitud promedio del fruto, B) ancho promedio del fruto. Letras distintas indican diferencias significativas entre zonas de la infrutescencia y sitios de muestreo. Las barras verticales representan ± 1 error estándar

Por otro lado, se encontraron diferencias significativas en el número de semillas por fruto de *C. alpina* entre sitios ($F_{1,42} = 133.5$, $P < 0.0001$; Tabla 3). Los

frutos de Tomatlán produjeron significativamente más semillas (806.94 ± 17.17) que los producidos en Lachatao (347.86 ± 27.29). De igual manera, independientemente del sitio, se encontró un efecto significativo de la zona de la infrutescencia en el número de semillas por fruto ($F_{2, 84} = 30.33$, $P < 0.0001$; Tabla 4). La zona media produjo significativamente más semillas (674.07 ± 35.26), que las otras dos zonas. Así mismo, la zona basal (578.17 ± 45.69) tuvo significativamente mayor número de semillas por fruto que la apical (479.95 ± 46.61).

Finalmente, se encontró un efecto significativo de la interacción entre la zona de la infrutescencia y el sitio en la producción de semillas por fruto ($F_{2, 84} = 13.33$, $P < 0.0001$). La mayor producción de semillas por fruto se observó en las zonas basal (860.9 ± 20.71) y media (832.11 ± 28.65) de Tomatlán (Fig. 11). Los frutos de la zona apical de Tomatlán (727.83 ± 30.95) produjeron significativamente menos semillas que los de las otras dos zonas para esa misma localidad, a la vez que tuvieron más semillas que las tres zonas de las infrutescencias en Lachatao. En Lachatao, los frutos de la zona media produjeron significativamente más semillas (516.04 ± 43.4) que los frutos de las zonas basal (295.45 ± 25.58) y apical (232.08 ± 46.34) de esa misma localidad (Fig. 11).

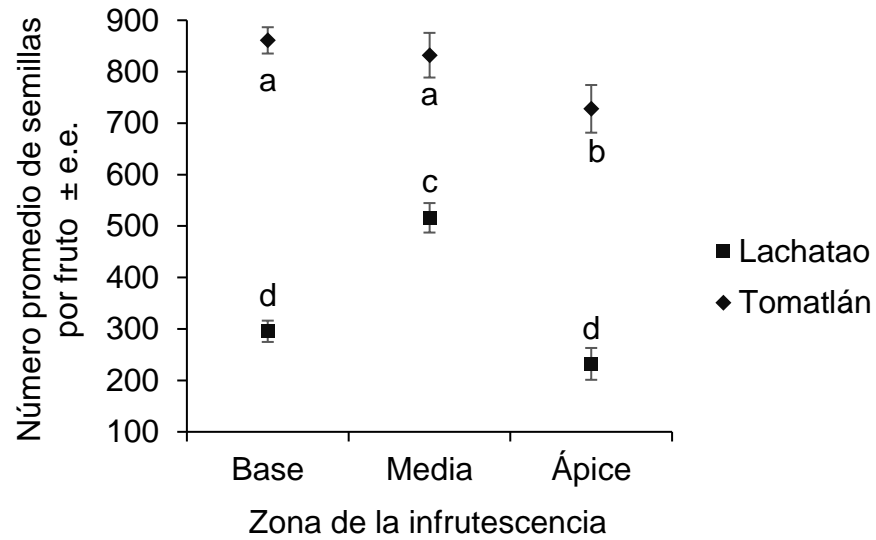


Figura 11. Número promedio de semillas por fruto en tres zonas de la infrutescencia (base, zona media y ápice) de *Conopholis alpina* en dos sitios con disponibilidad de nutrientes contrastante. Letras distintas indican diferencias significativas entre zonas de la infrutescencia y sitios de muestreo. Las barras verticales representan ± 1 error estándar.

El peso promedio de la semilla fue significativamente diferente entre sitios ($F_{1, 42} = 6.98, P = 0.0115$; Tabla 3). Los frutos de Lachatao produjeron semillas significativamente más pesadas (0.181 ± 0.01 mg) que las de Tomatlán (0.138 ± 0.005 mg). Por otro lado, no se encontró un efecto significativo de la zona de la infrutescencia en el peso de la semilla ($F_{2, 84} = 1.16, P = 0.3192$; Tabla 4). Sin embargo, sí se encontró un efecto significativo de la interacción entre la zona de la infrutescencia y el sitio en el peso de la semilla ($F_{2, 84} = 6.54, P = 0.0023$). Las tres zonas de la infrutescencia en Lachatao (basal: 0.175 ± 0.02 mg, media: 0.172 ± 0.02

mg, apical: 0.194 ± 0.002 mg) así como las de la zona basal en Tomatlán (0.157 ± 0.01 mg) registraron el mayor peso promedio de la semilla, mismo que no difirió significativamente entre ellas (Fig. 12). El peso de la semilla de la zona media en Tomatlán (0.149 ± 0.01 mg) fue significativamente menor al de la semilla de la zona apical en Lachatao. Por último, el peso promedio de la semilla de la zona apical en Tomatlán (0.107 ± 0.01 mg) fue similar al de la zona media de esa misma localidad y difirió significativamente del resto de las combinaciones sitio x zona.

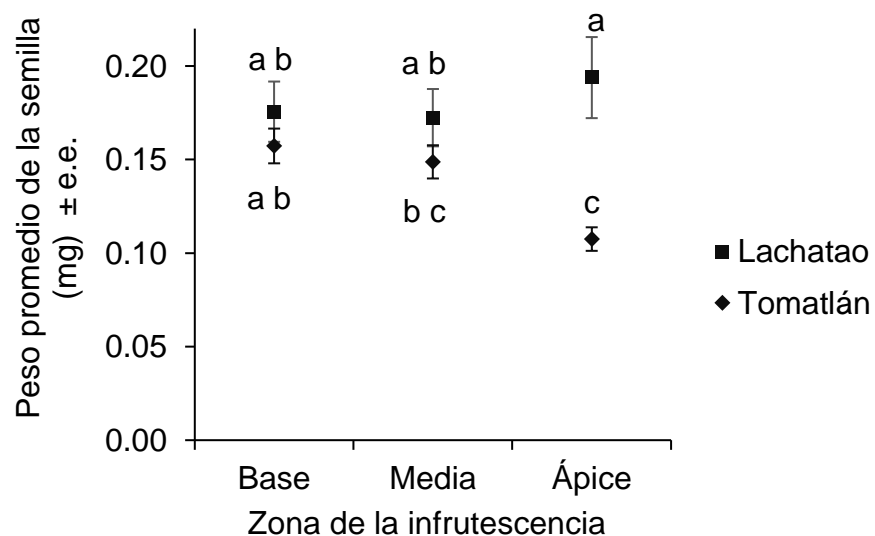


Figura 12. Peso promedio de la semilla en tres zonas de la infrutescencia (base, zona media y ápice) de *Conopholis alpina* en dos sitios con disponibilidad de recursos contrastante. Letras distintas indican diferencias significativas entre zonas de la infrutescencia y sitios de muestreo. Las barras verticales representan ± 1 error estándar.

