



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Integración floral de rasgos de atracción en especies de la
familia Orchidaceae

Tesis que para obtener el título de
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Biól. Arelee Estefanía Muñoz Hernández

DIRECTORA: Dra. Dulce María Figueroa Castro

COMITÉ TUTORIAL: Dr. Carlos Castañeda Posadas
Dr. Carlos Javier García Cruz

Enero 2023





BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

H. Puebla de Z. a 10 de enero de 2023
Asunto: Voto Aprobatorio

Comité Académico del Posgrado
PRESENTE

Por medio de la presente se hace constar que se revisó y aprobó la tesis titulada:

"Integración floral de rasgos de atracción en la familia Orchidaceae"

Que presenta la estudiante **Arelee Estefanía Muñoz Hernández** con número de matrícula **220470529**, aspirante al grado de **Maestra en Ciencias Biológicas**, de la Línea de Generación y Aplicación del Conocimiento: **"Ecología y Aprovechamiento de Recursos Biótico"**, notificamos que la tesis reúne los requisitos y se aprueba para su réplica oral en el examen de grado.

Por lo tanto, emitimos los **VOTOS APROBATORIOS** como miembros del **Comité de Jurado de Examen de Grado** como a continuación se indica:

Tutor Interno: **M. en C. Carlos Castañeda Posadas**

Tutor Externo: **Dr. Carlos Javier García Cruz**

Revisor Externo: **Dra. Paula Sosenski Correa**

Agradecemos de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.



DECLARATORIA DE TRABAJO ORIGINAL

Nombre del Autor: Arelee Estefanía Muñoz Hernández

Número de matrícula: 220470532

Programa: Maestría en Ciencias Biológicas de la BUAP

Título de la Tesis: "Integración floral de rasgos de atracción en especies de la familia Orchidaceae"

Lugar: H. Puebla de Zaragoza

Fecha: 26 de enero de 2023

Por medio de la presente **DECLARO QUE:** El documento de tesis presentado para la obtención de grado de Maestra en Ciencias Biológicas es una obra original que ha sido desarrollado íntegramente, que no se han utilizado ideas, formulaciones, citas, ilustraciones diversas u otra información de fuentes en medios escritos o electrónicos, sin mencionar de forma clara y exacta su origen o autor (es).

Además, el documento no infringe los derechos de propiedad intelectual ni otros, de acuerdo con el ordenamiento jurídico vigente.

Del mismo modo, la tesis no es plagio y no ha sido usada para otro trámite de graduación por lo cual asumo frente a la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla y ante la instancia que corresponda cualquier responsabilidad que pudiera derivarse de la falta de originalidad del contenido de la tesis terminal presentada en conformidad con el ordenamiento jurídico vigente.



Biól. Arelee Estefanía Muñoz Hernández

Dedicatoria

*A Camilo Estrada Luviano quién es un ejemplo de humanidad
¡solo no se equivoca quién no hace nada!*

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el financiamiento y apoyo con la beca con número de apoyo 772713 que recibí durante la realización de mi maestría y me permitió concluir la satisfactoriamente.

A la Vicerrectoría de Investigación y Estudios de Posgrado por el apoyo para la realización y conclusión satisfactoria de este trabajo.

A la Maestría en Ciencias Biológicas de la BUAP por el apoyo y financiamiento brindado para la asistencia a distintos congresos y a lo largo de todo el posgrado.

A mi directora de tesis, Dra. Dulce María Figueroa Castro, quién nunca quitó el dedo del renglón para que pudiera concluir satisfactoriamente la maestría. Gracias por los consejos no solo académicos y también gracias por la paciencia. También gracias por creer en mí a la hora de elegir un tema que ambas desconocíamos.

A todos mis compañeros del laboratorio de interacciones ecológicas por escuchar los seminarios y sus sugerencias para mejorar las presentaciones de los tutoriales.

A los Drs. Carlos Castañeda Posadas y Javier García Cruz por los comentarios y enseñanzas que me ayudaron a fortalecer mi proyecto de tesis.

A la Dra. Paula Sosenski Correa por los comentarios y sugerencias al escrito de tesis.

A mis amigas Xiumy y Tere por el apoyo durante dos años pandémicos de maestría. Y como dijimos al inicio “¡Juntas iniciamos y juntas terminamos!”

A mis amigos Ana y Abraham por sus consejos y por la calidez humana que los caracteriza.

