

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California).

La investigación fue financiada por el CONAHCYT (Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías).

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México). El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo o titular de los Derechos de Autor.

**Centro de Investigación Científica y de Educación  
Superior de Ensenada, Baja California**



---

**Maestría en Ciencias  
en Ciencias de la Vida  
con orientación en Biología Ambiental**

---

**Variación fenotípica de caracteres vegetativos y reproductivos  
de *Hesperoyucca whipplei* (Asparagaceae) en Baja California,  
México**

Tesis  
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de  
Maestra en Ciencias

Presenta:

**Melissa Michelle Alvarez Mexia**

Ensenada, Baja California, México  
2024

Tesis defendida por  
**Melissa Michelle Alvarez Mexia**

y aprobada por el siguiente Comité

---

**Dra. Maria Clara Arteaga Uribe**  
Co-directora de tesis

---

**Dr. Rafael Bello Bedoy**  
Co-director de tesis

**Dr. Rodrigo Méndez Alonzo**

**Dra. Fabiola Lafarga de la Cruz**



---

**Dr. Edgardo Sepúlveda Sánchez Hidalgo**

Coordinador del Posgrado en Ciencias de la Vida

---

**Dra. Ana Denise Re Araujo**

Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Melissa Michelle Alvarez Mexia** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestra en Ciencias en Ciencias de la Vida con orientación en Biología Ambiental.

**Variación fenotípica de caracteres vegetativos y reproductivos de *Hesperoyucca whipplei* (Asparagaceae) en Baja California, México**

Resumen aprobado por:

---

Dra. Maria Clara Arteaga Uribe

**Codirectora de tesis**

---

Dr. Rafael Bello Bedoy

**Codirector de tesis**

La variación fenotípica hereditaria de diferentes órganos de las plantas se ha relacionado con adaptaciones para tolerar el ambiente abiótico y mantener relaciones ecológicas. Específicamente se ha planteado que los órganos vegetativos de las plantas están bajo selección por disponibilidad de agua o luz, mientras que la variación de rasgos florales en especies con polinización zoocórica está fuertemente influenciada por sus polinizadores. Esto sugiere que la fortaleza de la covariación fenotípica entre órganos vegetativos y florales puede ser diferente dependiendo del estrés ambiental considerado. Según la hipótesis de Berg, las plantas con sistemas de polinización especializados desvinculan la morfología floral de la variación fenotípica en los caracteres vegetativos debido a la presión selectiva del polinizador. Se probó esto en la yuca de chaparral, *Hesperoyucca whipplei*, ya que se distribuye en diferentes ambientes a lo largo de la península de Baja California, y es polinizada únicamente por la polilla *Tegeticula maculata*. Esperamos que la heterogeneidad ambiental afecte principalmente a los niveles de variación fenotípica de los órganos vegetativos de las poblaciones de *H. whipplei*, causando cambios en la morfología entre poblaciones. Sin embargo, dada la polinización obligada, esperamos que la variación de los rasgos florales sea menor que la variación de sus rasgos vegetativos. Para probarlo, se tomaron datos morfométricos vegetativos y reproductivos de 202 individuos en 16 localidades. Los resultados mostraron amplia variación fenotípica en los caracteres vegetativos y reproductivos no florales y una menor variación fenotípica en los caracteres florales, especialmente el pistilo, con el cual interactúa directamente el polinizador. La temperatura y precipitación influyeron significativamente en la variación de la altura total de la planta y sobre los pétalos y pistilo en las flores. Se detectó una asociación entre los caracteres vegetativos y los reproductivos no florales, mientras que no se encontró una relación con los caracteres florales. A partir de esto se identificaron dos módulos fenotípicos altamente integrados, uno vegetativo y uno floral, lo que respalda la hipótesis de Berg y sugiere que experimentan presiones de selección diferentes. Nuestros hallazgos resaltan como la variación fenotípica en poblaciones de plantas es modulada por condiciones ambientales e interacciones ecológicas.

**Palabras clave:** Baja California, *Hesperoyucca whipplei*, hipótesis de Berg, variación fenotípica

Abstract of the thesis presented by **Melissa Michelle Alvarez Mexia** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Life Sciences with orientation in Environmental Biology.

**Phenotypic variation of vegetative and reproductive traits of *Hesperoyucca whipplei* (Asparagaceae) in Baja California, Mexico.**

Abstract approved by:

---

PhD. Maria Clara Arteaga Uribe

**Thesis co-director**

---

PhD. Rafael Bello Bedoy

**Thesis co-director**

Hereditary phenotypic variation of different plant organs has been related to adaptations that allow them to tolerate the abiotic environment and maintain ecological relationships with other organisms. Specifically, it has been proposed that the vegetative organs of the plants are under selection due to the availability of water or sunlight, while the variation of floral traits in species with zoochoric pollination is strongly influenced by their pollinators. This suggests that the strength of the phenotypic co-variation between vegetative and floral organs may be different depending on the environmental stress considered. According to Berg's hypothesis, plants with specialized pollination systems dissociate floral morphology from phenotypic variation in vegetative traits due to selective pressure from the pollinator. The chaparral yuca, *Hesperoyucca whipplei*, is a good model to test this, since it is distributed in different environments along the Baja California peninsula, and this plant is pollinated only by the *Tegeticula maculata* moth. We expect that environmental heterogeneity primarily affects the levels of phenotypic variation of the vegetative organs of *H. whipplei* populations, causing changes in morphology between populations. However, given the obligatory pollination by the moth, we expect that the variation in the floral traits will be lesser than the variation in their vegetative traits. To test this, vegetative and reproductive morphometric data were taken from 202 individuals in 16 locations. The results showed wide phenotypic variation in vegetative and non-floral reproductive traits and lower phenotypic variation in floral traits, especially the pistil, which directly interacts with the pollinator. Temperature and precipitation significantly influenced the variation of the total height of the plant and on the petals and pistil in the flowers. An association was detected between vegetative and non-floral reproductive characters, while no relationship was found with floral characters. From this, two highly integrated phenotypic modules, one vegetative and one floral, were identified, which supports Berg's hypothesis and suggests that they experience different selection pressures. Our findings highlight how phenotypic variation in plant populations is modulated by environmental conditions and ecological interactions.

**Keywords:** Baja California, Berg's hypothesis, *Hesperoyucca whipplei*, phenotypic variation

## Dedicatoria

*A mi Loli,*

*por ser mi fuente eterna de inspiración.*

*A mi mami,*

*por velar por mí y regalarme su mundo entero lleno de amor.*

*A Alí,*

*mi mejor amigo, compañero de vida y amor incondicional,  
por ser mi lugar seguro, mi fuente de alegría y mayor apoyo.*

*A mí,*

*por no rendirme...*



## Agradecimientos

Agradezco al CONAHCYT (Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías) por el apoyo económico otorgado (CVU: 1044224) para mis estudios de posgrado. Al International Community Foundation (ICM) y Jiji Foundation por el financiamiento otorgado al proyecto “*Hesperoyuccas* de la península: biología reproductiva e interacciones ecológicas” del cual forma parte mi trabajo de tesis.

Al CICESE (Centro de Investigación Científica y de Estudios Superiores de Ensenada, Baja California) y al posgrado en Ciencias de la Vida por el apoyo económico proporcionado para la culminación de este trabajo. Al departamento de Biología de la Conservación, por brindarme un espacio donde desarrollar mi proyecto de tesis. A todos los miembros de este bonito departamento por formar parte de mi desarrollo académico y profesional, por las reuniones en el pasillo con pastel y por siempre estar dispuestos a ayudar.

A mi codirectora la Dra. Maria Clara Arteaga Uribe, gracias por recibirme y hacerme parte de su proyecto de investigación con tanto cariño. Por transmitirme su amor y pasión por la ciencia e inspirarme con cada una de sus clases.

A mi codirector el Dr. Rafael Bello Bedoy, por toda su paciencia y motivación. Por su gran apoyo durante el procesamiento, análisis de datos y discusión de resultados. Gracias por siempre recordarme lo bonito de mi proyecto.

Al Biól. Mario Salazar, por su valioso apoyo en los 2 años de muestreo y trabajo de campo. A mis sinodales, el Dr. Rodrigo Méndez Alonso y la Dra. Fabiola Lafarga. Gracias por el tiempo dedicado al proyecto y por cada uno de sus valiosos comentarios.

Al laboratorio de Genética de la Conservación de CICESE a cargo de la Dra. María Clara Arteaga, por brindarme un espacio para el procesamiento de mis muestras y al laboratorio de Genética Ecológica y Evolución de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC), a cargo del Dr. Rafael Bello Bedoy, por permitirme hacer uso de sus instalaciones durante el análisis de mis datos.

A mis compañeros del laboratorio de Genética de la Conservación y hermanitos académicos. A Roberto Suárez, por ser el mejor amigo que me dio la maestría. Son pocas las personas con las que me resulta tan fácil hablar y desde el primer día sentí una bonita conexión contigo, tqm. A Rocío Álamo, por ser una guía y darme ánimos, siempre me ayudó mucho platicar contigo. Y a Daniela Vargas, en poco tiempo te tomé mucho cariño. Gracias por hacer más bonita esta experiencia con su amistad.

A mi familia, por apoyarme y acompañarme en la distancia <3

A Carlos Alí Medina, por ser mi constante apoyo y compartir conmigo este logro tan significativo. Vivir juntos durante estos años de maestría ha sido la coincidencia más bonita y el mejor regalo. Gracias por ser parte de este proyecto, por ayudarme en el invernadero con las plantitas, por quedarte conmigo todas esas noches sin dormir haciendo trabajos, por escucharme practicar mis presentaciones hasta el cansancio, por llevarme comida a la escuela y cuidarme cuando enfermé. Gracias por siempre creer en mí y llenar mi vida con amor y alegría.

A ti, persona que está leyendo esta tesis :)

## Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria .....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas .....	ix
<b>Capítulo 1. Introducción.....</b>	<b>1</b>
1.1 Antecedentes .....	5
1.2 Justificación .....	7
1.3 Hipótesis.....	8
1.4 Objetivos .....	8
1.4.1 Objetivo general .....	8
1.4.2 Objetivos específicos.....	8
<b>Capítulo 2. Metodología.....</b>	<b>9</b>
2.1 Especie de estudio.....	9
2.2 Muestreo.....	11
2.2.1 Área de estudio .....	11
2.2.2 Medición de caracteres vegetativos y reproductivos .....	12
2.2.3 Análisis estadístico .....	13
<b>Capítulo 3. Resultados .....</b>	<b>16</b>
3.1 Variación de caracteres vegetativos y reproductivos .....	16



3.1.1	Variación de caracteres vegetativos y reproductivos entre localidades.....	19
3.2	Influencia de los factores ambientales sobre la variación de los caracteres .....	21
<b>Capítulo 4.</b>	<b>Discusión.....</b>	<b>23</b>
4.1	Variación de los caracteres vegetativos y reproductivos.....	23
4.1.1	Variación de caracteres vegetativos y reproductivos entre localidades.....	27
4.2	Efecto de factores ambientales sobre caracteres vegetativos y florales.....	27
4.2.1	Efecto de la temperatura sobre la variación de los caracteres.....	28
4.2.2	Efecto de la precipitación sobre la variación de los caracteres .....	29
<b>Capítulo 5.</b>	<b>Conclusiones .....</b>	<b>31</b>
	<b>Literatura citada .....</b>	<b>32</b>
<b>Anexos</b>	<b>.....</b>	<b>37</b>

## Lista de figuras

Figura	Página
1. Distribución geográfica de <i>Hesperoyucca whipplei</i> (IUCN, 2020).....	9
2. Ubicación de las localidades de <i>Hesperoyucca whipplei</i> muestreadas en Baja California, México.....	11
3. Caracteres vegetativos y reproductivos tomados a <i>Hesperoyucca whipplei</i> . Caracteres vegetativos: (LH) Largo de la hoja, (ANH) Ancho de la hoja, (AR) Alto de la roseta y (ANR) Ancho de la roseta. Caracteres reproductivos (no florales): (AT) Altura total de la planta, (AP) Altura de la panícula, (ANP) Ancho de la panícula y (CQ) Circunferencia del qurote. Caracteres reproductivos (florales): (ANPE) Ancho del pétalo, promediado a partir de la medida del ancho del pétalo externo e interno (LPE) Largo del pétalo, promediado a partir de la medida del largo del pétalo externo e interno (LF) Longitud del filamento, (API) Alto del pistilo y (ANPI) Ancho del pistilo. Fuente: Elaboración propia basada en las ilustraciones de Cullen Townsend (2020). .....	13
4. Red de correlaciones entre los caracteres vegetativos y reproductivos de <i>Hesperoyucca whipplei</i> .....	18
5. Análisis de componentes principales de los caracteres vegetativos y reproductivos de <i>H. whipplei</i> . A. Biplot del análisis de componentes principales, B. Correlaciones de los componentes principales con los caracteres medidos. ....	19
6. Distribución de la variación fenotípica de <i>Hesperoyucca whipplei</i> . Los puntos representan las medias y las barras el error estándar.....	20

## Lista de tablas

Tabla	Página
1. Abreviaciones de las mediciones de los caracteres morfológicos evaluados en individuos de <i>Hesperoyucca whipplei</i> .....	12
2. Muestreo de individuos de <i>Hesperoyucca whipplei</i> por localidad en Baja California, México.	16
3. Estadísticas generales de los caracteres vegetativos y reproductivos florales de los individuos de <i>Hesperoyucca whipplei</i> .....	18
4. Métrica de integración fenotípica para los módulos vegetativo (1) y floral (2) de <i>Hesperoyucca whipplei</i> . ....	18
5. Análisis de varianza de los caracteres vegetativos y florales de <i>Hesperoyucca whipplei</i> entre localidades.....	19
6. Regresión paso a paso de los caracteres seleccionados y las variables ambientales significativas. ....	21
7. Características ambientales de precipitación anual (PA) y temperatura media anual (TMA) de las localidades de muestreo de <i>Hesperoyucca whipplei</i> .....	22
8. Matriz de correlaciones entre los caracteres vegetativos y reproductivos de <i>H. whipplei</i> . ....	37
9. Especies en las que se ha evaluado la hipótesis de correlación de pléyades de Berg (1960). Con * se marcó cuando se encontró información diferente a la reportada en el estudio correspondiente.....	38
10. Coeficiente de integración fenotípica (Murren, 2002). Módulo 1: Vegetativo, módulo 2: Floral, Umbral de correlaciones > 0.5. ....	41

## Capítulo 1. Introducción

---

El fenotipo es definido como el conjunto de características métricas observables de un organismo (Armbruster & Schwaegerle, 1996). Éste es el reflejo de la historia evolutiva en interacción con el ambiente ecológico, por lo cual este cumple papeles importantes para el desempeño de los organismos en los ambientes donde habitan y varía entre los linajes, siendo un componente de la biodiversidad (Zamudio et al., 2016). Tanto el fenotipo como su expresión son resultado de factores bióticos y abióticos como las interacciones con otros organismos y en su ambiente (Kuppler et al., 2020). La variación fenotípica entre los individuos es resultado de diferencias genéticas, diferencias ambientales o ambas (Carroll et al., 2001; Futuyma, 2017; González-Rodríguez & Oyama, 2005; Caruso, 2006) y proporciona la base para la selección natural y la evolución (Kuppler et al., 2020).