Los frutos de Tomatlán tuvieron un *seed-set* significativamente mayor ($87.37 \pm 1.8\%$) que los de Lachatao ($43.26 \pm 3.12\%$; $F_{1, 36} = 79.29$, $P < 0.0001$; Tabla 3). Por otro lado, no se encontró un efecto significativo de la zona de la infrutescencia en el *seed-set* ($F_{2, 72} = 2.68$, $P = 0.075$; Tabla 4). Por el contrario, sí se detectó un efecto significativo de la interacción entre la zona de la infrutescencia y los sitios de muestro en el *seed-set* ($F_{2, 72} = 8.75$, $P = 0.0003$; Fig. 13).

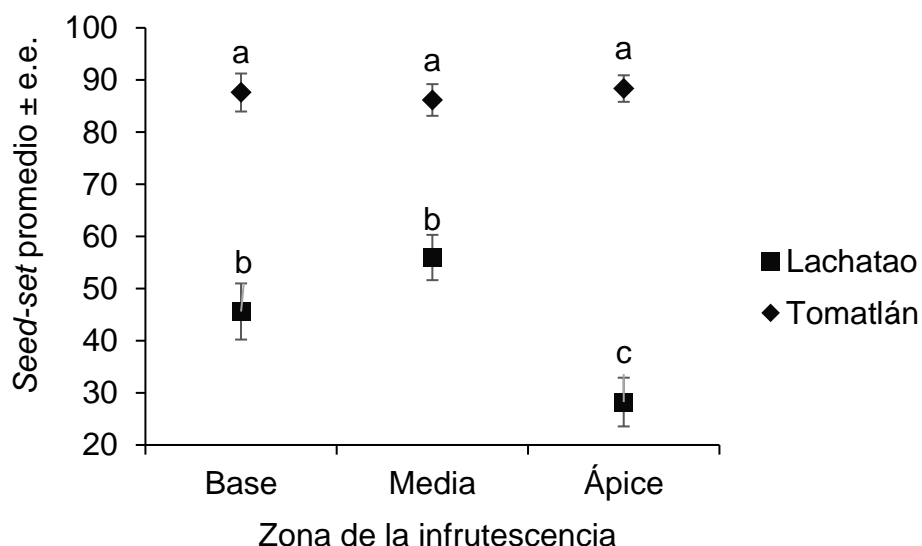


Figura 13. *Seed-set* promedio en tres zonas dentro de la infrutescencia (base, zona media y ápice) de *Conopholis alpina* en dos sitios con disponibilidad de recursos contrastante. Letras distintas indican diferencias significativas entre zonas de la infrutescencia y sitios de muestro. Las barras verticales representan ± 1 error estándar.

Los frutos producidos en las zonas apical ($88.35 \pm 3.65 \%$), basal ($87.59 \pm 2.55 \%$) y media ($86.16 \pm 3.04 \%$) en Tomatlán tuvieron un *seed-set* similar pero significativamente mayor al de las tres zonas de la infrutescencia en Lachatao (Fig. 13). Por su parte, los frutos de las zonas media y basal de Lachatao tuvieron un *seed-set* significativamente mayor ($55.95 \pm 4.34\%$ y $45.6 \pm 4.67\%$, respectivamente) a los de la zona apical ($28.23 \pm 5.38 \%$) de ese mismo sitio (Fig. 13).

Tabla 3. Valores promedio (\pm e.e) de los caracteres reproductivos medidos en inflorescencias de *Conopholis alpina* en Tomatlán, Puebla y Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Se muestran los valores estadísticos del ANOVA.

Caracter reproductivo	Tomatlán	Lachatao	F (gl)	P
Número de granos de polen	$78,557 \pm 2,467.8$	$170,826 \pm 7,598.3$	91.43 (1, 41)	<0.0001
Viabilidad de los granos de polen (%)	76.75 ± 0.72	68.08 ± 1.98	5.16 (1, 41)	0.0284
Número de óvulos	818.2 ± 26.5	791.45 ± 34.37	1.02 (1, 41)	0.3179
Relación P/O	98.47 ± 3.35	217.77 ± 8.78	89.84 (1, 41)	<0.0001
Longitud del fruto (mm)	10.74 ± 0.16	9.26 ± 0.19	22.38 (1, 50)	<0.0001
Ancho del fruto (mm)	8.9 ± 0.16	6.68 ± 0.16	63.78 (1, 50)	<0.0001
Número de semillas	806.94 ± 17.17	347.86 ± 27.29	13.35 (1, 42)	<0.0001
Peso de la semilla (mg)	0.138 ± 0.005	0.181 ± 0.01	6.98 (1, 42)	0.0115
<i>Seed-set</i> (%)	87.37 ± 1.8	43.26 ± 3.12	79.29 (1, 36)	<0.0001

Tabla 4. Valores promedio (\pm e.e.) de los caracteres medidos en estructuras reproductivas de *Conopholis alpina* producidas en tres zonas de la inflorescencia (base, media y ápice). Se muestran los valores estadísticos del ANOVA.

Caracter reproductivo	Zona de la inflorescencia			F (gl)	P
	Base	Media	Ápice		
Número de granos de polen	108 448 \pm 7 753.68	143 194 \pm 11 157.03	125 651 \pm 9 457.85	9.37 (2, 82)	<0.0001
Viabilidad de los granos de polen (%)	69.66 \pm 2.21	75.96 \pm 1.38	71.31 \pm 2.09	12 (2, 82)	<0.0001
Número de óvulos	770.66 \pm 25.86	892.26 \pm 18.43	754.31 \pm 13.15	37.04 (2, 82)	<0.0001
Relación P/O	151.4 \pm 12.41	161.92 \pm 12.48	165.2 \pm 11.85	1.17 (2, 82)	0.3168
Longitud del fruto (mm)	10.29 \pm 0.25	10.88 \pm 0.18	8.83 \pm 0.20	99.28 (2, 100)	<0.0001
Ancho del fruto (mm)	8.05 \pm 0.27	8.57 \pm 0.2	6.76 \pm 0.22	77.96 (2, 100)	<0.0001
Número de semillas	578.17 \pm 45.69	647.07 \pm 35.26	479.95 \pm 46.61	30.33 (2, 84)	<0.0001
Peso de la semilla (mg)	0.166 \pm 0.01	0.161 \pm 0.01	0.151 \pm 0.09	1.16 (2, 84)	0.3192
Seed-set (%)	63.28 \pm 4.45	68.67 \pm 3.72	53.55 \pm 5.94	2.68 (2,72)	0.075

No se encontró una relación significativa entre el número total de semillas y el peso promedio de una semilla en las tres zonas de la infrutescencia en Tomatlán ($F_{1, 20} = 0.031 - 1.048$, $P = 0.32 - 0.86$, $r^2 = 0.001 - 0.049$; Fig.14).