A mis compitas comuneros Coquis, Mariana, Paula, Chari, Naty, Memo; por no dejarme sola.

A mis amigas Luzheli y Mayra por su amistad sincera e infinita.

A mi compañero de vida, por no dejar de insistir en que hay que ser y hacer humanidad. ¡Te amo!

Índice

Índice.....	I
Resumen	1
1. Introducción.....	2
2. Antecedentes.....	3
2.1. Biología reproductiva en angiospermas	3
2.1.2. Biología reproductiva en la familia Orchidaceae	5
2.3. Integración floral	15
3. Justificación	18
4. Hipótesis	19
5. Objetivos	19
5.1. General.....	19
5.2. Particulares.....	20
6. Materiales y métodos	20
6.1. Sistema de estudio	20
6.2. Integración floral de rasgos de atracción	23
6.3. Análisis estadísticos.....	25
6.3.1. Caracterización morfológica y variación fenotípica	25
6.3.2. Integración floral.....	26
6.3.2.1. Correlación entre rasgos florales	26
6.3.2.2. Coeficiente de integración floral.....	26
7. Resultados	28
7.1. Variación fenotípica e integración floral de rasgos de atracción en la familia Orchidaceae	28
7.1.1. Caracterización morfológica	28
7.1.2. Coeficiente de variación fenotípica	29
7.1.3. Correlaciones entre rasgos de atracción	30
7.1.4. Coeficiente de integración floral.....	35
7.2. Variación fenotípica e integración floral de rasgos de atracción en la tribu Epidendreae.....	36
7.2.1. Caracterización morfológica	36
7.2.2. Coeficiente de variación fenotípica	39
7.2.3. Correlaciones entre rasgos de atracción	41

7.2.4. Coeficiente de integración floral.....	50
7.3. Variación fenotípica e integración floral de rasgos de atracción en el género <i>Encyclia</i>.....	51
7.3.1. Caracterización morfológica	51
7.3.2. Coeficiente de variación fenotípica	52
7.3.3. Correlaciones entre rasgos de atracción	53
7.3.4. Coeficiente de integración floral.....	59
8. Discusión	60
8.1. Variación fenotípica	60
8.2. Correlaciones entre rasgos de atracción	64
8.3. Coeficiente de integración floral.....	67
9. Conclusiones.....	71
10. Literatura citada	73
11. Anexos	92

Resumen

El estudio de la integración floral ha permitido demostrar que las flores son más que una suma de partes, ya que los rasgos morfológicos que las conforman covarían en conjunto de acuerdo con la función que desempeñan, es decir, las características morfológicas de los sépalos tienden a covariar entre sí pues cumplen con la función de protección, del mismo modo, los rasgos morfológicos de los pétalos covarían entre sí pues cumplen con la función de atraer a los polinizadores. Sin embargo, aspectos reproductivos como los sistemas de polinización, los reproductivos y los de autocompatibilidad, pueden influir en el patrón de integración que presentan las flores. La familia Orchidaceae se caracteriza por presentar una gran variación en su morfología floral y en su biología reproductiva. En el presente trabajo se determinó el grado de integración floral de rasgos de atracción en especies de la familia Orchidaceae. Para ello, se midieron nueve rasgos de atracción en 265 ejemplares de herbario digitalizados, pertenecientes a 53 especies de orquídeas. Se estimaron los coeficientes de variación (CV) y de integración floral (CIF) y se obtuvieron los coeficientes de correlación entre pares de rasgos. El grado de integración floral se determinó a tres niveles: familia, tribu y género, tanto de manera global como por sistema reproductivo. En los tres niveles se comparó el CV entre especies con sistemas reproductivos y de compatibilidad contrastante, este último solo a nivel de tribu, con ANOVAs de dos vías, el CIF se comparó con pruebas de *t*-student. El CV de la longitud de la inflorescencia fue significativamente mayor que el resto de los rasgos medidos a nivel de familia (34.19% ; $F_{8, 432} = 8.46$, $P < 0.0005$), de tribu (38.56% ; $F_{8, 243} = 7.38$, $P < 0.0005$) y de género (43.46% ; $F_{8, 63} = 4.75$, $P < 0.0001$). Las especies autogámicas tuvieron mayor CV que las xenogámicas a nivel de familia ($F_{1, 432} = 8.70$, $P < 0.003$) y tribu ($F_{1, 243} = 22.93$, $P < 0.0005$). En los tres niveles taxonómicos evaluados predominaron las correlaciones de intensidad moderada ($r = 0.4 - 0.69$). El CIF fue de 40.56% a nivel familia, 42.95% a nivel de tribu y 41.53% a nivel de género. No hubo diferencias significativas en el CIF entre especies con sistemas reproductivos contrastantes a nivel familia y género; pero sí a nivel de tribu (autogámicas = 42.72% , xenogámicas = 39.88% ; $t_{26} = 0.941$, $P = 0.058$). No se encontraron diferencias significativas entre sistemas de compatibilidad contrastante. La variación fenotípica, intensidad de correlación entre pares de caracteres y el grado de CIF encontrados en las orquídeas coinciden con lo reportado en otras Angiospermas con simetría zigomorfa, xenogámicas y con sistema de polinización especializado. Se concluye que los rasgos de atracción se encuentran covariando entre sí para funcionar en conjunto y asegurar un ajuste morfológico entre las flores y los polinizadores favoreciendo la reproducción cruzada; mientras que en especies autogámicas, los rasgos covarían entre sí para asegurar la autopolinización. Se requieren más estudios para entender la importancia de distintos aspectos reproductivos sobre el grado de integración floral.