La heterogeneidad ambiental es producto de la variación de los factores bióticos y abióticos a lo largo del paisaje (Santibáñez-Andrade et al., 2009). La variación espacial ambiental y biótica genera mosaicos donde la selección natural actúa de forma diferente sobre los fenotipos (Marrot et al., 2022), resultando variaciones fenotípicas continuas o contrastantes entre ambientes (Helsen et al., 2017). En este caso, las poblaciones presentes a lo largo de la distribución geográfica de una especie pueden experimentar diferentes condiciones bióticas y abióticas, llevándolas por diferentes caminos evolutivos (Helsen et al., 2017; Palacio-Lopez et al., 2015; Marrot et al., 2022). Por ejemplo, la variación espacial de características ambientales impone una selección diferencial que puede conducir a una divergencia fenotípica entre las poblaciones (Marrot et al., 2022). Las diferencias fenotípicas entre poblaciones pueden ser resultado de la diferenciación genética o pueden presentar plasticidad fenotípica y expresar el fenotipo óptimo para cada entorno sin un cambio en su composición genética (Palacio-Lopez et al., 2015; Kulbaba et al., 2023). La cantidad de variación fenotípica atribuida a factores heredables y plásticos varía entre rasgos y entre ambientes (Kulbaba et al., 2023). Es decir, una porción de la variación en los rasgos florales tiene origen en las diferencias hereditarias entre los individuos, mientras que el resto refleja la capacidad de adaptación o plasticidad fenotípica en respuesta a las condiciones del entorno local (Carroll et al., 2001). Las especies de plantas que se encuentran distribuidas a lo largo de escalas espaciales amplias pueden exponerse a fuertes gradientes bióticos y abióticos, respondiendo a ellos y exhibiendo una gran variación en sus atributos de rasgos funcionales a lo largo de estos gradientes (Helsen et al., 2017).

En las plantas los caracteres vegetativos como hojas, tallos y raíces están expuestos a las presiones de selección provenientes de las condiciones del ambiente, de manera que pueden exhibir una variación

fenotípica más alta en comparación con los rasgos reproductivos (Pélabon et al., 2011; 2013). Esto se da debido a que la plasticidad de los rasgos vegetativos permite amortiguar perturbaciones a corto plazo por una respuesta de aclimatación inicial más rápida (Villegas et al., 2021).

Las interacciones entre plantas y animales que visitan las flores respaldan el papel de la selección natural como motor evolutivo. La selección natural favorece los rasgos morfológicos, fisiológicos y ecológicos de las plantas que atraen a aquellos visitantes florales más eficientes para la polinización (Gómez, 2002). Para que una planta desarrolle un rasgo fenotípico que atraiga al polinizador más eficiente, un rasgo que sería considerado una adaptación, debe ocurrir un proceso de selección natural mediado por dicho polinizador. De manera que un polinizador para actuar como agente selectivo debe tener un impacto en la aptitud de la planta, lo que establece una relación positiva entre el valor de un rasgo determinado y la capacidad de la planta para sobrevivir y reproducirse, promoviendo la selección sobre cierto fenotipo (Gómez, 2002; Wilmore et al., 2007).

Los sistemas de polinización evolucionan en respuesta a las presiones selectivas ejercidas por los polinizadores. En aquellos escenarios ecológicos en los que los polinizadores son agentes selectivos efectivos, pero comparten eficiencia y patrones de preferencia similares, la selección natural provocada por estos polinizadores puede dar lugar a los sistemas de polinización generalistas. En estos sistemas, la morfología floral es el resultado de la selección impuesta por un grupo de polinizadores taxonómicamente heterogéneo pero ecológica y selectivamente homogéneo. Estos sistemas son los más frecuentes en la naturaleza (Gómez, 2002; Morgan, 2006). Por el contrario, los sistemas altamente especializados son aquellos donde la planta sólo es visitada por unos cuantos polinizadores estrechamente relacionados filogenéticamente debido a la selección impuesta por ellos (Gómez, 2002).

La evolución de la polinización muestra como la selección no se limita a la morfología floral, sino también los insectos son seleccionados por la dinámica de la interacción. Aquellos insectos cuyas larvas dependen de semillas para su desarrollo, asegurar la polinización resulta un carácter adaptativo (Pellmyr, 1997). Por lo que presentan estructuras morfológicas y comportamientos especializados que les permiten polinizar su planta hospedera. Este fenómeno es conocido como polinización activa (Pellmyr, 1997; Jusselin & Kjellberg, 2001). A diferencia de la polinización pasiva donde los polinizadores buscan beneficiarse del néctar y otras recompensas de las flores y en el proceso sucede la polinización sin ser la finalidad del insecto (McKain et al., 2016).

La variación genética y ambiental da lugar a distintas variantes fenotípicas influenciadas por procesos de desarrollo que ocurren desde etapas tempranas hasta la forma adulta. Estos procesos implican interacciones complejas que pueden generar correlaciones entre diferentes rasgos fenotípicos, generando patrones de variación fenotípica no completamente aleatorios (Watson et al., 2014). Las correlaciones fenotípicas son el resultado de la combinación de al menos dos procesos, más o menos independientes que generan covariación (Pélabon et al., 2013). Las correlaciones entre los rasgos pueden ser objetivos de la selección natural al favorecer la evolución de asociaciones adaptativas entre conjuntos específicos de rasgos. Por ejemplo, los rasgos involucrados en interacciones con los vectores de polinización, los agentes de dispersión de frutos, adquisición de recursos en las hojas, transporte de savia y soporte mecánico en los tallos (Damián et al., 2020). Las correlaciones fenotípicas positivas entre caracteres cuantitativos indican que estos aumentarán o incrementarán simultáneamente en tamaño, forma y/o número. Las correlaciones negativas indican que a medida que un carácter aumenta otro disminuye, esto puede ser considerado como un "trade-off". Mientras que los caracteres que carecen de correlaciones significativas tienden a ser disociables. El signo positivo, negativo o no significativo de las correlaciones entre los caracteres tiene importantes implicaciones para la evolución de los fenotipos y de todo el organismo (Murren, 2002).

La presencia o ausencia de las correlaciones indican la independencia de ciertos procesos de desarrollo con relación a otros procesos dentro de un organismo. El análisis de conjuntos de correlaciones permite determinar el grado de esta independencia. Utilizar un enfoque basado en un criterio cuantitativo proporciona una base sólida para realizar comparaciones a través de grandes conjuntos de diferentes características fenotípicas, también conocidas como constelaciones (Berg, 1960). Sin embargo, las correlaciones entre caracteres dificultan significativamente la medición de la selección fenotípica, ya que la selección en un rasgo específico no sólo tiene un impacto directo sobre la distribución de ese rasgo en una población, sino que también genera efectos indirectos en la distribución de todos los caracteres correlacionados (Lande & Arnold, 1983).

La integración fenotípica se define como la estructura de correlación fenotípica de múltiples caracteres. Es decir, es la asociación y variación conjunta de diferentes caracteres funcionalmente relacionados en los organismos (Pigliucci, 2003). El enfoque principal de la investigación sobre la integración fenotípica ha sido la evaluación de correlaciones significativas entre rasgos que se consideran componentes de una misma unidad funcional (módulo) y la identificación de correlaciones entre distintos módulos. El estudio clásico de la integración fenotípica en plantas consiste en examinar los patrones de correlaciones entre caracteres de dos módulos funcionales, los caracteres florales y los caracteres vegetativos (Berg 1960; Murren, 2002).

Los cambios en la expresión y las interacciones entre componentes genéticos, así como los patrones de desarrollo y las presiones selectivas en diferentes entornos, pueden influir en el patrón de integración fenotípica observado (Murren, 2002).

Las flores son órganos complejos formados por módulos interconectados que evolucionaron para garantizar la recepción y exportación de polen a través de la polinización (Fornoni et al., 2008; Ordano et al., 2008). La interacción de la polinización depende de la correspondencia en morfología y comportamiento entre plantas y polinizadores, por lo que se espera que la selección natural favorezca una alta integración fenotípica en las flores. Como resultado, las presiones selectivas ejercidas por los polinizadores deberían favorecer la asociación de características florales que mejor se adapten a la morfología y el comportamiento de los polinizadores (Fornoni et al., 2008; Ordano et al., 2008). Esta idea la planteó por primera vez Darwin (1862), quien propuso como los insectos con largas probóscides deberían polinizar flores con tubos profundos. Posteriormente Raissa L. Berg (1960) siguiendo esa línea de pensamiento propuso la hipótesis de que la integración floral debería ser mayor en plantas con sistemas de polinización especialistas en comparación con las especies con polinización generalista. Berg (1960) planteó que en los sistemas de polinización especializada los rasgos florales se han desacoplado de la variación fenotípica que exhiben los caracteres vegetativos como altura de la planta y tamaño de las hojas. Esto significa que en los sistemas especializados de polinización animal los rasgos florales poseen independencia fenotípica de la variación en los rasgos vegetativos influenciados por el medio ambiente y el desarrollo. Es decir, los caracteres florales se ven menos influenciados por factores abióticos y/o ruido en el desarrollo. La presencia de correlaciones entre características cuantitativas de ciertas partes de un organismo junto a la ausencia de correlación entre estas y otras partes se le conoce como “correlación de pléyades” (Berg, 1960).

Los polinizadores ejercen las presiones selectivas sobre los caracteres florales y de esta manera influyen la variación fenotípica de los individuos (Carroll et al., 2001; Williams & Conner, 2001). En especies de plantas con sistemas de polinización especialista se espera que los rasgos florales sean menos variables e independientes de los efectos del ambiente, mientras que en especies con sistemas generalistas se espera que los rasgos sean más sensibles a la variación en las condiciones ambientales y climáticas como sucede con los rasgos vegetativos (Kuppler et al., 2020; Armbruster et al., 1999). Sin embargo, los caracteres florales también responden a la influencia de factores abióticos como la temperatura y/o el estrés hídrico que pueden reducir el tamaño de la flor y generar variación (Kuppler et al., 2020). El estudio de Berg fue el primero en presentar una hipótesis funcional para explicar la presencia de relaciones entre muchos caracteres. Este estudio ha sido ampliamente referenciado y ha sido base para las posteriores

investigaciones sobre la integración fenotípica de módulos reproductivos y vegetativos en plantas (Murren, 2002). En general, prevalece una tendencia a utilizar plantas herbáceas para poner a prueba en la hipótesis de Berg. Aún no se han realizado estudios donde se haya probado esta hipótesis en un sistema de polinización activo altamente especializado de vida larga que presente un tipo crecimiento diferente al herbáceo, lo que dificulta la comprensión en un contexto mayor, en términos de diversidad de angiospermas, de dicha hipótesis.

## 1.1 Antecedentes

Berg (1960) puso a prueba su hipótesis examinando la variación de rasgos florales y vegetativos de herbáceas encontrando que los caracteres florales en plantas con polinización biótica especializada mostraban menor variación en relación a los caracteres vegetativos. En cambio, en las plantas con polinización no especializada, la diferencia en la variabilidad entre caracteres vegetativos y reproductivos era similar (Berg 1960). Sus resultados la llevaron a la conclusión de que la polinización especializada necesita un ajuste preciso y consistente entre las flores y los polinizadores, por lo que los rasgos florales expresados deben covariar fuertemente entre sí, pero no con los rasgos vegetativos (Berg, 1960). Contrariamente a lo que se observa en plantas de polinización biótica generalista (con una alta diversidad de visitantes) o por el viento, donde al no existir un ajuste preciso no existe una presión de selección para el desacoplamiento de la variación y, por lo tanto, existe una mayor correlación fenotípica entre los rasgos vegetativos y florales (Armbruster et al., 1999).

Se ha documentado en estudios posteriores como se cumple la hipótesis de Berg, apoyando la idea que el desacoplamiento de la variación en los rasgos involucrados en la polinización comparados con los rasgos que no lo son (Pélabon et al., 2011; 2013). Si bien el tipo y la intensidad de la polinización pueden determinar el fenotipo floral, es posible la variación ambiental influya sobre los rasgos florales (Pélabon et al., 2013), sugiriendo que factores inmediatos pueden alterar los patrones de covariación entre el fenotipo vegetativo y reproductivo. Pélabon et al., (2013) analizaron los patrones de variación en el tamaño de las hojas y las flores de dos poblaciones de una especie de hierba perenne *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae) polinizada por abejas y abejorros, en ambientes contrastantes y expuestos a diferentes tratamientos de temperatura. Observaron que los rasgos florales fueron menos sensibles a la temperatura, el tamaño de la flor fue menos variable que el tamaño de la hoja, aunque sí respondió al tratamiento de temperatura y de manera opuesta a la respuesta del tamaño de la hoja. Las flores



disminuyeron su tamaño con el aumento de la temperatura mientras que las hojas aumentaron su tamaño (Pélabon et al., 2013; 2011).

La hipótesis de correlación de pleyades de Berg (1960), se probó por primera vez en especies de hierbas de corta vida, con especies especialistas siendo polinizadas por especies de abejas, abejorros y mariposas, con especies generalistas, con especies autopolinizantes/auntofecundantes y especies polinizadas por el viento. Estudios posteriores de Armbruster et al., (1999) probó la hipótesis en especies de hierbas nuevamente, pero incluyó otras formas de crecimiento como un árbol y un arbusto a las especies generalistas. Ordano et al., (2008) en su estudio evaluó dos árboles y dos arbustos de larga vida donde sólo una especie era especialista y se menciona la falta de estudios en sistemas altamente especializados con los cuales comparar resultados.