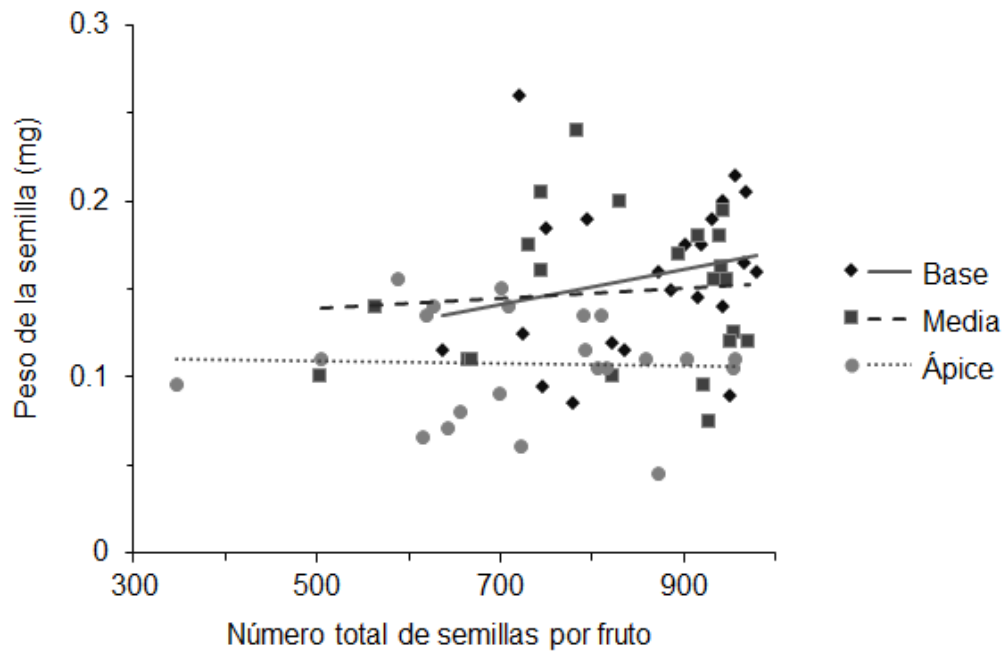


Figura 14. Relación entre el número total de semillas producidas por fruto y el peso promedio de una semilla proveniente de frutos producidos en distintas regiones de la infrutescencia de *Conopholis alpina* en Tomatlán, Puebla.

Discusión

Caracterización de la disponibilidad de recursos

En este estudio se infirió la disponibilidad de recursos de las localidades de estudio a partir de la estimación de parámetros climáticos y medidas dasométricas de los árboles del género *Quercus* presentes en cada localidad. El índice de Lang es primariamente una métrica asociada con la aridez de un sitio (Sánchez-Torres *et al.*, 2011). Sin embargo, dado que se estima a partir de los valores de precipitación

y temperatura, también proporciona información sobre la cantidad de biomasa (Larjavaara y Muller-Landau, 2012), las tasas de descomposición y de mineralización de materia orgánica, así como de la cantidad de nutrientes (Gallardo *et al.*, 2009) de un sitio. De esta forma, sitios con mayor temperatura y humedad, presentarán valores más altos de los distintos parámetros (*i.e.* cantidad de biomasa, tasa de descomposición y mineralización de materia orgánica y cantidad de nutrientes; Gallardo *et al.*, 2009), en comparación con sitios con menor temperatura, menor humedad, o ambas (Sánchez-Torres *et al.*, 2011). En el presente estudio, el sitio Tomatlán (Puebla) tuvo un índice de Lang 1.78 veces mayor que el obtenido para la localidad de Lachatao (Oaxaca). Además, la localidad poblana también presentó valores más altos de precipitación en comparación con la localidad oaxaqueña, lo que sugiere que la localidad poblana tiene mayor biomasa, tasa de descomposición y mineralización, y cantidad de nutrientes disponibles (Sánchez-Torres *et al.*, 2011; Larjavaara y Muller-Landau, 2012).

Por otro lado, los parámetros dasométricos utilizados para caracterizar cada sitio de estudio han sido empleados para estimar la biomasa (Murali *et al.*, 2005) y productividad (Skovsgaard y Vanclay, 2008) de los árboles; características estrechamente relacionadas con los recursos disponibles en un sitio determinado (Coomes y Allen, 2007; Pretzsch, 2009; Slik *et al.*, 2010; Baribault *et al.*, 2012). Sin embargo, algunos autores mencionan que las medidas dasométricas tienen una utilidad limitada si no se toman en cuenta otros parámetros, como los climáticos (Brown, 1997; Cade, 1997; Pretzsch, 2009; Slik *et al.*, 2010), para estimar la biomasa, productividad, y disponibilidad de recursos de un sitio.

En el presente estudio se encontraron diferencias significativas en los parámetros dasométricos entre sitios. La localidad de Tomatlán (Puebla) presentó valores más altos, por lo que, combinados con los datos climáticos, sugiere que este sitio, en general, presenta una mayor biomasa y productividad (Coomes y Allen, 2007; Pretzsch, 2009; Slik *et al.*, 2010; Baribault *et al.*, 2012). Además, el sitio poblano tiene una mayor disponibilidad de recursos en comparación con la localidad de Santa Catarina Lachatao (Oaxaca).

De acuerdo con Brown (1997), un aspecto importante que se debe considerar para tener una descripción robusta del estado de un ecosistema consiste en realizar una caracterización completa de un sitio, incluyendo el mayor número de especies posible. En este estudio, se infirió la disponibilidad de recursos de las localidades de estudio a partir de la estimación de parámetros climáticos y medidas dasométricas de los árboles del género *Quercus* presentes en cada localidad. Aunque en este estudio no se consideraron otras especies vegetales, los resultados obtenidos pueden considerarse adecuados para evaluar la disponibilidad de recursos para *Conopholis alpina* en cada sitio, ya que al ser una planta holoparásita depende totalmente de los recursos que le proporcionan sus árboles hospederos, en este caso, del género *Quercus* (Heide-Jørgensen, 2013).

Caracteres reproductivos

Los resultados mostraron un efecto significativo del sitio en todos los caracteres reproductivos medidos (número y viabilidad de los granos de polen, relación P/O, tamaño de los frutos, número de semillas, peso de la semilla, y *seed-set*), excepto

en el número de óvulos por botón. En cuanto a los caracteres en los que sí se detectaron diferencias significativas entre sitios, la viabilidad del polen, el tamaño del fruto, el número de semillas y el *seed-set*, fueron mayores en Tomatlán en comparación con Lachatao; este patrón parece estar estrechamente relacionado con la mayor cantidad de recursos que hay en el sitio y en particular en los árboles hospederos (Olsen y Olsen, 1981; Heide-Jørgensen, 2013).