Palabras clave:

covariación fenotípica, orquídeas, rasgos florales, rostelo, variación fenotípica.

2. Introducción

Las flores están conformadas por cuatro verticilos. Los dos más externos, el cáliz (conjunto de sépalos) y la corola (conjunto de pétalos), constituyen el perianto; mientras que los dos verticilos internos, androceo (conjunto de estambres) y gineceo (conjunto de hojas carpelares), tienen funciones reproductivas (Ronse, 2010; Willmer, 2011). En conjunto, los cuatro verticilos determinan la morfología de las flores, misma que se encuentra relacionada con distintos aspectos reproductivos en las plantas. Entre ellos se puede mencionar al sistema de polinización (generalista vs. Especialista; Waser *et al.*, 1996; Willmer, 2011), la función sexual (flores masculinas, femeninas o hermafroditas), el sistema de autocompatibilidad (compatibilidad genética entre el polen y los óvulos) y el sistema reproductivo (forma en la que se reproducen las plantas, autogamia o xenogamia; Willmer, 2011; Barrett, 2013, 2014). Dichos aspectos reproductivos están íntimamente relacionados con la covariación existente entre las dimensiones de las distintas estructuras que conforman la flor, esto es, su nivel de integración floral (Berg, 1960; Herrera *et al.*, 2002^a; Armbruster *et al.*, 2004, 2014). Aunque existen numerosos estudios sobre distintos aspectos de los rasgos florales, la mayoría los estudia de manera aislada, sin considerar la integración existente entre ellos.

El estudio de la integración floral permite explicar la covariación entre rasgos florales de acuerdo con su función, así como entender que las flores funcionan como módulos bien definidos, que a su vez están conformadas por subunidades definidas a partir de conjuntos de estructuras florales con distintas funciones (integración intra-floral; Berg, 1960; Herrera *et al.*, 2002^a; Armbruster *et al.*, 2004, 2014). De esta forma, por un lado, se puede reconocer una subunidad relacionada con funciones reproductivas, en la que existe una correlación o una covariación positiva entre caracteres de las partes florales que conforman al gineceo y el androceo. Por otro lado, se reconoce la integración de una subunidad con funciones de atracción entre los caracteres del perianto (*i.e.* corola y cáliz; Ordano *et al.*, 2008; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Baranzelli *et al.*, 2014).

A pesar de que se ha estudiado la integración floral y su relación con distintos aspectos reproductivos (sistema de polinización, sistema reproductivo, sistema de

autocompatibilidad y función sexual) así como su variación interpoblacional (Berg, 1960; Herrera, 2001; Herrera *et al.*, 2002^a; Armbruster *et al.*, 2004, 2014; Anderson y Busch 2006; Pérez-Barrales *et al.*, 2007; Bissell y Diggle, 2008; Ordano *et al.*, 2008; Boberg y Ågren, 2009; Lu y Huang, 2010; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Baranzelli *et al.*, 2014; Fornoni *et al.*, 2016; Parraguirre, 2018; Itagaki *et al.*, 2020), no se ha podido establecer un patrón claro acerca de la forma en que cambia la integración floral de acuerdo con ninguno de los aspectos analizados. Esto puede deberse a que no existe una gran variación morfológica dentro del grupo de plantas estudiado, a que no existen relaciones filogenéticas lo suficientemente estrechas entre las especies estudiadas, o bien, a que se han realizado pocos trabajos al respecto. En el presente estudio se pretende evaluar el nivel de integración floral usando como modelo de estudio a especies de la familia Orchidaceae, ya que presentan una gran diversidad en su morfología floral y aspectos reproductivos, así como una relación filogenética consolidada, al ser un grupo monofilético (Chase *et al.*, 2015).