El síndrome de polinización activa podría aportar un modelo más robusto para la hipótesis de Berg. La polinización activa ha sido documentada únicamente en tres asociaciones de plantas y polinizadores: la interacción de la Yuca y polilla de la yuca en los géneros *Yucca* spp. y *Hesperoyucca* spp., entre el cactus Senita y su polilla y el caso de las higueras con las avispas (Jousselin & Kjellberg, 2001). Las interacciones de mutualismo obligado documentado en las especies de *Yucca* spp. y *Hesperoyucca* spp. con sus respectivos polinizadores, las polillas (Prodoxidae) de los géneros *Tegeticula* y *Parategeticula* son claros ejemplos de coevolución. La polinización es realizada por las polillas hembras, con ayuda de unas estructuras bucales prensiles que utilizan para recolectar y distribuir activamente el polen en las flores (McKain et al., 2016).

En cuanto la variación fenotípica de los caracteres vegetativos, un estudio de Arteaga et al., (2015) evaluó la variación fenotípica en una especie de yuca, *Yucca capensis* (Asparagaceae), en rasgos como el tallo, la roseta y las hojas a lo largo de 12 sitios de su área de distribución. Se encontró una variación fenotípica significativa para todos los rasgos vegetativos evaluados. Los autores sugieren que la variación fenotípica observada entre las poblaciones es resultado de las diferencias ambientales relacionadas con la pendiente, exposición y profundidad del suelo de cada sitio, lo que crea diferentes microhábitats (Arteaga et al., 2015).

En los hábitats sombreados, donde la exposición solar está debajo del nivel óptimo, pueden representar una condición estresante para las plantas, por lo que la expansión de las hojas ayuda a compensarla al interceptar una mayor cantidad de luz (Venâncio et al., 2016). Venâncio y colaboradores (2016) investigaron la variación fenotípica del arbusto leguminoso *Bauhinia brevipes* (Fabaceae) en sitios con

diferentes niveles de exposición solar, a través del área de las hojas. *B. brevipes* presentó diferencias significativas en el área de las hojas en respuesta al microhábitat, donde las plantas en sitios sombreados tenían hojas significativamente más grandes en comparación con las plantas en sitios soleados. El área donde se realizó el estudio presenta incendios frecuentes por lo que produce espacios para la colonización de plantas pioneras, por lo que a medida que avanza el proceso de sucesión, las plantas pioneras experimentan altos niveles de heterogeneidad lumínica por el dosel de los árboles. Por lo tanto, el aumento del área de las hojas en las plantas en sombra, es una estrategia de las plantas para persistir las etapas finales de los procesos de sucesión (Venâncio et al., 2016).

## 1.2 Justificación

Las ideas resultantes de la hipótesis de Berg (1960) han sido generalmente respaldadas, pero sólo se han examinado en un reducido conjunto de especies de plantas herbáceas en zonas templadas. Con el fin de evaluar más a fondo esta hipótesis, especialmente su aplicabilidad a plantas con distintas formas de crecimiento, examinamos los patrones de variación fenotípica y la relación entre caracteres vegetativos y florales de *H. whipplei*. Es relevante evaluar la hipótesis de Berg (1960) en plantas que presenten una amplia distribución ambiental y un sistema de polinización obligada que permita comparar el grado de integración con otras plantas involucradas en otros sistemas de polinización.

La yuca de chaparral, *Hesperoyucca whipplei*, es una especie monocotiledónea de vida larga, crece como un arbusto arborescente y se distribuye en diferentes ambientes a lo largo de la península de Baja California, y esta planta es polinizada activamente por la polilla *Tegeticula maculata*. Este es el primer trabajo que se realiza sobre la variación fenotípica de *H. whipplei* y el efecto de factores ambientales en la península de Baja California, México. Esta investigación contribuye al conocimiento más amplio sobre la ecología y la evolución de las plantas con interacciones bióticas específicas en ambientes variables. Además, puede tener futuras implicaciones para la conservación de esta especie en Baja California, México. La estimación de la variación de caracteres morfológicos es fundamental para comprender cómo los factores bióticos y abióticos influyen sobre la distribución de la variación fenotípica de las especies y su capacidad de respuesta ante las distintas condiciones ambientales (Arteaga et al., 2015).

### 1.3 Hipótesis

- La polinización obligada de *H. whipplei* reduce la variación fenotípica de los caracteres florales en comparación con los caracteres vegetativos.
- La heterogeneidad ambiental influencia la variación fenotípica vegetativa de las poblaciones de *H. whipplei*.

### 1.4 Objetivos

#### 1.4.1 Objetivo general

Comparar la variación fenotípica de caracteres vegetativos y reproductivos de *H. whipplei* en Baja California, México

#### 1.4.2 Objetivos específicos

- Describir la variación de caracteres vegetativos y reproductivos de *H. whipplei* en Baja California, México.
- Cuantificar la correlación entre los caracteres vegetativos y reproductivos de *H. whipplei*.
- Evaluar la influencia de factores abióticos sobre la variación fenotípica de los caracteres vegetativos y reproductivos de *H. whipplei* en Baja California, México.

## Capítulo 2. Metodología

### 2.1 Especie de estudio

*Hesperoyucca whipplei* (Torr.) Baker ex Trel. (Asparagaceae), es una especie nativa del suroeste de Estados Unidos y noreste de México. Se distribuye al sur de California y en México por la Península de Baja California (Figura 1) aproximadamente desde los 30-32°00'00" de latitud norte hasta los -115-116°00'00" de longitud oeste donde está presente en toda la llanura costera, a lo largo de montañas y franjas desérticas (Aker, 1982; Clary, 2001). Se encuentra en altitudes de 300 a 2500 metros sobre el nivel del mar, habitando comunidades vegetales de chaparral, matorral costero y matorral costero rosetófilo (Udovic, 1981; Althoff et al., 2007).



Figura 1. Distribución geográfica de *Hesperoyucca whipplei* (IUCN, 2020).

*H. whipplei* crece en forma roseta y produce una única inflorescencia por roseta que puede medir hasta cuatro metros de altura (Gucker, 2012; Thiede, 2020). La inflorescencia puede tener cientos de flores, que son hermafroditas y atraen a un gran número de polillas polinizadoras y comensalistas (Udovic, 1981; Ritcher, 1995).

*H. whipplei* posee hojas lineales, rígidas y aplanadas, de coloración gris verdosa con bordes ligeramente aserrados con espinas terminales afiladas, de 25-115 cm largo por 0.5-4 cm de ancho, las hojas están dispuestas en densas rosetas acaulescentes. Producen grandes tallos de 150-400 cm de alto con inflorescencias en forma de panícula terminal, el área floral es densa con forma cilíndrica o elipsoide. Las flores están densamente dispuestas, tienen forma campanulada o globosa, de coloración blanca, crema hasta blanca verdosa con las puntas de los pétalos color morado, miden de 3.5-5 cm de largo y emiten una delicada esencia cítrica (Hope-King, 2006). Tienen tres pétalos internos y tres pétalos externos, seis anteras reniformes con polen glutinoso y un ovario que mide de 8-12 mm de largo por 6-10 mm de ancho. Los frutos son cápsulas loculicidamente dehiscentes de 3-5 cm de largo por 1.5-4 cm de ancho, poseen 6 lóculos con semillas planas, delgadas y lisas de color negro opaco que miden de 6-7 mm de largo por 8 mm de ancho (Gucker, 2012; Thiede, 2020).

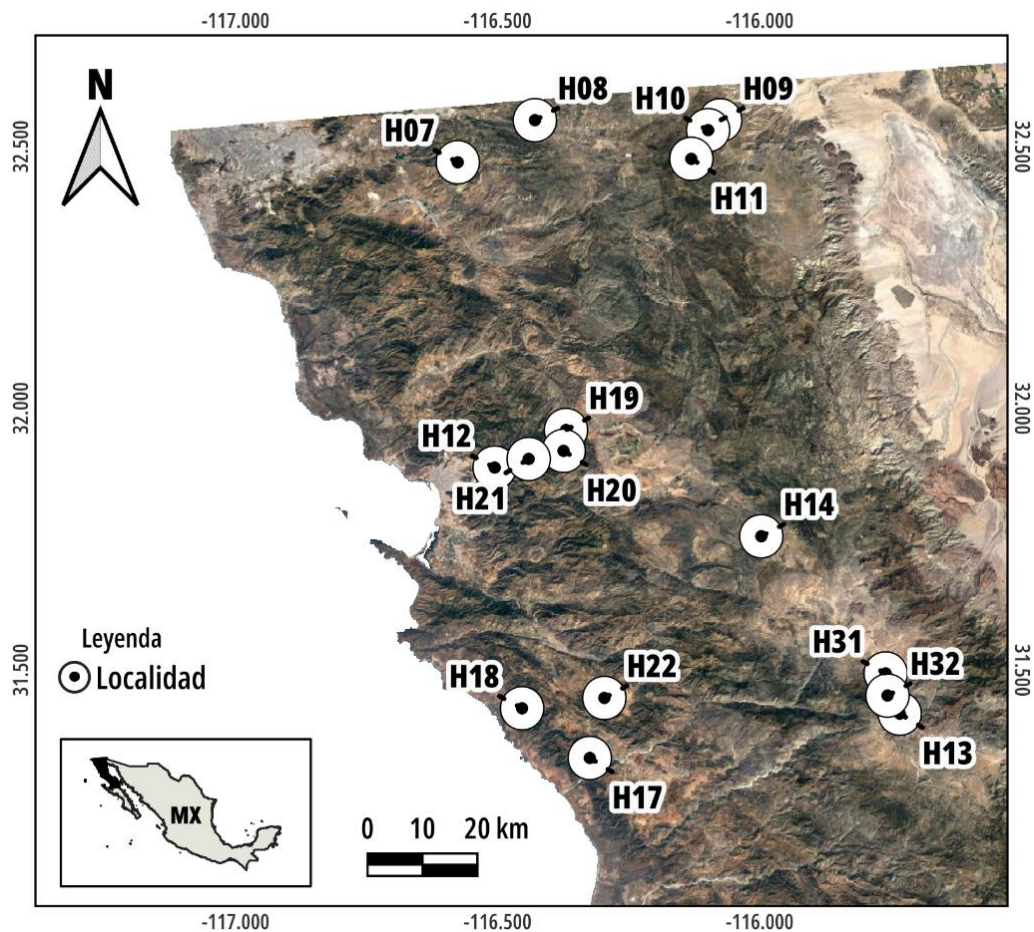
El período de floración de un individuo es de dos a siete semanas. La época de floración reportada para las poblaciones del sur de California se extiende desde febrero (Gucker, 2012; Thiede, 2020) hasta principios de junio (Aker, 1982) o finales de julio en sitios de gran elevación (Gucker, 2012). *H. whipplei* tiene un sistema de polinización altamente especializada que depende completamente de la polilla *Tegeticula maculata* (Prodoxidae) para la fertilización de sus ovarios. Las polillas hembras poseen unas estructuras bucales modificadas prensiles que utilizan para recolectar y distribuir activamente el polen, posteriormente depositan sus huevos en el ovario de la flor, limitándolo a un huevo por flor (Ritcher, 1995; McKain et al., 2016). Las flores polinizadas inmediatamente comienzan con la formación de frutos y las que no son polinizadas eventualmente se marchitan (Aker, 1982). Las larvas, al ser depredadoras obligadas de las semillas, dependen de la maduración exitosa de los frutos, que es aproximadamente el 10% de todas las flores (Aker & Udovic, 1981; Ritcher, 1995). La maduración de los frutos ocurre durante el verano y puede extenderse hasta por cuatro meses después concluida la floración (Gucker, 2012). Una vez maduros estos se secan y se parten por dehiscencia para la dispersión de las semillas por el viento (Aker, 1982). Finalmente, la roseta muere después de haber concluido su episodio reproductivo (Hope-King, 2006; Gorelick, 2015).

*H. whipplei* presenta variaciones en su tipo de crecimiento relacionadas con su distribución geográfica, presentando una o múltiples rosetas y uno o más eventos reproductivos en su ciclo de vida. Para las poblaciones de México sólo se ha reportado la presencia de individuos con roseta solitaria y semélparos de la subespecie *H. w. typica* (Haines, 1941).

## 2.2 Muestreo

### 2.2.1 Área de estudio

El estudio se realizó en la península de Baja California, México a lo largo del área de distribución geográfica de *H. whipplei* donde se muestrearon 16 localidades entre las coordenadas 31 y 32 latitud norte, -115 y -116 longitud oeste (Figura 2).



**Figura 2.** Ubicación de las localidades de *Hesperoyucca whipplei* muestreadas en Baja California, México.

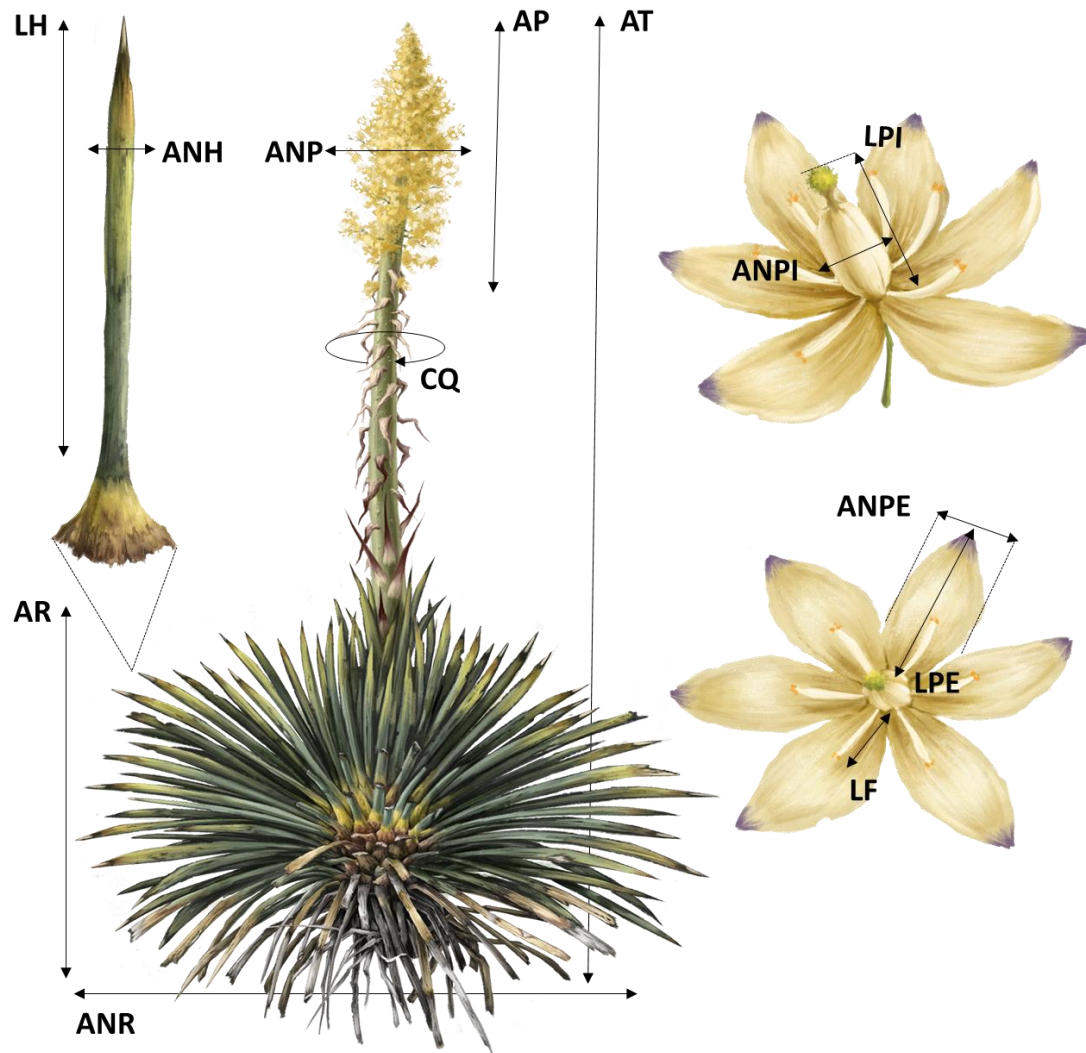
## 2.2.2 Medición de caracteres vegetativos y reproductivos

Las localidades fueron visitadas en época de floración, entre los meses de abril y junio. En cada localidad se tomaron medidas morfológicas de al menos 10 individuos (Tabla 1, Figura 3), los cuales fueron seleccionados priorizando el muestreo de individuos en estado reproductivo, incluyendo aquellos con quíotes completos o en formación e individuos con frutos. Las plantas fueron medidas utilizando una cinta métrica de 5 metros ( $\pm 74$  mm). Cuando fue posible se recolectaron cuatro flores por individuo las cuales fueron medidas utilizando un vernier digital Mitutoyo ( $\pm 0.01$  mm).