Por el contrario, el número de granos de polen, la relación P/O y el peso promedio de las semillas fueron mayores en Lachatao en comparación con Tomatlán. Los primeros dos caracteres sugieren una mayor asignación de recursos a la función masculina en este sitio, la cual requiere una menor inversión de recursos en comparación con la función femenina (Willson, 1979; Schlessman *et al.*, 2004), es decir, es posible que exista diferenciación en la estrategia o patrón de asignación de recursos a las funciones sexuales entre poblaciones (Charlesworth y Charlesworth, 1981; Charlesworth y Morgan, 1991; Brunet, 1992; Brunet y Charlesworth, 1995). Por su parte, la relación inversa entre peso y número de semillas encontrado en Lachatao (Castillo-Sánchez, 2017), pero no en Tomatlán, sugiere la existencia de un *trade-off* entre esos caracteres; este tipo de *trade-offs* ha sido documentado en hábitats en los que existe alguna limitación de recursos (Fenner, 2000). Coincidentemente, el *trade-off* entre peso y número de semillas se registró exclusivamente en Lachatao donde existe una menor cantidad de recursos disponibles.

Por otro lado, independientemente de la localidad de estudio, se encontró un efecto significativo de la zona de la inflorescencia o infrutescencia en el número y viabilidad de los granos de polen, el número de óvulos por botón, el tamaño del fruto

y el número de semillas por fruto. En general, la zona media de la inflorescencia o infrutescencia presentó valores significativamente más altos que las zonas basal y apical, las cuales difirieron entre sí, excepto por la viabilidad de los granos de polen y el número de óvulos que no fue diferente entre la base y el ápice; lo que corrobora la existencia de variación intrainflorescencia en *C. alpina* como se había documentado previamente (Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro, 2019). Por el contrario, no se encontró un efecto de la zona de la inflorescencia en la relación P/O, el *seed-set* y el peso de la semilla. Esto se puede atribuir a que en alguno de los sitios no hay diferencias entre zonas de la inflorescencia, como el *seed-set* en Tomatlán, o el peso de la semilla en Lachatao, por lo que al promediar los valores de ambos sitios no hay variación. En la relación P/O no hay variación intrainflorescencia en ninguno de los dos sitios.

Finalmente, en ocho de los nueve caracteres medidos se encontró un efecto de la interacción entre el sitio y la zona de la inflorescencia o infrutescencia (número y viabilidad de los granos de polen, número de óvulos, tamaño de los frutos, número y peso de las semillas, y *seed-set*), sugiriendo que la variación intrainflorescencia detectada se debe a las diferencias en la disponibilidad de recursos entre sitios. En un estudio similar con *Silene acutifolia*, en el que se compararon diversos caracteres reproductivos entre sitios, no se encontraron efectos significativos de la interacción sitio \times zona de la inflorescencia, lo cual fue atribuido a que las poblaciones presentaban el mismo patrón de variación intrainflorescencia, y que los sitios estudiados se encontraban cercanos y sus características eran similares (Buide, 2004).

En Tomatlán, se encontró un patrón de variación intrainflorescencia únicamente en cinco caracteres reproductivos (número de óvulos, longitud y ancho del fruto, y número y peso de las semillas), donde hay una disminución de la base hacia el ápice de la inflorescencia, lo cual coincide con el patrón de variación y maduración descrito para las inflorescencias racemosas (Wyatt, 1982; Pritchard y Edwards, 2005). Esto sugiere que, aunque no hay diferencias entre las zonas basal y media de la inflorescencia, sí hay un efecto del patrón de maduración intrainflorescencia, determinado por la asignación de los recursos disponibles entre estructuras reproductivas producidas en diferentes zonas de la inflorescencia (Lloyd, 1980; Lloyd *et al.*, 1980; Stephenson, 1981; Sutherland, 1986; Phillipp *et al.*, 1996), ya que el ápice madura al final (*observación personal*) y por lo tanto cuenta con una menor cantidad de recursos disponibles.

Por otro lado, en esa misma localidad no se detectó la existencia de variación intrainflorescencia en el número y viabilidad de los granos de polen, y el *seed-set*, sugiriendo que no existe competencia por recursos entre zonas de la inflorescencia para esos caracteres. En los primeros dos caracteres se puede deber a que en general la producción de polen y las estructuras asociadas con la función masculina son menos costosas (Willson, 1979; Schlessman *et al.*, 2004) y por lo tanto no representan una inversión importante de recursos como aquellas asociadas con la función femenina. Por otra parte, el *seed-set* fue alto en las tres zonas de la inflorescencia (86.16 – 88.35 %), lo que indica que la disponibilidad de recursos a lo largo de la inflorescencia es suficientemente alta como para que no haya una asignación diferencial de recursos entre zonas de la inflorescencia. A partir del *seed-set*, se sugiere que hay una gran inversión de recursos en el éxito reproductivo de

la planta (Herrera, 2009; Zhao *et al.*, 2015; Dai *et al.*, 2016), lo cual se podría ver reflejado en otras medidas del éxito reproductivo, como el porcentaje de germinación de las semillas, o la sobrevivencia y establecimiento de las plántulas (Simons y Johnston, 2000; Leishman, 2000), que probablemente también tengan valores altos.

Los patrones de variación intrainflorescencia en la población de *C. alpina* en Tomatlán, Puebla, difieren de los descritos previamente por Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro (2019) para la población en Santa Catarina Lachatao, donde la zona media de la inflorescencia presenta valores más altos en distintos caracteres reproductivos. Las diferencias en el patrón de variación intra-inflorescencia observados entre las dos localidades de estudio parecen estar determinadas por la disponibilidad de recursos en cada uno de ellos (Coomes y Allen, 2007; Pretzsch, 2009; Slik *et al.*, 2010; Baribault *et al.*, 2012), misma que fue evidenciada a través de su caracterización climática y dasométrica. Es importante mencionar que, la existencia de variación intrainflorescencia en ambos sitios indica que en las dos localidades hay competencia por los recursos disponibles (Lloyd, 1980; Lloyd *et al.*, 1980; Stephenson, 1981; Sutherland, 1986). Sin embargo, es probable que la intensidad de la competencia sea mayor en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, que cuenta con menor disponibilidad de recursos en comparación con Tomatlán, Puebla.

Por otro lado, en ambos sitios se puede observar la existencia de patrones diferenciales de asignación sexual, lo cual está relacionado con la disponibilidad de los recursos y la asignación de estos a cada función (Bawa y Beach, 1981; Charlesworth y Morgan, 1991; Brunet, 1992; Brunet y Charlesworth, 1995; Mazer y

Dawson, 2001). En Tomatlán, donde la disponibilidad de recursos es alta, hay una mayor asignación de los mismos a la función femenina; mientras que, en Lachatao, donde la disponibilidad de recursos es menor, la asignación se dirige mayormente a la función masculina. En ambos casos, la cantidad de recursos asignados a cada función sexual está determinada por el patrón de maduración de las flores a lo largo de la inflorescencia (Lloyd, 1992; Ashman y Hitchens, 2000; Hiei y Ohara, 2002).

En general, los valores de las variables evaluadas fueron mayores en Tomatlán en comparación con Lachatao, lo cual se ve reflejado en un mayor éxito reproductivo, estimado mediante un alto *seed-set* y la ausencia de *trade-offs* entre el peso y número de semillas. Aunque en esta localidad hay una menor producción de granos de polen, el alto éxito reproductivo observado permite inferir que no hay limitación por polen y que los recursos son mayormente asignados al aseguramiento reproductivo (Willson, 1979; Bawa y Beach, 1981; Brunet, 1992). En cambio, la menor disponibilidad de recursos inferida en Lachatao, junto con las características particulares que presenta la inflorescencia (*i.e.* patrón de maduración de la zona media hacia los extremos y una zona basal cubierta por hojarasca; Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro, 2019), hace más intensa la competencia por recursos entre zonas de la inflorescencia. Esto se observa en los *trade-offs* entre el peso y el número de semillas en las zonas basal y apical de las infrutescencias (Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro, 2019), sugiriendo la existencia de una mayor competencia por recursos entre zonas de la inflorescencia, así como entre funciones sexuales (Lloyd, 1980; Lloyd *et al.*, 1980; Bawa y Beach, 1981; Stephenson, 1981; Sutherland, 1986; Charlesworth y Morgan, 1991; Brunet, 1992; Brunet y Charlesworth, 1995; Mazer y Dawson, 2001).

En general, los resultados obtenidos en el presente estudio apoyan de manera directa la hipótesis de competencia por recursos como una explicación a la existencia de variación intrainflorescencia en *C. alpina*. Los resultados que apoyan esta idea son: i) la existencia de diferentes patrones de variación intrainflorescencia entre poblaciones; y, ii) la concordancia entre los patrones de variación y de maduración de las inflorescencias en ambos sitios, como en otras especies vegetales (Herrera, 1991; Guitián y Navarro, 1996; Vaughton y Ramsey, 1998; Medrano *et al.*, 2000; Hiei y Ohara, 2002; Wesselingh y Arnold, 2003; Granado-Yela *et al.*, 2017). Si, por el contrario, el patrón de variación intrainflorescencia se hubiese mantenido igual en ambos sitios, se podría concluir que la arquitectura es la explicación más plausible para explicar este fenómeno (Diggle, 2002, 2003, 2014). Sin embargo, estudios futuros deben tomar en cuenta las características anatómicas de las inflorescencias para determinar cuál es el posible efecto que puede tener la arquitectura en la existencia de variación intrainflorescencia en *C. alpina*, sin descartar el efecto de la competencia por recursos encontrado.

Además, es importante mencionar que al ser poblaciones tan alejadas, con características, dinámicas e interacciones diferentes, no se puede ignorar la posibilidad de que los patrones de variación puedan estar determinados, no solo por la competencia por recursos, sino también por otros aspectos, como la genética y las interacciones bióticas (Herrera, 2017; Kulbaba *et al.*, 2017). Ejemplo de ello se observa en Santa Catarina Lachatao, donde la zona basal de la inflorescencia regularmente se encuentra cubierta por hojarasca, siendo invisible para los polinizadores, por lo que la producción de frutos se lleva a cabo de forma

autogámica, lo que indudablemente puede incidir en la asignación de recursos a otras zonas de la inflorescencia (Castillo-Sánchez y Figueroa-Castro, 2019).

Conclusión

En Tomatlán, Puebla se encontró un patrón de variación intrainflorescencia que disminuye de la base hacia la ápical en el número de óvulos por botón, la longitud y ancho del fruto, el número de semillas por fruto y el peso de la semilla.

En ambos sitios hay competencia por los recursos disponibles, siendo más alta en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, que cuenta con menor disponibilidad de recursos, en comparación con Tomatlán, Puebla. Esto se ve reflejado en dos patrones diferentes de variación dentro de las inflorescencias: de la zona media hacia los extremos de la inflorescencia en Lachatao (tres zonas claramente distinguibles dentro de la inflorescencia), y de las zonas basal y media hacia el ápice en Tomatlán (dos zonas claramente distinguibles dentro de la inflorescencia). Dichos patrones están determinados por la cantidad de recursos asignada a cada función sexual y las estrategias de aseguramiento reproductivo en cada localidad.

Los resultados de la caracterización de la disponibilidad de recursos en cada sitio, así como los cambios en el patrón de variación intrainflorescencia entre sitios y su relación con el patrón de maduración, apoyan la hipótesis de competencia por recursos como explicación de variación intrainflorescencia en *Conopholis alpina*.

Bibliografía

Alonso, C., Pérez, R., Bazaga, P., Medrano, M. y Herrera, C.M. (2018). Within-plant variation in seed size and inflorescence fecundity is associated with epigenetic mosaicism in the shrub *Lavandula latifolia* (Lamiaceae). *Annals of Botany*, 121 (1), 153–160.

Alvarado-Cárdenas, L. (2008). Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 65: Orobanchaceae. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología.

Arceo-Gómez, G., Vargas, C.F, y Parra-Tabla, V. (2017). Selection on intra-individual variation in stigma-anther distance in the tropical tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae). *Plant Biology*, 19 (3), 454-459.

Ashman, T.L., y Hitchens, M.S. (2000). Dissecting the causes of variation in intra-inflorescence allocation in sexually polymorphic species, *Fragaria virginiana* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 87 (2), 197-204.

Ashman, T.L., Pacyna, J., Diefenderfer, C., y Leftwich, T. (2001). Size-dependent sex allocation in a gynodioecious wild strawberry: the effects of sex morph and inflorescence architecture. *International Journal of Plant Sciences*, 162 (2), 327-334.

Baribault, T.W., Kobe, R.K., y Finley, A.O. (2012). Tropical tree growth is correlated with soil phosphorus, potassium, and calcium, though not for legumes. *Ecological Monographs*, 82 (2), 189-203.

Bawa, K.S., y Beach, J.H. (1981). Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68 (2), 254-274.

Bawa, K.S., y Webb, C.J. (1984). Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany*, 71 (5), 736-751.

Brody, A.K., y Morita, S.I. (2000). A positive association between oviposition and fruit set: female choice or manipulation? *Oecologia*, 124 (3), 418-425.

Brown, S. (1997). Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. 55 p.

Brunet, J. (1992). Sex allocation in hermaphroditic plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 7 (3), 79-84.

Brunet, J., y Charlesworth, D. (1995). Floral sex allocation in sequentially blooming plants. *Evolution*, 49 (1), 70-79.

Bruschi, P., Grossoni, P., y Bussotti, F. (2003). Within-and among-tree variation in leaf morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. natural populations. *Trees*, 17 (2), 164-172.