Se realizaron mediciones de los caracteres vegetativos y reproductivos de las plantas muestreadas (Tabla 1 y Figura 3). Las partes como hojas y la roseta se clasificaron como caracteres vegetativos, mientras que los caracteres reproductivos se subdividieron en dos grupos, caracteres reproductivos florales y no florales. Los caracteres no florales englobaron estructuras como el quíote y la panícula, que desempeñan funciones de soporte para las flores. Los caracteres florales incluyeron diferentes estructuras de la flor (Tabla 1 y Figura 3).

**Tabla 1.** Abreviaciones de las mediciones de los caracteres morfológicos evaluados en individuos de *Hesperoyucca whipplei*.

No.	Tipo de carácter	Abrev.	Nombre del carácter
1		AT	Altura total
2	Reproductivos (No florales)	AP	Altura de la panícula
3		CQ	Circunferencia del quíote
4		ANP	Ancho de la panícula
5		LPE	Largo del pétalo
6	Reproductivos (Florales)	ANPE	Ancho del pétalo
7		LF	Longitud del filamento
8		LPI	Largo del pistilo
9		ANPI	Ancho del pistilo
10	Vegetativos	AR	Altura de la roseta
11		ANR	Ancho de la roseta
12		LH	Largo de la hoja
13		ANH	Ancho de la hoja



**Figura 3.** Caracteres vegetativos y reproductivos tomados a *Hesperoyucca whipplei*. Caracteres vegetativos: (LH) Largo de la hoja, (ANH) Ancho de la hoja, (AR) Alto de la roseta y (ANR) Ancho de la roseta. Caracteres reproductivos (no florales): (AT) Altura total de la planta, (AP) Altura de la panícula, (ANP) Ancho de la panícula y (CQ) Circunferencia del quíote. Caracteres reproductivos (florales): (ANPE) Ancho del pétalo, promediado a partir de la medida del ancho del pétalo externo e interno (LPE) Largo del pétalo, promediado a partir de la medida del largo del pétalo externo e interno (LF) Longitud del filamento, (API) Alto del pistilo y (ANPI) Ancho del pistilo. Fuente: Elaboración propia basada en las ilustraciones de Cullen Townsend (2020).

### 2.2.3 Análisis estadístico

Para describir la variación de los caracteres fenotípicos medidos, se calculó la media, error estándar y coeficiente de variación (CV) de cada uno de ellos en la muestra total y en cada localidad. Para determinar si existen diferencias significativas en los caracteres medidos se realizó un análisis de varianza (ANOVA).



Para evaluar las diferencias entre localidades se realizaron pruebas de comparaciones múltiples utilizando la prueba HSD de Tukey y se tomaron como significativos los valores de  $p < 0.05$ .

Para evaluar las relaciones (intensidad y dirección) entre los caracteres vegetativos y reproductivos, se realizó un análisis de correlación de Pearson ( $r$ ) con las medias por localidad de los 13 caracteres medidos. El índice de correlación toma valores del intervalo de  $-1,1$ , donde el signo indica el sentido de la relación y los valores de  $p < 0.05$  son significativos. Las correlaciones entre los caracteres se representaron en una red de correlaciones utilizando el software Cytoscape.

Para cuantificar la integración fenotípica, evaluar la presencia de integración intramodular y desacoplamiento intermodular en los grupos de caracteres medidos se empleó un coeficiente estadístico de integración. Este coeficiente se calculó a partir de la matriz de correlaciones, dividiendo el número de correlaciones que superan un umbral de  $r < 0.5$  entre el número total de correlaciones medidas y toma valores en el rango de 0 a 1. Intramodular se refiere a las correlaciones dentro un módulo que corresponden a los grupos de caracteres. Por ejemplo, módulo 1 o vegetativo corresponde a las correlaciones entre los caracteres vegetativos y reproductivos no florales y el módulo 2 o floral corresponde a las correlaciones entre los caracteres reproductivos florales. Intermodular se define como las correlaciones entre caracteres pertenecientes al primer y segundo módulo. La matriz total es el coeficiente estadístico de integración calculado para toda la matriz de correlación fenotípica (Murren, 2002).

Para reducir la dimensionalidad del conjunto de datos e identificar patrones de variación de los caracteres fenotípicos se examinaron los ejes principales de variación de los datos con un análisis de componentes principales (PCA) (Damián et al., 2020; Gniazdowski, 2017). El conjunto de datos compuesto por las variables medidas se representó a través de un nuevo conjunto de variables hipotéticas independientes llamadas componentes principales. Estos componentes principales capturan la variabilidad presente en todos los caracteres fenotípicos (Gniazdowski, 2017). El primer componente principal (PC1) captura la mayor parte de la variabilidad en los caracteres fenotípicos, y su interpretación está relacionada con una característica o factor que influye en la mayoría de los caracteres. El segundo componente principal (PC2) captura la segunda mayor cantidad de variabilidad y representa una dirección de variación distinta del PC1. Los componentes subsiguientes (PC3, PC4, etc), explican cada vez menor variabilidad y pueden representar patrones de variación más específicos en los caracteres fenotípicos (Gniazdowski, 2017).

Para determinar la influencia del ambiente sobre los caracteres vegetativos y reproductivos se llevó a cabo

un análisis de regresión múltiple (Stepwise). El ambiente se representó por dos variables. La temperatura media anual (TMA) y la precipitación anual (PA) de cada localidad se obtuvieron utilizando las capas ambientales de WorldClim (Fick & Hijmans, 2017), y los valores se extrajeron con el programa QGIS. Los caracteres fenotípicos utilizados fueron ancho de la hoja (ANH), largo del pistilo (LPI), largo del pétalo (LPE) y altura total de la plana (AT). Dichos caracteres se seleccionaron debido a su alta correlación con el grupo de caracteres al que pertenecen. Para cada carácter seleccionado se realizaron regresiones paso a paso para seleccionar las variables ambientales más relevantes en un modelo de regresión dado por la siguiente expresión:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_n X_n + \varepsilon \quad (1)$$

Donde Y es la variable dependiente (ANH, LPI, LPE y AT), X1 y X2 son las potenciales variables predictoras (TMA y PA),  $\beta$  son los coeficientes de regresión para cada variable predictora y  $\varepsilon$  es el error o la variabilidad que no explica el modelo.

Todos los análisis se realizaron utilizando el software estadístico JMP 17 (SAS Institute Inc.) y GraphPad Software Inc

## Capítulo 3. Resultados

A lo largo de las 16 localidades, se recolectaron datos de 202 individuos de *H. whipplei*, 42% no reproductivos (n=85; Tabla 2) y 58% reproductivos (n=117; Tabla 2). Además, se recolectaron 392 flores pertenecientes a 98 individuos.

**Tabla 2.** Muestreo de individuos de *Hesperoyucca whipplei* por localidad en Baja California, México.

Localidad	Individuos					
	N	No reproductivos	Reproductivos	Flores	Frutos	Múltiples rosetas
H07	14	4	10	10	6	1
H08	14	6	8	8	4	1
H09	13	10	3	2	0	0
H10	10	7	3	3	2	1
H11	14	12	2	2	1	0
H12	12	2	10	10	6	0
H13	14	4	10	7	3	0
H14	15	5	10	8	5	3
H17	18	4	14	10	5	2
H18	10	6	4	0	1	1
H19	10	0	10	10	0	3
H20	14	4	10	10	0	0
H21	14	4	10	10	0	0
H22	10	7	3	0	3	0
H31	10	7	3	2	0	1
H32	10	3	7	6	0	0
<b>Total</b>	<b>202</b>	<b>85</b>	<b>117</b>	<b>98</b>	<b>36</b>	<b>13</b>

### 3.1 Variación de caracteres vegetativos y reproductivos

Los caracteres vegetativos presentaron coeficientes de variación de 20 a 30%, siendo el ancho de la roseta (ANR) el carácter más variable (Tabla 3). Por otro lado, los caracteres reproductivos florales presentan la menor variación fenotípica. Específicamente los caracteres internos de la flor como ancho del pistilo (ANPI), largo del pistilo (LPI) y longitud de filamento (LF) tienen CV <15%, y el largo del pistilo es el carácter menos variable de todos (CV=11%). Los caracteres reproductivos más variables fueron la altura de la panícula (AP) y la circunferencia del quiote (CQ) con CV del 36.41% y 34.75%, respectivamente. (Tabla 3).

Las correlaciones entre los 13 rasgos cuantitativos (Anexo A; Figura 5) muestran dos agrupaciones formadas a partir de las correlaciones significativas entre los caracteres. El primer grupo está formado por los caracteres vegetativos (Tabla 1 y Figura 2) y los caracteres reproductivos no florales (Tabla 1 y Figura 2) y muestran altas correlaciones entre ellos. El segundo grupo está formado por los caracteres de las flores (Tabla 1 y Figura 3) con altas correlaciones entre sí. Entre, estos dos grupos de caracteres no presentan correlaciones entre sí.

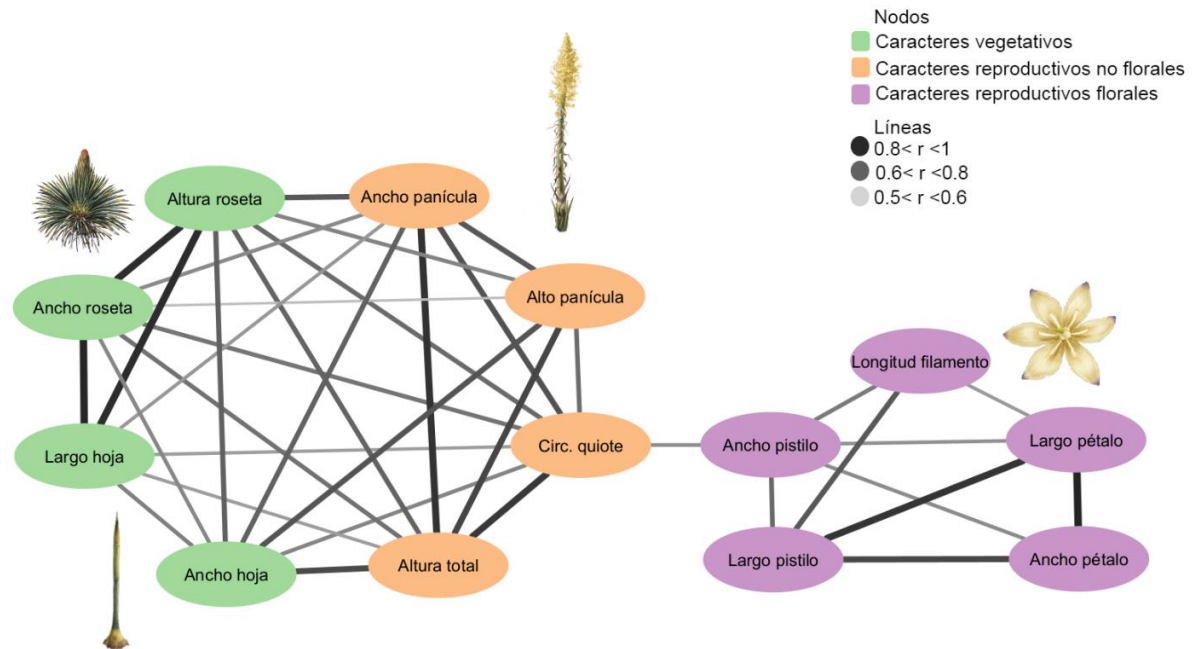
Los caracteres vegetativos y reproductivos no florales que no presentan correlación con todos los caracteres de su grupo son la altura de la panícula (AP) y el ancho de la hoja (ANH). De los que se destaca la altura de la panícula (AP) por ser el carácter más variable (Tabla 3). En los caracteres florales no hay correlación entre el ancho del pétalo (ANPE) y la longitud del filamento (LF). En general se observa que las plantas más altas, con hojas más grandes también tienen rosetas más grandes, así como quites y panículas de mayor tamaño. Así como las flores más grandes poseen pétalos, pistilos y filamentos más grandes.

La magnitud de la métrica de integración fenotípica fue significativamente diferente de cero dentro de los módulos medidos (Tabla 4). El coeficiente estadístico de integración dentro de los módulos vegetativo (que incluye a los caracteres “reproductivos no florales”) y floral indica una fuerte integración del 97 y 93%, respectivamente. En contraste, el coeficiente intermodular indica que no hay una integración significativa debido a la ausencia de correlaciones compartidas entre los caracteres de ambos módulos. De manera general, la integración fenotípica total de los caracteres medidos fue del 54%.