Buide, M.L. (2004). Intra-inflorescence variation in floral traits and reproductive success of the hermaphrodite *Silene acutifolia*. *Annals of Botany*, 94 (3), 441-448.

Buide, M.L. (2008). Disentangling the causes of intrainflorescence variation in floral traits and fecundity in the hermaphrodite *Silene acutifolia*. *American Journal of Botany*, 95 (4), 490-497.

Byrne, M., y Mazer, S.J. (1990). The effect of position on fruit characteristics, and relationships among components of yield in *Phytolacca rivinoides* (Phytolaccaceae). *Biotropica*, 22 (4), 353-365.

Cade, B.S. (1997). Comparison of tree basal area and canopy cover in habitat models: Subalpine forest. *The Journal of Wildlife Management*, 61 (2), 326-335.

Cao, G., Xue, L., Li, Y., y Pan, K. (2011). The relative importance of architecture and resource competition in allocation to pollen and ovule number within inflorescences of *Hosta ventricosa* varies with the resource pools. *Annals of Botany*, 107 (8), 1413-1419.

Cao, G.X., T. Xie, B.X. Wu y Yang, C.P. (2015). Floral sex allocation and reproductive success within inflorescences of *Hosta ventricosa*, a pseudogamous apomict. *Journal of Plant Ecology*, 8 (2), 142-153.

Carlquist, S. (1969). Toward acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy. *Phytomorphology*, 19 (4), 332-362.

Castellanos, M.C., Medrano, M. y Herrera, C.M. (2008). Subindividual variation and genetic versus environmental effects on seed traits in a European *Aquilegia*. *Botany*, 86 (10), 1125-1132.

Castillo-Sánchez, I.L. (2017). Biología reproductiva de *Conopholis alpina* (Orobanchaceae) en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México. 106 pp.

Castillo-Sánchez, I.L., y Figueroa-Castro, D.M. (2019). Intra-inflorescence variation in reproductive traits of *Conopholis alpina* (Orobanchaceae): effect of flower maturation pattern and resource competition. *Plant Ecology*, 220 (7-8), 721-729.

Charlesworth, D., y Charlesworth, B. (1981). Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biological Journal of the Linnean Society*, 15 (1), 57-74.

Charlesworth, D., y Morgan, M.T. (1991). Allocation of resources to sex functions in flowering plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Biological Sciences*, 332 (1262), 91-102.

Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). (2013). Estudio de cuenca de abasto para la región Chignahuapan-Zacatlán, Puebla.

Coomes, D.A., y Allen, R.B. (2007). Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology*, 95 (5), 1084-1097.

Dai, C., Liang, X., Ren, J., Liao, M., Li, J. y Galloway, L.F. (2016). The mean and variability of a floral trait have opposing effects on fitness traits. *Annals of Botany*, 117 (3), 421-429.

Delesalle, V.A., Mazer, S.J., y Paz, H. (2008). Temporal variation in the pollen: ovule ratios of *Clarkia* (Onagraceae) taxa with contrasting mating systems: field populations. *Journal of Evolutionary Biology*, 21 (1), 310-323.

Diggle, P.K. (1995). Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26 (1), 531-552.

Diggle, P.K. (1997). Ontogenetic contingency and floral morphology: the effects of architecture and resource limitation. *International Journal of Plant Sciences*, 158 (S6), S99-S107.

Diggle, P.K. (2002). A developmental morphologist's perspective on plasticity. *Evolutionary Ecology*, 16 (3), 267-283.

Diggle, P.K. (2003). Architectural effects on floral form and function: a review. *Regnum Vegetabile*, 59(2), 63-80.

Diggle, P.K. (2014). Modularity and intra-floral integration in metameric organisms: plants are more than the sum of their parts. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B Biological Science*, 369 (1649), 20130253.

Ehrlen, J. (1992). Proximate limits to seed production in a herbaceous perennial legume, *Lathyrus vernus*. *Ecology*, 73 (5), 1820-1831.

Emms, S.K. (1993). Andromonoecy in *Zigadenus paniculatus* (Liliaceae): spatial and temporal patterns of sex allocation. *American Journal of Botany*, 80 (8), 914-923.

Emms, S.K. (1996). Temporal patterns of seed set and decelerating fitness returns on female allocation in *Zigadenus paniculatus* (Liliaceae), an andromonoecious lily. *American Journal of Botany*, 83 (3), 304-315.

Espadaler, X., y Gómez, C. (2001). Female performance in *Euphorbia characias*: effect of flower position on seed quantity and quality. *Seed Science Research*, 11 (2), 163-172.

Fenner, M. (2000). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing, Londres, Reino Unido, 410 p.

Gallardo, A., Covelo, F., Morillas, L., y Delgado, M. (2009). Ciclos de nutrientes y procesos edáficos en los ecosistemas terrestres: especificidades del caso mediterráneo y sus implicaciones para las relaciones suelo-planta. *Revista Ecosistemas*, 18(2), 4-19.

Gómez, J.M., y Zamora, R. (2003). Factors affecting intrafruit pattern of ovule abortion and seed production in *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Plant Systematics and Evolution*, 239 (3-4), 215-229.

Granado-Yela, C., Balaguer, L., Cayuela, L., y Méndez, M. (2017). Unusual positional effects on flower sex in an andromonoecious tree. Resource competition, architectural constraints, or inhibition by the apical flower? *American Journal of Botany*, 104 (4), 608-615.

Gutián, J., Medrano, M., y Oti, J.E. (2004). Variation in floral sex allocation in *Polygonatum odoratum* (Liliaceae). *Annals of Botany*, 94 (3), 433-440.

Gutián, J., y Navarro, L. (1996). Allocation of reproductive resources within inflorescences of *Petrocoptis grandiflora* (Caryophyllaceae). *Canadian Journal of Botany*, 74 (9), 1482-1486.

Halpern, S.L. (2005). Sources and consequences of seed size variation in *Lupinus perennis* (Fabaceae): adaptive and non-adaptive hypotheses. *American Journal of Botany*, 92 (2), 205-213.

Heide-Jørgensen, H.S. (2013). Introduction: the parasitic syndrome in higher plants. En *Parasitic Orobanchaceae: parasitic mechanisms and control strategies* (1-18). Springer Science and Business Media, Nueva York.

Herrera, J. (1991). Allocation of reproductive resources within and among inflorescences of *Lavandula stoechas* (Lamiaceae). *American Journal of Botany*, 78 (6), 789-794.

Herrera, C.M. (2009). *Multiplicity in unity: plant subindividual variation and interactions with animals*. University of Chicago Press.

Herrera, C.M. (2017). The ecology of subindividual variability in plants: patterns, processes, and prospects. *Web Ecology*, 17 (2), 51-64.

Hiei, K., y Ohara, M. (2002). Variation in fruit-and seed set among and within inflorescences of *Melampyrum roseum* var. *japonicum* (Scrophulariaceae). *Plant Species Biology*, 17 (1), 13-23.

Hiraga, T., y Sakai, S. (2007). The effects of inflorescence size and flower position on biomass and temporal sex allocation in *Lobelia sessiliflora*. *Plant Ecology*, 188 (2), 205-214.

Housley, T.L., y Peterson, D.M. (1982). Oat stem vascular size in relation to kernel number and weight: I, Controlled environment. *Crop Science*, 22 (2), 259–263.

Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal (INAFED). (2010). Enciclopedia de los municipios y delegaciones de México, Estado de Oaxaca. <http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM20oaxaca/index.html>

Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). (2005). Prontuario de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos: Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. 9 pp.

Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). (2009). Prontuario de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos: Zacatlán, Puebla. 9 p.

Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). (2020). Mapa digital de México. <http://gaia.inegi.org.mx/mdm6/>

Iracheta C.A. (2010). Plan de Ordenamiento Ecológico de Zacatlán. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), H. Ayuntamiento Municipal de Zacatlán 2008-2010, El Colegio Mexiquense. México, D.F.

http://www.zacatlan.gob.mx/articulo11/1/decretos/ordenamiento_ecologico_zacatlan.pdf

Ishii, H.S., y Sakai, S. (2002). Temporal variation in floral display size and individual floral sex allocation in racemes of *Nartheicum asiaticum* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, 89 (3), 441-446.

Itagaki, T., y Sakai, S. (2006). Relationship between floral longevity and sex allocation among flowers within inflorescences in *Aquilegia buergeriana* var. *oxysepala* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 93 (9), 1320-1327.

Kearns, C.A. e Inouye, D.W. (1993). *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Niwot. 583 p.

Klibert, A., y Eckert, C.G. (2004). Sequential decline in allocation among flowers within inflorescences: proximate mechanisms and adaptive significance. *Ecology*, 85 (6), 1675-1687.

Kudo, G., Maeda, T., y Narita, K. (2001). Variation in floral sex allocation and reproductive success within inflorescences of *Corydalis ambigua* (Fumariaceae): pollination efficiency or resource limitation? *Journal of Ecology*, 89 (1), 48-56.

Kulbaba, M.W., Clocher, I.C., y Harder, L.D. (2017). Inflorescence characteristics as function-valued traits: Analysis of heritability and selection on architectural effects. *Journal of Systematics and Evolution*, 55 (6), 559-565.

Ladio, A.H. y Aizen, M.A. (1999). Early reproductive failure increases nectar production and pollination success of late flowers in south Andean *Alstroemeria aurea*. *Oecologia*, 120 (2), 235-241.

Larjavaara, M., y Muller - Landau, H.C. (2012). Temperature explains global variation in biomass among humid old - growth forests. *Global Ecology and Biogeography*, 21(10), 998-1006.

Leishman, M.R. (2001). Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos*, 93(2), 294-302.

Liu, C.W., y Huang S.Q. (2012). Does the relative importance of resource competition and architectural effect in floral variation vary with stages of floral ontogeny? *Journal of Systematics and Evolution*, 50 (2), 119-124.

Lloyd, D.G. (1980). Sexual strategies in plants I. A hypothesis of serial adjustment of maternally investment during one reproductive session. *New Phytologist*, 86 (1), 69-79.

Lloyd, D.G. (1992). Self-and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *International Journal of Plant Sciences*, 153 (3), 370-380.

Lloyd, D.G., Webb C.J., y Primack, R.B. (1980). Sexual strategies in plants: II. Data on the temporal regulation of maternal investment. *New Phytologist*, 86 (1), 81-92.

Lu, N.N., Li, X.H., Li, L., y Zhao, Z.G. (2015). Variation of nectar production in relation to plant characteristics in protandrous *Aconitum gymnantrum*. *Journal of Plant Ecology*, 8 (2), 122-129.

Mazer, S.J., y Dawson K.A. (2001). Size-dependent sex allocation within flowers of the annual herb *Clarkia unguiculata* (Onagraceae): ontogenetic and among-plant variation. *American Journal of Botany*, 88 (5), 819-831.

Medrano, M., Guitián, P., y Guitián, J. (2000). Patterns of fruit and seed set within inflorescences of *Pancratium maritimum* (Amaryllidaceae): Non uniform pollination, resource limitation, or architectural effects? *American Journal of Botany*, 87 (4), 493-501.

Muñoz-Hernández, A.E., Figueroa-Castro, D.M., y Campos-Villanueva, A. (2020). Seasonal variation in the diversity of flowering orchids at Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, Mexico. *Botanical Sciences*, 98 (3), 573-584.

Murali, K.S., Bhat, D.M., y Ravindranath, N.H. (2005). Biomass estimation equations for tropical deciduous and evergreen forests. *International Journal of Agricultural Resources, Governance and Ecology*, 4 (1), 81-92.

Newton, A. (2007). Understanding forest dynamics. En *Forest ecology and conservation: a handbook of techniques* (147-202). Oxford University Press on Demand.

Olsen, S., y Olsen, I.D. (1981). Observations on the biology of *Boschniakia hookeri* (Orobanchaceae). *Nordic Journal of Botany*, 1 (5), 585-594.

Ordano, M., Tejada, K. A., y Benavídez, A. (2011). Caracterización de la variación intra-individual en tamaño y forma del fruto en *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Lilloa*, 48 (2), 189-204.

Phillipp, M., Woodell, S.R.J., Böcher, J., y Mattsson, O. (1996). Reproductive biology of four species of *Pedicularis* (Scrophulariaceae) in west Greenland. *Arctic and Alpine Research*, 28 (4), 403-413.

Pretzsch, H. (2009). Forest dynamics, growth, and yield: Review, analysis of the present state, and perspective. En *Forest growth, growth and yield: From measurement to model*. Springer, Berlin, Alemania.

Pritchard, K. y Edwards, W. (2005). Architectural constraint in fruit production of *Crotalaria spectabilis* (Fabaceae). *Plant Species Biology*, 20 (1), 41-46.

Rzedowski, G. (1998). Flora del bajío y de Regiones adyacentes. Fascículo 69: Orobanchaceae. Instituto de Ecología, A.C. Centro Regional del Bajío; Pátzcuaro, Michoacán.

Sánchez-Torres, G., Ospina-Noreña, J.E., Gay-García, C., y Conde, C. (2011). Vulnerability of water resources to climate change scenarios. Impacts on the irrigation districts in the Guayalejo-Tamesí river basin, Tamaulipas, México. *Atmósfera*, 24 (1), 141-155.

Schlessman, M.A., Underwood, N., Watkins, T.I., Graceffa, L.M., y Cordray, D. (2004). Functions of staminate flowers in andromonoecious *Pseudocymopterus montanus* (Apiaceae, Apioideae). *Plant Species Biology*, 19(1), 1-12.