Los componentes principales capturaron distintos aspectos de la variación fenotípica de la planta (Figura 6). Los tres primeros componentes principales explicaron en conjunto el 70% de la varianza total de los caracteres vegetativos y reproductivos. El primer componente principal (PC1) agrupa caracteres de tamaño que sugiere que es un componente de tamaño de la planta, tuvo una carga positiva alta en todos los caracteres vegetativos y en los caracteres reproductivos no florales, es decir, que todos estos caracteres están fuertemente asociados de manera positiva con el PC1. El cual explica aproximadamente el 40% de la variación fenotípica total de la planta. El PC2 representa una diferenciación entre los caracteres reproductivos florales y los caracteres vegetativos/reproductivos no florales y representa el 20% de la variación fenotípica total. El PC3 resalta la variabilidad en las proporciones de los caracteres reproductivos florales y vegetativos y representa aproximadamente el 9% de la variación fenotípica total.

**Tabla 3.** Estadísticas generales de los caracteres vegetativos y reproductivos florales de los individuos de *Hesperoyucca whipplei*.

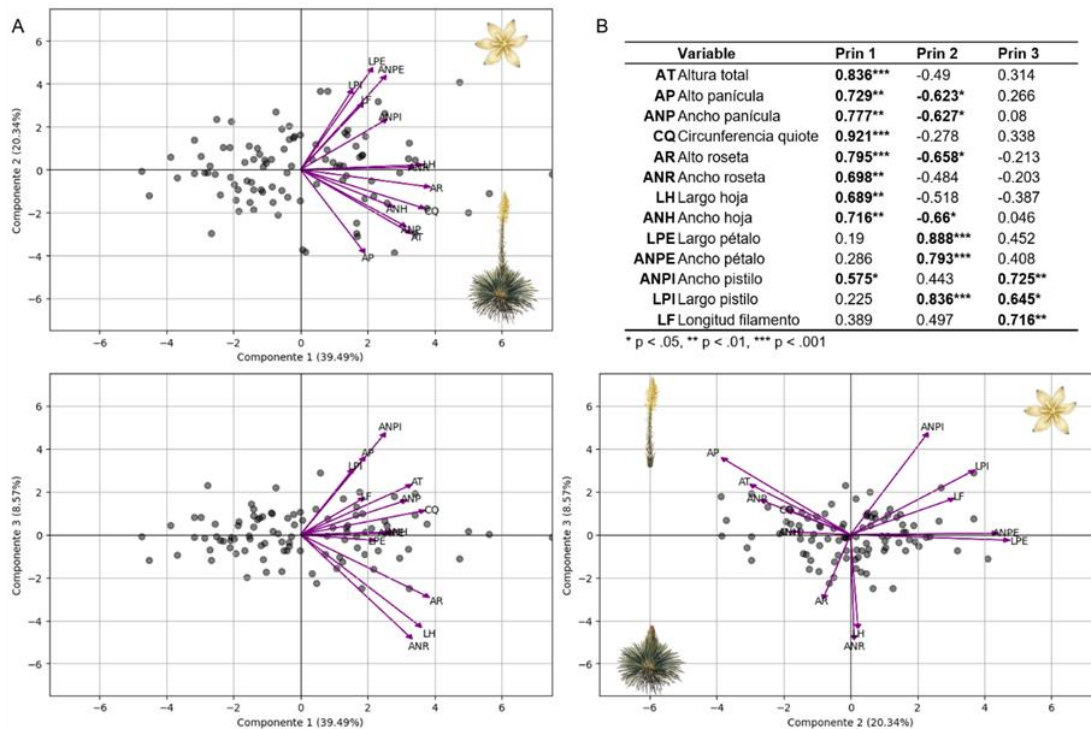
	Carácter	N	Max	Min	$\bar{x} \pm SD$ error	CV (%)
Vegetativos	Altura roseta	202	145.5	26	$67.47 \pm 1.42$	29.96
	Ancho roseta	202	239	13.9	$116.04 \pm 2.52$	<b>30.89</b>
	Largo hoja	202	97	24	$52.58 \pm 0.99$	26.95
	Ancho hoja	202	3	0.8	$1.58 \pm 0.02$	20.75
Reproductivos (No florales)	Altura total	115	434	152	$258.4 \pm 5.59$	23.22
	Altura panícula	115	261	14	$115.06 \pm 3.9$	<b>36.41</b>
	Ancho panícula	115	54	12	$29.85 \pm 0.78$	28.08
	Circunferencia quiote	117	38.5	4.5	$17.41 \pm 0.55$	<b>34.75</b>
Reproductivos (Flores)	Largo pétalo	98	6.66	1.82	$4.05 \pm 0.10$	25.33
	Ancho pétalo	98	2.64	0.72	$1.60 \pm 0.03$	24.22
	Ancho pistilo	98	0.97	0.5	$0.73 \pm 0.009$	<b>12.93</b>
	Largo pistilo	98	1.49	0.89	$1.18 \pm 0.01$	<b>11.31</b>
	Longitud filamento	98	1.6	0.82	$1.22 \pm 0.01$	<b>14.52</b>



**Figura 4.** Red de correlaciones entre los caracteres vegetativos y reproductivos de *Hesperoyucca whipplei*.

**Tabla 4.** Métrica de integración fenotípica para los módulos vegetativo (1) y floral (2) de *Hesperoyucca whipplei*.

Coeficiente estadístico de integración ( $r > 0.5$ )			
Matriz total	Intramódulo 1	Intramódulo 2	Intermódulo
0.54	0.97	0.93	0.02

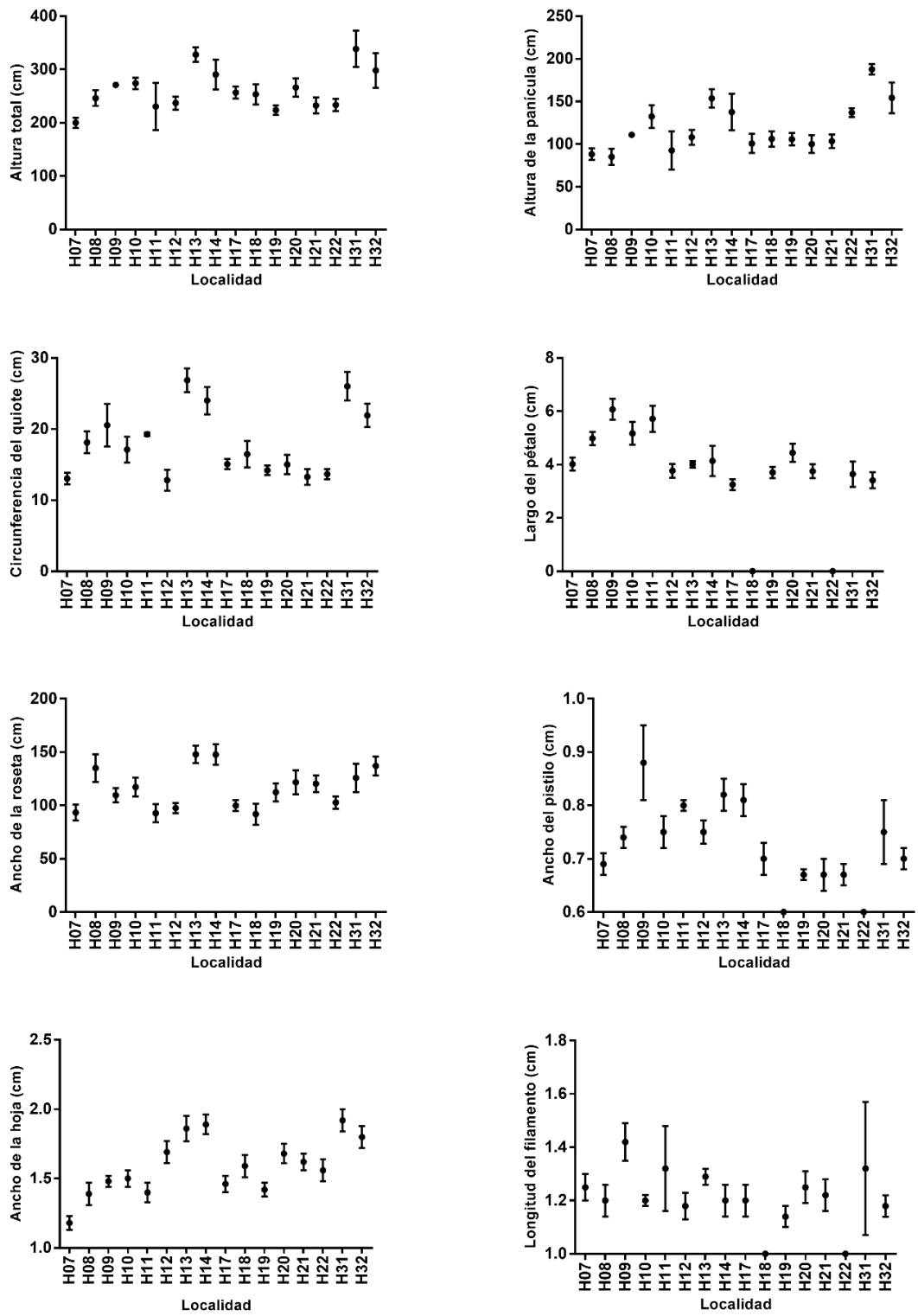


**Figura 5.** Análisis de componentes principales de los caracteres vegetativos y reproductivos de *H. whipplei*. **A.** Biplot del análisis de componentes principales, **B.** Correlaciones de los componentes principales con los caracteres medidos.

### 3.1.1 Variación de caracteres vegetativos y reproductivos entre localidades

**Tabla 5.** Análisis de varianza de los caracteres vegetativos y florales de *Hesperoyucca whipplei* entre localidades.

Fuente	Carácter	N	Grados de libertad (GL)	Suma de cuadrados (SC)	Media de cuadrados (MC)	Estadístico F	Valor p
Localidad	AT	115	15	152136.08	10142.4	3.8844	<.0001
	CQ	116	15	2567.3289	171.155	10.3739	<.0001
	AP	115	15	72455.81	4830.39	3.7436	<.0001
	ANP	115	15	2716.7596	181.117	3.3868	0.0001
	AR	116	15	18339.076	1222.61	4.5886	<.0001
	ANR	116	15	51659.49	3443.97	3.5085	<.0001
	LH	116	15	10777.129	718.475	5.3870	<.0001
	ANH	116	15	5.897669	0.393178	4.9284	<.0001
	LPE	98	13	38.08855	2.92989	3.825	<.0001
	ANPE	98	13	5.389971	0.414613	3.7416	0.0001
	ANPI	98	13	0.30074105	0.023134	3.4434	0.0003
	LPI	98	13	0.4864467	0.037419	2.4822	0.0065
	LF	98	13	0.2748586	0.021143	0.6357	0.8175



**Figura 6.** Distribución de la variación fenotípica de *Hesperoyucca whipplei*. Los puntos representan las medias y las barras el error estándar.

La media de los caracteres medidos en *H. whipplei* difieren significativamente entre las distintas localidades, con excepción de la longitud del filamento (LF  $p=0.8175$ ) (Tabla 5). Las localidades H13 y H31 presentan en promedio individuos con los caracteres vegetativos y reproductivos no florales más grandes. En cuanto a los caracteres florales, la localidad H09 presenta en promedio las flores más grandes. Las plantas en promedio de menor altura se encuentran en la localidad H07 (AT  $\bar{x}=200.00$  cm) y las de mayor altura en H31 (AT  $\bar{x}=338.66$  cm) lo que supone una diferencia de tamaño del 40% entre la media mínima y máxima (Figura 6).

Las flores con pétalos en promedio más grandes se encuentran en la localidad H09 (LPE  $\bar{x}=6.07$  cm) y los pétalos en promedio más chicos están en H17 (LPE  $\bar{x}=3.25$  cm), con un 46% de diferencia en tamaño entre las medias de las localidades. Los caracteres que más difieren en tamaño a lo largo de las localidades son el ancho de la hoja (ANH; 61%) y el ancho de la roseta (ANR; 62%). En contraste los caracteres que difieren menos entre las localidades son el ancho del pistilo (ANPI; 23%) y la longitud del filamento (LF; 20%) (Figura 7).

Los resultados de la prueba de comparaciones múltiples utilizando la prueba HSD de Tukey mostraron diferencias significativas en las localidades H13, H14, H31 y H32 consistentemente para la mayoría de los caracteres con excepción del ancho de la roseta, ancho del pétalo y longitud de los filamentos.

### 3.2 Influencia de los factores ambientales sobre la variación de los caracteres

La temperatura media anual varía de 13.44 a 17.30 °C entre las localidades y la precipitación anual oscila de 227 a 381 mm (Tabla 7). Se observó que la temperatura media anual tiene una relación negativa con la longitud del pistilo y la longitud de los pétalos. Por su parte, la precipitación media se relacionó de manera negativa con la altura total de la planta. Sin embargo, no se observó influencia de las variables ambientales consideradas sobre el ancho de la hoja (Tabla 6).

**Tabla 6.** Regresión paso a paso de los caracteres seleccionados y las variables ambientales significativas.

Carácter	Variable	Constante del modelo	Estimación $\beta$	Error $\epsilon$	Razón t	P	R <sup>2</sup> ajustado
LPE	TMA	12.803233	-0.5547	0.186157	-2.98	<b>0.0115</b>	0.377142
LPI	TMA	2.0713152	-0.055531	0.02418	-2.30	<b>0.0404</b>	0.24743
AT	PA	428.69043	-0.578041	0.198526	-2.91	<b>0.0114</b>	0.332674



**Tabla 7.** Características ambientales de precipitación anual (PA) y temperatura media anual (TMA) de las localidades de muestreo de *Hesperoucca whipplei*.

<b>Localidad</b>	<b>PA (mm)</b>	<b>TMA (°C)</b>
<b>H07</b>	381	16.68
<b>H08</b>	358	15.52
<b>H09</b>	227	14.58
<b>H10</b>	253	13.95
<b>H11</b>	278	13.44
<b>H12</b>	306	16.75
<b>H13</b>	257	15.50
<b>H14</b>	306	14.25
<b>H17</b>	260	16.55
<b>H18</b>	276	16.59
<b>H19</b>	321	15.25
<b>H20</b>	305	15.69
<b>H21</b>	300	16.25
<b>H22</b>	287	17.30
<b>H31</b>	258	15.30
<b>H32</b>	261	15.11

## Capítulo 4.      Discusión

---

La variación fenotípica en estructuras vegetativas y reproductivas en las plantas es influenciada por la heterogeneidad ambiental donde se distribuyen y las interacciones ecológicas como la polinización. *H. whipplei* es una planta perenne distribuida a lo largo de un amplio gradiente ambiental y es polinizada de forma obligada por una polilla. En este estudio se confirmó que la variación fenotípica de los caracteres florales de esta especie fue menor en comparación con los vegetativos, lo que apoya la hipótesis de Berg (1960). A partir de los análisis de correlación, se identificaron dos módulos fenotípicos integrados, uno intrafloral y otro intravegetativo. Finalmente, se registró que la temperatura y precipitación se relacionan con la altura total de la planta y con algunas estructuras de la flor y diferente a lo esperado, no se encontró variación interpoblacional en los caracteres vegetativos.