Seifi, E., Guerin, J., Kaiser, B., y Sedgley, M. (2015). Flowering and fruit set in olive: A review. *Journal of Plant Physiology*, 5 (2), 1263-1272.

Servicio Meteorológico Nacional (SMN). (2019). Normales Climatológicas por Estado. <https://smn.conagua.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado>

Simons, A.M., y Johnston, M.O. (2000). Variation in seed traits of *Lobelia inflata* (Campanulaceae): sources and fitness consequences. *American Journal of Botany*, 87 (1), 124-132.

Skovsgaard, J.P., y Vanclay, J.K. (2008). Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 81 (1), 13-31.

Slik, J.W., Aiba, S., Brearley, F.Q., Chuck H. Cannon, C., Forshed O., Kitayama, K., Nagamasu, H., Nilus, R., Payne, J., Paoli, G., Poulsen A.D., Raes,

N., Sheil, D., Sidiyasa, K.K., Suzuki, E., y van Valkenburg, J.L. (2010). Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 19 (1), 50-60.

Sobral, M., Guitián, J., Guitián, P., y Larrinaga, A.R. (2013). Selective pressure along a latitudinal gradient affects subindividual variation in plants. *PLoS One*, 8 (9): e74356.

Sobral, M., Guitián, J., Guitián, P., y Larrinaga, A.R. (2014). Seed predators exert selection on the subindividual variation of seed size. *Plant Biology*, 16 (4), 836-842.

Solomon, B.P. (1988). Patterns of pre-and postfertilization resource allocation within an inflorescence: evidence for interovary competition. *American Journal of Botany*, 75 (7), 1074-1079.

Stephenson, A.G. (1981). Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12 (1), 253-281.

Susko, D.J., y Lovett-Doust, L. (1999). Effects of resource availability, and fruit and ovule position on components of fecundity in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *New Phytologist*, 144 (2), 295-306.

Sutherland, S. (1986). Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants?. *Evolution*, 40(1), 117-128.

Thomson, J.D. (1989). Deployment of ovules and pollen among flowers within inflorescences. *Evolutionary Trends in Plants*, 3 (1), 65-68.

Torices, R., y Méndez, M. (2010). Fruit size decline from the margin to the center of capitula is the result of resource competition and architectural constraints. *Oecologia*, 164 (4), 949-958.

Tuomi, J., y Vuorisalo, T. (1989). What are the units of selection in modular organisms? *Oikos*, 54 (2), 227-233.

Vallius, E. (2000). Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae). *Functional Ecology*, 14 (5), 573-579.

Van Steveninck, R. (1957). Factors affecting the abscission of reproductive organs in yellow lupins (*Lupinus luteus* L.) I. The effect of different patterns of flower removal. *Journal of Experimental Botany*, 8 (3), 373-381.

Vaughton, G. (1993). Nonrandom patterns of fruit set in *Banksia spinulosa* (Proteaceae): interovary competition within and among inflorescences. *International Journal of Plant Sciences*, 154 (2), 306-313.

Vaughton, G., y Ramsey, M. (1998). Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginata* (Proteaceae). *Journal of Ecology*, 86 (4), 563-573.

Wesselingh, R.A., y Arnold, M.L. (2003). A top-down hierarchy in fruit set on inflorescences in *Iris fulva* (Iridaceae). *Plant Biology*, 5 (6), 651-660.

Willson, M.F. (1979). Sexual selection in plants. *The American Naturalist*, 113 (6), 777-790.

Winn, A.A. (1996). Adaptation to fine-grained environmental variation: an analysis of within-individual leaf variation in an annual plant. *Evolution*, 50 (3), 1111-1118.

White, J. (1979). The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10(1), 109-145.

Wolfe, L.M. (1992). Why does the size of reproductive structures decline through time in *Hydrophyllum appendiculatum* (Hydrophyllaceae)?: developmental constraints vs. resource limitation. *American Journal of Botany*, 79 (11), 1286-1290.

Wolfe, L.M., y Denton, W. (2001). Morphological constraints on fruit size in *Linaria canadensis*. *International Journal of Plant Sciences*, 162 (6), 1313-1316.

Wyatt, R. (1982). Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set. *American Journal of Botany*, 69 (4), 585-594.

Zar, J. (1984). *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Nueva Jersey, EEUU. 718 p.

Zeng, Y.F., Bai, W.N., Zhou, Y., y Zhang, D.Y. (2009). Variation in floral sex allocation and reproductive success in sequentially flowering inflorescence of *Corydalis remota* var. *lineariloba* (Fumariaceae). *Journal of Integrative Plant Biology*, 51 (3), 299-307.

Zhao, Z.G., Meng, J.L., Fan, B.L., y Du, G.Z. (2008). Reproductive patterns within racemes in protandrous *Aconitum gymnantrum* (Ranunculaceae): potential mechanism and among-family variation. *Plant Systematics and Evolution*, 273 (3-4), 247-256.

Zhao, Z.G., Liu Z.J., y Conner, J. (2015). Plasticity of floral sex allocation within inflorescences of hermaphrodite *Aconitum gymnantrum*. *Journal of Plant Ecology*, 8 (2), 130-135.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00200

Matrícula: 2183801650

Variación intrainflorescencia en caracteres florales y reproductivos de *Conopholis alpina* (Orobanchaceae): efecto de la competencia por recursos o de la arquitectura?



[Signature]
ITZEL LIZBETH CASTILLO SANCHEZ
ALUMNA

REVISÓ

[Signature]
MTRA. ROSALÍA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS

[Signature]
DRA. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE

PRESIDENTA

[Signature]
DRA. PAULA SOSENSKI CORREA

VOCAL

[Signature]
DR. EDUARDO CUEVAS GARCIA

VOCAL

[Signature]
DR. FRANCISCO JOSE GUTIERREZ MENDIETA

SECRETARIO

[Signature]
M. EN C. FERNANDO VITE GONZALEZ

Con base en la Legislación de la Universidad Autónoma Metropolitana, en la Ciudad de México se presentaron a las 10:00 horas del día 21 del mes de abril del año 2021 POR VÍA REMOTA ELECTRÓNICA, los suscritos miembros del jurado designado por la Comisión del Posgrado:

DRA. PAULA SOSENSKI CORREA
DR. EDUARDO CUEVAS GARCIA
DR. FRANCISCO JOSE GUTIERREZ MENDIETA
M. EN C. FERNANDO VITE GONZALEZ

Bajo la Presidencia de la primera y con carácter de Secretario el último, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRA EN BIOLOGIA

DE: ITZEL LIZBETH CASTILLO SANCHEZ

y de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

Aprobar

Acto continuo, la presidenta del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

El presente documento cuenta con la firma –auténtica, escaneada o digital, según corresponda- del funcionario universitario competente, que certifica que las firmas que aparecen en esta acta – Temporal, digital o dictamen- son auténticas y las mismas que usan los c.c. profesores mencionados en ella