### 4.1 Variación de los caracteres vegetativos y reproductivos

En este estudio se examinó la hipótesis de Berg sobre la menor variación de los caracteres florales en comparación a los vegetativos debida a la presión ejercida por los polinizadores. Nuestros resultados apoyan dicha hipótesis, ya que se encontró que los caracteres reproductivos florales, como el pistilo y los filamentos, mostraron los valores más bajos de variación en comparación con los caracteres vegetativos. Berg (1960) encontró que las estructuras involucradas en la transferencia de polen eran menos variables ya que, al ser polinizadores pasivos, es necesaria la perfecta deposición de polen en los cuerpos de los polinizadores. En nuestros resultados se observa como el tamaño del pistilo (largo y ancho) es el carácter más conservado. *H. whipplei* al ser polinizada activamente, el carácter más conservado está relacionado con el mantenimiento de un ajuste perfecto con el polinizador para que este pueda ovipositar en el lugar preciso dentro del pistilo. El sitio donde se ovipositan los huevos suele determinar la cantidad y calidad de los recursos disponibles para el desarrollo de la descendencia. Por lo que, cualquier comportamiento que mejore la calidad del lugar específico para la oviposición será favorecido por la selección natural (Jousselin & Kjellberg, 2001).

Armbruster y colaboradores (1999) pusieron a prueba las ideas de la hipótesis de Berg y la desglosaron en 7 predicciones, entre ellas que las especies con polinización especializada presentan menor variación fenotípica floral que vegetativa. Compararon especies de plantas con distintos sistemas de polinización (por ejemplo, *Calathea crotalifera* especialista, *Muntingia calabura* generalista y *Cyperus* sp. por el viento).

Sus resultados apoyan parcialmente dicha predicción. Las especies con polinización especialista presentaron una menor variación que las especies generalistas. Sin embargo, la variación fue menor en los rasgos florales para las especies de polinización especialista y generalista, mientras que en la planta polinizada por el viento ambos caracteres vegetativos y florales mostraron una variación muy similar entre sí. Ellos concluyen que la diferenciación de la variación entre fenotipos florales y vegetativos sí es causado por la polinización biótica, sin ser exclusivo de la polinización especialista. Se observó una tendencia en la que muchos caracteres florales están desacoplados de la variación de los caracteres vegetativos, incluso en las plantas con sistemas polinización no especializados. Esto puede deberse a que (1) ciertas especies han experimentado selección para una colocación de polen consistente o sistemas de señalización a los polinizadores aun si la orientación del polinizador respecto a la flor sea imprecisa; (2) porque los caracteres florales están correlacionados genéticamente con otros caracteres reproductivos que están bajo selección para el desacoplamiento, como el tamaño de la semilla y del fruto y/o (3) porque la asignación óptima de recursos a la estructuras reproductivas limita los tamaños de las estructuras florales no fotosintéticas (Armbruster et al., 1999).

La complejidad de la evolución de la integración floral e independencia de los caracteres vegetativos puede dificultar la generalización en muchas especies y/o para todos los caracteres florales, ser específicos de las especies y no fácilmente predecibles a partir de los sistemas de polinización (Armbruster et al., 1999). Sin embargo, las especies de plantas que se mencionan como de polinización especialista, el estudio no especifica qué especie es el polinizador. Tras una búsqueda de las plantas y su respectivo polinizador (ver Anexo B), se encontró que los polinizadores comprenden una variedad de especies, en algunos casos incluso de taxones no relacionados.

De los caracteres vegetativos el carácter menos variable fue el ancho de la hoja (CV=20.75%). Esto es común en especies de plantas que se distribuyen en climas mediterráneos, como las especies del Chaparral presente en la península de Baja California (Arteaga et al., 2015; De la Rosa, 2019). Esta tendencia podría estar asociada con una respuesta fisiológica al estrés hídrico, indicando una selección de características que optimizan la eficiencia de inversión de biomasa de la planta (De la Rosa, 2019).

Nuestros resultados apoyan la existencia de “pléyades de correlación” en *H. whipplei*, es decir, el desacoplamiento de la variación de los caracteres vegetativos y florales (Berg, 1960). La reducción del número de variables que resulta del PCA indica que sí hay una distinción en la variación fenotípica entre caracteres asociados a cada fenotipo, el vegetativo, el de la inflorescencia que está más asociado al vegetativo y finalmente el floral. Asimismo, la magnitud de las correlaciones indica una fuerte integración

entre el fenotipo vegetativo y la inflorescencia y un desacoplamiento del fenotipo floral. Los caracteres vegetativos presentan una fuerte asociación con los caracteres reproductivos no florales, mientras que ambos grupos de caracteres no presentan asociación con los caracteres florales. Los caracteres funcionalmente relacionados poseen correlaciones más altas entre sí. Los caracteres vegetativos cumplen funciones de crecimiento y fotosíntesis, y los caracteres florales las funciones de reproducción (Nicotra et al., 1997; Schlichting, 1989). Los caracteres reproductivos no florales al estar fuertemente correlacionados con los caracteres vegetativos indica que las funciones que desarrollan están relacionadas con el crecimiento y por lo que pueden ser agrupados como caracteres vegetativos, como fue hecho en el estudio de Berg (1960). Nuestros resultados concuerdan con el patrón de correlaciones descrito para plantas con polinización especializada, cuya selección sobre los caracteres florales promueve un desacoplamiento fenotípico de los caracteres vegetativos. Contrario a lo que se ha reportado en plantas con polinización generalista, donde no se produce un desacoplamiento entre los caracteres reproductivos y vegetativos y los coeficientes de variación en ambos caracteres son muy similares entre sí (Berg, 1960; Murren, 2002).

La existencia de la integración fenotípica dentro los módulos vegetativos y reproductivos (Murren, 2002), sugiere que son estructuras que han evolucionado respondiendo a fuerzas selectivas diferentes, lo que ha resultado en este desacoplamiento (Berg, 1960; Murren, 2002). La red de correlaciones indica que la integración sobre subconjuntos de caracteres puede generar patrones correlativos de selección (Lande & Arnold, 1983). Sin embargo, aún dentro del fenotipo floral y vegetativo, existen correlaciones débiles que pueden permitir la evolución independiente de caracteres; en este caso el pistilo y los pétalos, presentan los niveles más altos de correlación entre ellos, pero no con el resto de caracteres. De igual manera en el módulo vegetativo ocurre, la magnitud de la correlación en la roseta y las hojas es más alta.

Sobre el grado de integración fenotípica, encontramos que el módulo floral en *H. whipplei* está altamente integrado (93%). A pesar de la idea comúnmente aceptada de que las flores son órganos muy integrados, en especies de angiospermas, se han reportado niveles de integración floral más bajos de lo esperado (ej. Ordano et al., 2008; Fornoni et al., 2008). Ordano et al., (2008) detectaron en cuatro especies de Rosaceae (tres generalistas y una “especialista”; ver Anexo B) niveles bajos de integración floral (entre el 10 y 20% del máximo posible de integración) que no difieren de la media de las angiospermas examinadas (21.5%), independientemente del sistema de polinización. Estos resultados podrían sugerir que la selección natural no favorece la integración total de la flor, lo cual puede deberse a presiones cambiantes de selección ejercidas por los polinizadores a lo largo del tiempo y a otros factores selectivos que actúen en otras direcciones sobre el fenotipo floral como herbívoros, nectarívoros, parásitos, entre otros, limitando la evolución de una uniformidad floral completa (Fornoni et al., 2008). Además, la selección natural actúa

favoreciendo niveles altos de integración intrafloral durante la historia evolutiva debido a que sólo ciertos caracteres median la interacción con los polinizadores y, por ende, la integración total de la flor se percibe como baja (Ordano et al., 2008; Fornoni et al., 2008). Sin embargo, utilizando la métrica del coeficiente de integración de Murren (2002) para los módulos de *H. whipplei*, se observó que el módulo floral está altamente integrado (93%). Nuestros resultados podrían deberse a la métrica usada, la cual es diferente de la empleada por Ordano et al. (2008) y también es posible al *H. whipplei* ser una especie con un sistema altamente especializado de polinización activa realizado por una única especie, el grado de integración necesario para mantener estable esta interacción en el tiempo sea muy alto.

Murren (2002) calculó los coeficientes de integración fenotípica de diferentes especies en estudios con matrices de correlación fenotípica disponibles utilizando los métodos del presente estudio. Entre los cuales lo calculó para el estudio de Armbruster et al. (1999) donde las especies con sistemas de polinización especializados examinadas presentaron valores bajos de integración entre 13 y 24% lo que concuerda con lo reportado por Ordano et al., (2008). Las especies con sistemas especializados tienen a más de una especie como polinizador, de taxones no relacionados y variables según el rango de distribución (ver Anexo C). Debido a esto, se espera que *H. whipplei* al estar altamente especializada también tenga un grado mayor de integración floral.

En todas las especies del estudio de Armbruster et al. (1999) se obtuvo una mayor integración vegetativa respecto a la floral, independientemente de su sistema de polinización. En nuestro caso, *H. whipplei* presentó valores de integración fenotípica muy altos y similares para el módulo vegetativo (97%) y floral (93%). Para el caso de la parte vegetativa podría deberse a que la expresión coordinada de los caracteres vegetativos y alta integración fenotípica tiene un valor adaptativo relacionado con la asignación de recursos, específicamente en el crecimiento y producción de flores (Damián et al., 2020).

Como el estudio de Damián et al. (2020) evaluaron el valor adaptativo de las correlaciones entre rasgos funcionales de las hojas en 13 familias genéticas de *Turnera velutina* un arbusto endémico de México. Identificaron que la magnitud de la integración fenotípica de las hojas en las familias varió del 2% al 20%, donde las familias con mayor integración fenotípica entre los rasgos de las hojas crecieron más rápido y produjeron una mayor cantidad de flores. Como *H. whipplei* que produce inflorescencias con una gran cantidad de flores y tiene un crecimiento acelerado al llegar la etapa reproductiva (Guinness World Records, 1978; Hope-King, 2006).

#### 4.1.1 Variación de caracteres vegetativos y reproductivos entre localidades

Los caracteres morfométricos vegetativos y reproductivos de este estudio presentan diferencias con otros estudios en *H. whipplei* (Clary, 2001; Thiede, 2020) en los rangos de longitud de caracteres como los quíotes, panículas, hojas y pétalos. El rango de longitud de la altura de quíote en este estudio fue de 68 a 320 cm, mientras que Thiede (2020) informó longitudes de quíote más grandes (150-400 cm). La longitud de la panícula en nuestro estudio varió de 14 a 261 cm que también es diferente del que Thiede (2020) informó con longitudes mayores (140-800 cm). El rango de longitud de hoja en este estudio fue de 24 a 97 cm de largo y 0.8 a 3 cm de ancho el cual es menor respecto a los que reporta Thiede (2020) (25-115 cm de largo y 0.5-4 cm de ancho). Por último, la longitud de los pétalos en nuestro estudio fue de 1.82 a 6.66 cm, mientras que Thiede (2020) informó un rango menor (3.5-5 cm).

Estas mediciones son de gran importancia taxonómica para identificar al género *Hesperoyucca* y distinguir de individuos pertenecientes al género *Yucca*. Clary (2001) presentó una clave de identificación del género donde menciona a las hojas como carácter diagnóstico, con un rango de longitud de hoja de 45 a 60 cm y un ancho de 0.7 a 2 cm. Sin embargo, estos rangos difieren a los reportados por Thiede (2020) y de los registrados en el presente estudio. Estas diferencias en los rangos de tamaño entre los estudios pueden explicarse por utilizar individuos de diferente subespecie, diferencias en el tamaño de muestra y la ubicación geográfica de las localidades muestreadas. En los estudios anteriores no se informa sobre la subespecie, tamaño de muestra y ubicación geográfica específica sólo que son en California, Estados Unidos. Esto sugiere que existe variabilidad fenotípica de caracteres morfológicos entre las diferentes poblaciones de *H. whipplei* en Estados Unidos y México.

#### 4.2 Efecto de factores ambientales sobre caracteres vegetativos y florales

Considerando la amplia distribución ambiental de la especie en la península de Baja California se esperaba encontrar variación fenotípica a lo largo de la distribución. En primer lugar, los resultados mostraron diferenciación fenotípica en la mayoría de los caracteres medidos entre las diferentes localidades. Sin embargo, las diferencias están dadas por localidades geográficamente cercanas (H13, H14, H31 y H32) las cuales presentan plantas de mayor tamaño y una mayor variación de los caracteres vegetativos y reproductivos no florales. Sin embargo, no se encontró una relación de la variación climática con las dimensiones de las plantas registradas en este lugar. Otros factores no considerados como calidad y tipo de suelo pueden estar influenciando a estas poblaciones. En general, el patrón de variación de los

caracteres a lo largo de las localidades fue muy homogéneo, con excepción de las localidades anteriormente mencionadas.

#### 4.2.1 Efecto de la temperatura sobre la variación de los caracteres

A lo largo de las localidades la temperatura media anual fue un factor que presentó baja variación (7%). Sin embargo, explicó en promedio el 19% de la variación fenotípica presente en el largo del pistilo y un 33% en el largo de los pétalos. Se encontró que conforme aumenta la temperatura, el tamaño promedio de las flores en las localidades se reduce. Este patrón encontrado para las flores de *H. whipplei* sobre la disminución del tamaño a medida que la temperatura aumenta se ha reportado en previos estudios. Por ejemplo, Carvalho et al., (2005) cuantificaron el efecto de la temperatura en características de las flores, entre ellas el tamaño de las flores de crisantemo (*Chrysanthemum morifolium* cv. 'Reagan Improved') en condiciones de invernadero con temperaturas de 15°C hasta 24°C. Observaron que la temperatura afectó significativamente a todas las características de las flores. El número de flores por planta aumentó, mientras que el área individual de las flores disminuyó con el aumento de la temperatura, las plantas cultivadas a 21°C eran 13% más pequeñas que las cultivadas a 17°C. Esto es debido a que el tamaño de las inflorescencias depende del número y tamaño de cada una de las flores individuales que las conforman. La temperatura acelera el inicio de la formación de las flores individuales, aumentando su número, pero durante la etapa de crecimiento la competencia por recursos limitados puede reducir el tamaño de cada flor individual. Además de que asignar recursos de manera óptima a las estructuras reproductivas impone límites en los tamaños de estructuras florales no fotosintéticas (Armbruster et al., 1999).

Los polinizadores son el agente de selección principal en las flores y explican la gran diversidad de formas florales (Stebbins, 1981). Sin embargo, es posible que la evolución de las flores sea influenciada por presiones de selección abióticas (Elle, 2004). Esto se ha reportado en varios estudios, donde muestran como los caracteres florales aún responden a la variación ambiental (Pélabon et al., 2013; Carvalho et al., 2005; Elle, 2004; Wiszniewski et al., 2022). Por ejemplo, Wiszniewski et al., (2022) evaluaron si la plasticidad del tamaño de las flores frente a la temperatura se encontraba tanto en especies autógamas como en especies alógamas. Cultivaron y compararon el cambio mediado por la temperatura en el tamaño de las flores entre individuos de *Arabidopsis thaliana* (autógama) y *Arabidopsis arenosa* (alógama). Se crecieron las plantas a 17°C y 23°C, se midió el diámetro de las flores y se cuantificó la plasticidad fenotípica con el porcentaje de cambio de diámetro de las flores en los tratamientos de temperatura. En ambas especies se detectó una disminución en el tamaño de la flor, pero un mayor grado de plasticidad fenotípica

en *A. thaliana* que en *A. arenosa* con una disminución de tamaño promedio de la flor a los 23°C de 21.1% en comparación con 15.2%, respectivamente. Las flores de *A. arenosa* eran más grandes que las de *A. thaliana* debido a que es una planta de polinización cruzada y las flores grandes son importantes en la atracción de polinizadores, en cambio las flores de plantas autopolinizantes suelen ser más pequeñas (Wiszniewski et al., 2022). En *H. whipplei* al tener esta interacción obligada con un polinizador activo, no es necesario un mayor tamaño de flores con fines de atracción. Al igual que al producir un número tan amplio de flores, la competencia por recursos disminuye el tamaño de estas.

La falta de relación detectada entre la temperatura y la variación de caracteres vegetativos como las hojas en nuestros resultados puede deberse a que el desarrollo de las hojas ocurre durante largos períodos de tiempo, de 7 a 10 años (Hope-King, 2006), donde la temperatura no difiere mucho entre los distintos sitios ( $15.5 \pm 1.1^\circ\text{C}$ ) y no representa un efecto fuerte a largo plazo. En comparación con el desarrollo de las flores que ocurre siempre en una misma época del año, donde la temperatura va en aumento a medida que termina el período de floración.

#### 4.2.2 Efecto de la precipitación sobre la variación de los caracteres

Los valores de precipitación entre las localidades fueron poco variables, con apenas un 13% de variación. A pesar de ello, la precipitación presentó un efecto significativo en la altura total de la planta. Esto concuerda con evidencia que ha mostrado que la disponibilidad de agua influye en la cantidad de recursos disponibles para la reproducción de *H. whipplei*, reflejándose en el tamaño de la inflorescencia, producción de flores y número de frutos maduros (Udovic, 1981). En este trabajo se registró que la floración ocurrió durante los meses de abril a junio en los años de 2022 y 2023. El inicio de la floración en nuestras localidades coincidió con el final de las lluvias (diciembre a marzo) (Fick & Hijmans, 2017), sugiriendo que la precipitación desempeña un papel importante en el desarrollo de estructuras como el qurote y la panícula necesarias para el posterior desarrollo de las flores.

Se ha reportado como en algunas especies de plantas las flores más grandes y longevas a menudo se encuentran en hábitats húmedos, esto puede deber al mayor costo que representa mantener a las flores en ambientes áridos. Pero también es posible que existan presiones de selección específicas en los hábitats áridos debido a las cortas temporadas de crecimiento. En estas condiciones las formas de vidas que se desarrollan rápido generalmente tienen flores más pequeñas presentan un mejor rendimiento en dichas condiciones (Elle, 2004). Un ejemplo de esto son las poblaciones de *Collinsia parviflora* que experimentan



un rápido desarrollo, presentan flores de menor tamaño y se encuentran en entornos ecológicos más secos y efímeros, donde el tiempo para crecer y desarrollar flores de mayor tamaño es limitado (Elle, 2004).

A pesar de que los caracteres presentan una alta variación fenotípica, al estar todos fuertemente correlacionados puede dificultar la detección de diversos factores que influyen la variación fenotípica. Para comprender los mecanismos responsables de la variación fenotípica de las plantas en respuesta a factores ambientales, se requieren experimentos de jardines comunes recíprocos. Estos experimentos implican la comparación de plantas provenientes de diferentes orígenes en sus ambientes naturales, permitiendo una evaluación directa de la aptitud de las poblaciones y una estimación del papel adaptativo de la diferenciación genética, la plasticidad fenotípica y los efectos ambientales maternos (Monty et al., 2013).

## Capítulo 5. Conclusiones

---

A partir de este estudio, se derivan las siguientes conclusiones:

El patrón de correlaciones y variación fenotípica de los caracteres vegetativos y reproductivos presente en *H. whipplei* respalda la hipótesis de correlación de pléyades de Berg (1960).

Identificamos dos módulos fenotípicos diferenciados, uno vegetativo y uno floral. Donde los caracteres “reproductivos no florales” se asocian funcionalmente con los caracteres vegetativos, formando parte integral del módulo vegetativo.

La selección natural ejercida por el polinizador resulta en un mayor acoplamiento de las estructuras florales y una menor variación en las mismas, específicamente en el pistilo para mantener un ajuste preciso para la oviposición.

La variación fenotípica observada en *H. whipplei* entre las diferentes localidades muestreadas fue moderada y está modulada por condiciones ambientales, como la temperatura y precipitación, así como por interacciones ecológicas, como la polinización.

## Literatura citada

- Aker, C. L. (1982). Spatial and temporal dispersion patterns of pollinators and their relationship to the flowering strategy of *Yucca whipplei* (Agavaceae). *Oecologia*, 54(2), 243-252. <https://doi.org/10.1007/BF00378399>
- Aker, C. L., & Udovic, D. (1981). Oviposition and pollination behavior of the yucca moth, *Tegeticula maculata* (Lepidoptera: Prodoxidae), and its relation to the reproductive biology of *Yucca whipplei* (Agavaceae). *Oecologia*, 49(1), 96-101. <https://doi.org/10.1007/BF00376905>
- Althoff, D. M., Svensson, G. P., & Pellmyr, O. (2007). The influence of interaction type and feeding location on the phylogeographic structure of the yucca moth community associated with *Hesperoyucca whipplei*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(2), 398-406. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.10.015>
- Armbruster, W. S., & Schwaegerle, K. E. (1996). Causes of covariation of phenotypic traits among populations. *Journal of Evolutionary Biology*, 9(3), 261-276. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1996.9030261.x>
- Armbruster, W. S., Di Stilio, V. N. S., Tuxill, J. D., Flores, T. C., & Velasquez Runk, J. L. (1999). Covariance and decoupling of floral and vegetative traits in nine Neotropical plants: a re-evaluation of Berg's correlation-pleiades concept. *American Journal of Botany*, 86(1), 39-55. <https://doi.org/10.2307/2656953>
- Arteaga, M. C., Bello-Bedoy, R., León, J. L., Delgadillo, J., & Dominguez, R. (2015). Phenotypic variation of flowering and vegetative morphological traits along the distribution for the endemic species *Yucca capensis* (Agavaceae). *Botanical Sciences*, 93(4), 765-770. <https://doi.org/10.17129/botsci.214>
- Berg, R. L. (1960). The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution*, 171-180. <https://doi.org/10.2307/2405824>
- Carroll, A. B., Pallardy, S. G., & Galen, C. (2001). Drought stress, plant water status, and floral trait expression in fireweed, *Epilobium angustifolium* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, 88(3), 438-446. <https://doi.org/10.2307/2657108>
- Caruso, C. M. (2006). Plasticity of inflorescence traits in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae) in response to soil water availability. *American Journal of Botany*, 93(4), 531-538. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.4.531>
- Carvalho, S. M. P., Abi-Tarabay, H., & Heuvelink, E. (2005). Temperature affects Chrysanthemum flower characteristics differently during three phases of the cultivation period. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 80(2), 209-216. <https://doi.org/10.1080/14620316.2005.11511919>
- Clary, K. H. (2001). The genus *Hesperoyucca* (agavaceae) in the western United States and Mexico: new nomenclatural combinations. *SIDA, Contributions to Botany*, 19(1), 839-847. <https://www.jstor.org/stable/41967935>

- Damián, X., Ochoa-López, S., Gaxiola, A., Fornoni, J., Domínguez, C. A., & Boege, K. (2020). Natural selection acting on integrated phenotypes: covariance among functional leaf traits increases plant fitness. *New Phytologist*, 225(1), 546-557. <https://doi.org/10.1111/nph.16116>
- De la Rosa C. L. M. (2019). Genética de la conservación de *Yucca schidigera* (Asparagaceae) en Baja California: aspectos evolutivos y reproductivos [Tesis de Doctorado en Ciencias, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California]. <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/3010>
- Elle, E. (2004). Floral adaptations and biotic and abiotic selection pressures. In Q.C.B. Cronk, J. Whitton, R.H. Ree, & I.E.P. Taylor (Eds.). *Plant adaptation: Molecular genetics and ecology* (pp. 111-118). National Research Council of Canada.
- Fick, S.E. & R.J. Hijmans, (2017). WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37 (12), 4302-4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fornoni, J., Boege, K., Domínguez, C. A., & Ordano, M. (2008). How little is too little? The adaptive value of floral integration: The adaptive value of floral integration. *Communicative & integrative biology*, 1(1), 56-58. <https://doi.org/10.4161/cib.1.1.6844>
- Futuyma, D. J. (2017). *Evolution* (4<sup>th</sup> ed.). Sunderland, MA.
- Gniazdowski, Z. (2017). New interpretation of principal components analysis. *Zeszyty Naukowe WWSI*, 16(11), 43-65. <https://doi.org/10.26348/znwwsi.16.43>
- Gómez, J. M. (2002). Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista chilena de historia natural*, 75(1), 105-115. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2002000100010>
- González-Rodríguez, A., & Oyama, K. E. N. (2005). Leaf morphometric variation in *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two hybridizing Mexican red oaks. *Botanical Journal of the Linnean society*, 147(4), 427-435. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2004.00394.x>
- Gorelick, R. (2015). *Hesperoyucca whipplei*. *Cactus and Succulent Journal*, 87(6), 269–270. <https://doi.org/10.2985/015.087.0607>
- Gucker, C. L. (2012). *Hesperoyucca whipplei*, *H. newberryi*. Fire Effects Information System. <https://www.fs.usda.gov/database/feis/plants/forb/hesspp/all.html>
- Guinness World Records. (1978). Fastest growing flowering plant. <https://www.guinnessworldrecords.com/world-records/66519-fastest-growing-flowering-plant>
- Haines, L. (1941). Variation in *Yucca whipplei*. *Madroño*, 6(2), 33-45. <https://www.jstor.org/stable/41422396>
- Helsen, K., Acharya, K. P., Brunet, J., Cousins, S. A., Decocq, G., Hermy, M., ... & Graae, B. J. (2017). Biotic and abiotic drivers of intraspecific trait variation within plant populations of three herbaceous plant species along a latitudinal gradient. *BMC ecology*, 17(1), 1-12. <https://doi.org/10.1186/s12898-017-0151-y>
- Hope-King, L. A. (2006). "Natural history of *Hesperoyucca whipplei*". Theses Digitization Project [Tesis de Maestría, California State University, San Bernardino]. <https://scholarworks.lib.csusb.edu/etd-project/2991>

- Jousselin, E., & Kjellberg, F. (2001). The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs. *Ecology Letters*, 4(2), 151-158. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00209.x>
- Kulbaba, M. W., Yoko, Z., & Hamilton, J. A. (2023). Chasing the fitness optimum: temporal variation in the genetic and environmental expression of life-history traits for a perennial plant. *Annals of Botany*, XX,1-14. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad100>
- Kuppler, J., Albert, C. H., Ames, G. M., Armbruster, W. S., Boenisch, G., Boucher, F. C., ... & Junker, R. R. (2020). Global gradients in intraspecific variation in vegetative and floral traits are partially associated with climate and species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 29(6), 992-1007. <https://doi.org/10.1111/geb.13077>
- Lande, R., & Arnold, S. J. (1983). The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, 1210-1226. <https://doi.org/10.2307/2408842>
- Marrot, P., Latutrie, M., Piquet, J., & Pujol, B. (2022). Natural selection fluctuates at an extremely fine spatial scale inside a wild population of snapdragon plants. *Evolution*, 76(3),658-666. <https://doi.org/10.1111/evo.14359>
- McKain, M. R., McNeal, J. R., Kellar, P. R., Eguiarte, L. E., Pires, J. C., & Leebens-Mack, J. (2016). Timing of rapid diversification and convergent origins of active pollination within Agavoideae (Asparagaceae). *American journal of botany*, 103(10), 1717-1729. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600198>
- Monty A., Bizoux J-P., Escarre J. & Mahy G. (2013). Rapid Plant Invasion in Distinct Climates Involves Different Sources of Phenotypic Variation. *PLoS ONE*, 8(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055627>
- Morgan, M. T. (2006). Selection on reproductive characters: conceptual foundations and their extension to pollinator interactions en Harder, L. D. y Barrett, S. C. H. (Eds.) *Ecology and evolution of flowers* (pp. 25-40). Oxford, UK: Oxford University.
- Murren, C. J. (2002). Phenotypic integration in plants. *Plant species biology*, 17(2-3), 89-99. <https://doi.org/10.1046/j.1442-1984.2002.00079.x>
- Nicotra, A. B., Chazdon, R. L., & Schlichting, C. D. (1997). Patterns of genotypic variation and phenotypic plasticity of light response in two tropical Piper (Piperaceae) species. *American Journal of Botany*, 84(11), 1542-1552. <https://doi.org/10.2307/2446616>
- Ordano, M., Fornoni, J., Boege, K., & Domínguez, C. A. (2008). The adaptive value of phenotypic floral integration. *New Phytologist*, 179(1), 1183-1192. <https://www.jstor.org/stable/25150539>
- Palacio-López, K., Beckage, B., Scheiner, S., & Molofsky, J. (2015). The ubiquity of phenotypic plasticity in plants: a synthesis. *Ecology and evolution*, 5(16), 3389-3400. <https://doi.org/10.1002/ece3.1603>
- Pélabon, C., Armbruster, W. S., & Hansen, T. F. (2011). Experimental evidence for the Berg hypothesis: vegetative traits are more sensitive than pollination traits to environmental variation. *Functional Ecology*, 25(1), 247-257. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01770.x>

- Pélabon, C., Osler, N. C., Diekmann, M., & Graae, B. J. (2013). Decoupled phenotypic variation between floral and vegetative traits: distinguishing between developmental and environmental correlations. *Annals of botany*, 111(5), 935-944. <https://doi.org/10.1093/aob/mct050>
- Pellmyr, O. (1997) Pollinating seed eaters: why is active pollination so rare?. *Ecology*, 78(6), 1655-1660. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1655:PSEWIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1655:PSEWIA]2.0.CO;2)
- Pigliucci, M. (2003). Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecology letters*, 6(3), 265-272. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00428.x>
- Richter, K. S. (1995). The pollination of *Yucca whipplei* by *Tegeticula maculata*: the benefits and costs of an obligate mutualism. [Tesis de Doctorado, University of California]. <https://www.proquest.com/openview/4e4ef47ec9f739d1553d7b66b68804b4/1?pq-origsite=gscholar&cbl=18750&diss=y>
- Santibáñez-Andrade, G., Castillo-Argüero, S., Zavala-Hurtado, J. A., Martínez, O. Y., & Hernández, A. M. (2009). La heterogeneidad ambiental en un matorral xerófilo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (85),71-79. [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0366-21282009000200007&lng=es&tlng=es](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0366-21282009000200007&lng=es&tlng=es)
- Schlichting, C. D. (1989). Phenotypic integration and environmental change. *BioScience*, 39(7), 460. <https://doi.org/10.2307/1311138>
- Stebbins, G. L. (1981). Why are there so many species of flowering plants? *Bioscience*, 31(8), 573-577. <https://doi.org/10.2307/1308219>
- Thiede, J. (2020). *Hesperoyucca* Agavaceae. en Egli, U., Nyffeler, R. (Eds.) *Monocotyledons. Illustrated Handbook of Succulent Plants*. (pp. 357-361). Springer, Berlin.
- Townsend, C. (2020). *Hesperoyucca whipplei* [Ilustración naturalista]. <http://www.blog.illustraciencia.info/2021/03/cullen-townsend-hesperoyucca-whipplei.html>
- Udovic, D. (1981). Determinants of fruit set in *Yucca whipplei*: reproductive expenditure vs. pollinator availability. *Oecologia*, 48(1), 389-399. <https://doi.org/10.1007/BF00346500>
- Venâncio, H., Alves-Silva, E., & Santos, J. C. (2016). Leaf phenotypic variation and developmental instability in relation to different light regimes. *Acta Botanica Brasílica*, 30(1), 296-303. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0081>
- Villellas, J., Ehrlén, J., Crone, E. E., Csörgő, A. M., Garcia, M. B., Laine, A. L., ... & Buckley, Y. M. (2021). Phenotypic plasticity masks range-wide genetic differentiation for vegetative but not reproductive traits in a short-lived plant. *Ecology Letters*, 24(11), 2378-2393. <https://doi.org/10.1111/ele.13858>
- Watson, R. A., Wagner, G. P., Pavlicev, M., Weinreich, D. M., & Mills, R. (2014). The evolution of phenotypic correlations and “developmental memory”. *Evolution*, 68(4), 1124-1138. <https://doi.org/10.1111/evo.12337>
- Williams, J. L., & Conner, J. K. (2001). Sources of phenotypic variation in floral traits in wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 88(9),1577-1581. <https://doi.org/10.2307/3558401>

- Wiszniewski, A., Uberegui, E., Messer, M., Sultanova, G., Borghi, M., Duarte, G. T., & Laitinen, R. A. (2022). Temperature-mediated flower size plasticity in *Arabidopsis*. *Iscience*, 25(11), 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.105411>
- Zamudio, K. R., Bell, R. C., & Mason, N. A. (2016). Phenotypes in phylogeography: Species' traits, environmental variation, and vertebrate diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(29),8041-8048. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602237113>

## Anexos

### Anexo A

**Tabla 8.** Matriz de correlaciones entre los caracteres vegetativos y reproductivos de *H. whipplei*.

Carácter	AT	CQ	AP	ANP	AR	ANR	LH	ANH	LPE	ANPE	ANPI	LPI	LF
AT	1												
CQ	<b>0.878**</b>	1											
AP	<b>0.835**</b>	<b>0.707**</b>	1										
ANP	<b>0.900**</b>	<b>0.793**</b>	<b>0.772**</b>	1									
AR	<b>0.738**</b>	<b>0.713**</b>	<b>0.650**</b>	<b>0.776**</b>	1								
ANR	<b>0.690**</b>	<b>0.682**</b>	<b>0.525*</b>	<b>0.637**</b>	<b>0.915**</b>	1							
LH	<b>0.595*</b>	<b>0.592*</b>	0.455	<b>0.608*</b>	<b>0.920**</b>	<b>0.941**</b>	1						
ANH	<b>0.820**</b>	<b>0.647*</b>	<b>0.785**</b>	<b>0.744**</b>	<b>0.747**</b>	<b>0.644**</b>	<b>0.659**</b>	1					
LPE	-0.132	0.090	-0.310	-0.271	-0.314	-0.169	-0.225	-0.362	1				
ANPE	-0.069	0.127	-0.178	-0.210	-0.231	-0.109	-0.127	-0.214	<b>0.946**</b>	1			
ANPI	0.400	<b>0.627*</b>	0.247	0.123	0.129	0.174	0.055	0.211	<b>0.621*</b>	<b>0.632*</b>	1		
LPI	-0.004	0.207	-0.156	-0.171	-0.325	-0.224	-0.277	-0.337	<b>0.894**</b>	<b>0.833**</b>	<b>0.717**</b>	1	
LF	0.282	0.429	0.142	0.217	-0.022	-0.118	-0.137	0.019	<b>0.601*</b>	0.494	<b>0.670**</b>	<b>0.773**</b>	1



## Anexo B

**Tabla 9.** Especies en las que se ha evaluado la hipótesis de correlación de pléyades de Berg (1960). Con \* se marcó cuando se encontró información diferente a la reportada en el estudio correspondiente.

No.	Familia	Especie	Polinización	n	Cotiledón	Ciclo de vida	Crecimiento	Autor
1	Poaceae	<i>Triticum aestivum</i>	Autopolinización	100	Monocotiledónea	1 año aprox	Hierba	Berg, 1960
2	Poaceae	<i>Elymus arenarius</i>	Polinización por el viento	50	Monocotiledónea	Entre 8-25 días	Hierba	Berg, 1960
3	Poaceae	<i>Hordeum vulgare</i> var. <i>Pallidum</i>	Autopolinización	100	Monocotiledónea	1 año aprox	Hierba	Berg, 1960
4	Poaceae	<i>Hordeum vulgare</i> , var. <i>nudun</i>	Autopolinización	100	Monocotiledónea	1 año aprox	Hierba	Berg, 1960
5	Ranunculaceae	<i>Anemone nemorosa</i>	Generalista (polinizada por insectos no especializados)	65	Dicotiledónea	Perene de vida larga	Hierba	Berg, 1960
6	Rosaceae	<i>Fragaria collina</i>	Generalista (polinizada por insectos no especializados)	50	Dicotiledónea	3-5 años	Hierba	Berg, 1960
7	Papaveraceae	<i>Papaver sp.</i>	Generalista (polinizada por insectos no especializados)	45	Dicotiledónea	120 días	Hierba	Berg, 1960
8	Asteraceae	<i>Cosmos bipinnatus</i>	Generalista (polinizada por insectos no especializados)	150	Dicotiledónea	1 año	Hierba	Berg, 1960
9	Caryophyllaceae	<i>Lychnis viscaria</i> ( <i>Viscaria vulgaris</i> )	Especialista (polinizada por mariposas)	40	Dicotiledónea	2 años	Hierba	Berg, 1960
10	Caryophyllaceae	<i>Lychnis chalconica</i> ( <i>Silene chalconica</i> )	Especialista (polinizada por mariposas)	30	Dicotiledónea	Vida corta	Hierba	Berg, 1960
11	Caryophyllaceae	<i>Melandrium silvestre</i> ( <i>Silene dioica</i> )	Especialista (polinizada por mariposas)	50	Dicotiledónea	2 años	Hierba	Berg, 1960
12	Solanaceae	<i>Nicotiana glauca</i>	Especialista (polinizada por mariposas)	40	Dicotiledónea	Más de 2 años (perene)	Hierba	Berg, 1960
13	Polemoniaceae	<i>Phlox divaricata</i> (t)	Especialista (polinizada por mariposas)	50	Dicotiledónea	Perene de vida larga (más de 2 años)	Hierba	Berg, 1960
14	Geraniaceae	<i>Geranium pratense</i>	Especialista (polinizada por abejas y abejorros)	65	Dicotiledónea	2 años	Hierba	Berg, 1960
15	Onagraceae	<i>Chamaenerium angustifolium</i>	Especialista (polinizada por abejas y abejorros)	50	Dicotiledónea	Más de 2 años (perene)	Hierba	Berg, 1960

16	Plantaginaceae	<i>Linaria vulgaris</i>	Especialista (polinizada por abejas y abejorros)	30	Dicotiledónea	3.8 años	Hierba	Berg, 1960
17	Ranunculaceae	<i>Delphinium elatum</i>	Especialista (polinizada por abejas y abejorros)	53	Dicotiledónea	5-10 años	Hierba	Berg, 1960
18	Plantaginaceae	<i>Digitalis ambigua</i>	Especialista (polinizada por abejas y abejorros)	75	Dicotiledónea	Más de 5 años	Hierba	Berg, 1960
19	Scrophulariaceae	<i>Digitalis purpurea</i>	Especialista (polinizada por abejas y abejorros)	50	Dicotiledónea	2 años	Hierba	Berg, 1960
20	Tropaeolaceae	<i>Tropaeolum majus</i>	Especialista (polinizada por abejas y abejorros)	150	Dicotiledónea	1 año	Hierba	Berg, 1960
21	Marantaceae	<i>Calathea crotalifera</i>	Especialista * (cuya longitud del tubo floral varía a lo largo de su rango dependiendo de la longitud de la probóscide de las especies polinizadoras concurrentes)	15	Monocotiledónea	2-5 años	Hierba	Armbruster, 1999
22	Cannaceae	<i>Canna glauca</i>	Especialista * (polinizada por varias especies de mariposas, polillas y colibríes)	20	Monocotiledónea	2-5 años	Hierba	Armbruster, 1999
23	Alismataceae	<i>Echinodorus sp.</i>	Especialista* (abejas son las principales especies de visitantes florales)	16	Monocotiledónea	3-5 años	Hierba	Armbruster, 1999
24	Pontederiaceae	<i>Eichhornia crassipes</i>	Polinización por el viento	9	Monocotiledónea	5 años	Hierba	Armbruster, 1999
25	Poaceae	<i>Genus unknown</i>	Polinización por el viento	10	Monocotiledónea	2-10 años	Hierba	Armbruster, 1999
26	Cyperaceae	<i>Cyperus sp.</i>	Generalista	11	Monocotiledónea	Anual o perenne	Hierba	Armbruster, 1999
27	Euphorbiaceae	<i>Croton sp.</i>	Generalista	15	Dicotiledónea	2-4 años	Arbusto	Armbruster, 1999
28	Elaeocarpaceae	<i>Muntingia calabura</i>	Generalista	10	Dicotiledónea	Hasta 30 años	Árbol	Armbruster, 1999
29	Asteraceae	<i>Wedelia sp.</i>	Generalista	10	Dicotiledónea	3-5 años	Hierba	Armbruster, 1999

30	Rosaceae	<i>Prunus mahaleb</i>	Generalista visited by 41 species of bees and flies	55	Dicotiledonea	25-50 años	Árbol	Ordano, 2008
31	Rosaceae	<i>Prunus prostrata</i>	Especialista* (principalmente visitada por <i>Bombus</i> sp.)	30	Dicotiledonea	Anual o perenne	Arbusto	Ordano, 2008
32	Rosaceae	<i>Crataegus monogyna</i>	Generalista (los principales polinizadores son <i>Apis mellifera</i> (Hymenoptera:Apidae) y varios otros Apidae, moscas califóridas y sírfidos)	30	Dicotiledonea	Hasta 700 años	Arbusto	Ordano, 2008
33	Rosaceae	<i>Sorbus torminalis</i>	Generalista (los polinizadores son principalmente pequeñas moscas, abejas y escarabajos)	57	Dicotiledonea	100-200 años	Árbol	Ordano, 2008
34	Asparagaceae	<i>Hesperoyucca whipplei</i>	Especialista ( <i>Tegeticula maculata</i> )	202	Monocotiledonea	4-10 años	Arbusto aborescente	Presente estudio

## Anexo C

**Tabla 10.** Coeficiente de integración fenotípica (Murren, 2002). Módulo 1: Vegetativo, módulo 2: Floral, Umbral de correlaciones > 0.5.

<b>Taxa</b>	<b>Polinización</b>	<b>N</b>	<b>Intermódulo</b>	<b>Intramódulo 1</b>	<b>Intramódulo 2</b>	<b>Matriz total</b>
<i>Calathea crotalifera</i>	Especialista	15	0.36	1	0.24	0.45
<i>Canna glauca</i>	Especialista	20	0	0.6	0.13	0.15
<i>Eichhornia crassipes</i>	Especialista	9	0.5	0.5	0.16	0.19
<i>Cyperus sp.</i>	Viento	11	0	0.33	0.3	0.14
Poaceae	Viento	10	0.1	0.4	0	0.24
<i>Echinodorus sp.</i>	Generalista	16	0.1	1	0.33	0.44
<i>Croton sp.</i>	Generalista	15	0.5	0.9	0.4	0.54
<i>Muntigia calabura</i>	Generalista	10	0.2	0.2	0.27	0.22
<i>Wedelia sp.</i>	Generalista	10	0.11	0.7	0.67	0.38
<i>Hesperoyucca whipplei</i>	Especialista	91	0.02	0.97	0.93	0.54