2. Antecedentes

2.1. Biología reproductiva en angiospermas

La biología reproductiva estudia distintos aspectos reproductivos de las plantas (Johri *et al.*, 2001; Sen, 2001; Juan, 2002). Dentro de dichos aspectos se encuentra la morfología floral (tamaño y forma de los rasgos florales), el estudio de atrayentes y/o recompensas florales (néctar, aceites, resinas y polen), el sistema de polinización (generalista y especialista), la fenología (estadios o fases por las que pasa un organismo con cierta periodicidad), el sistema reproductivo (mecanismos por los cuales se reproducen las plantas; *i.e.* autogamia y/o xenogamia) y el sistema de autocompatibilidad (compatibilidad genética entre el polen y los óvulos; Waser, 2006; Barrett, 1998, 2013, 2014; Krahel *et al.*, 2019).

Diversos estudios han documentado la existencia de una relación entre la morfología floral y diferentes aspectos reproductivos en distintas especies de angiospermas. Por ejemplo, se ha descrito que especies vegetales con una total dependencia a sus polinizadores (sistema de polinización especialista) presentan

corolas grandes, de colores vistosos, con distintas recompensas (*i.e.*, néctar, aceite, resina; Fenster, 1991; Thompson, 2001; Fenster *et al.*, 2004; Waser, 2006; Wilson *et al.*, 2006). En contraste, las plantas que no tienen una preferencia específica de un polinizador o que son polinizadas por un grupo numeroso de organismos (sistema de polinización generalista), presentan flores con corolas pequeñas, de colores poco vistosos y no ofrecen una gran diversidad de recompensas (Johnson y Steiner, 2000; Thompson, 2001; Cerana, 2004; Ollerton *et al.*, 2006; Sahli y Conner, 2006; Waser, 2006).

Del mismo modo, se ha descrito una estrecha relación entre la morfología floral y el sistema de autocompatibilidad (Ornduff, 1971; Dole, 1992; Richards, 1997; Allen y Hiscock, 2008; Barrett y Shore, 2008). En general, se ha documentado que flores pequeñas, poco vistosas, con colores poco llamativos suelen ser autocompatibles, debido a que la presencia de polinizadores no es fundamental para su reproducción (Ornduff, 1971; Dole, 1992; Richards, 1997; Allen y Hiscock, 2008; Barrett y Shore, 2008). En contraste, especies con flores grandes y vistosas tienden a ser autoincompatibles y dependen de la acción de los polinizadores para el transporte del polen y asegurar la reproducción cruzada (Ornduff, 1971; Dole, 1992; Richards, 1997; Anderson y Busch, 2006).

Finalmente, diversos trabajos han aportado evidencias de la existencia de una relación entre el sistema reproductivo de las plantas y la morfología de las flores (Waller, 1990; Barrett, 2002, 2010, 2014; Willmer, 2011). Por ejemplo, se ha documentado que especies con un sistema reproductivo xenogámico (Vogler y Kalisz, 2001; Barrett, 2002, 2010, 2014) presentan flores con corolas grandes, de colores llamativos, con alta producción de polen y alta proporción polen: óvulos (Cruden, 1977; Morgan y Barrett, 1989; Vogler y Kalisz, 2001; Van Kleunen y Ritlan, 2004). En contraste, las plantas con sistema reproductivo autogámico (Cruden, 1977; Morgan y Barrett, 1989; Vogler y Kalisz, 2001; Barrett, 2002, 2010, 2014; Van Kleunen y Ritlan, 2004) suelen presentar flores con corolas pequeñas, de colores poco llamativos, baja producción de polen y una relación polen: óvulos baja (Cruden, 1977; Morgan y Barrett, 1989; Vogler y Kalisz, 2001; Barrett, 2002, 2010; Van Kleunen y Ritlan, 2004). Por su parte, plantas con un sistema reproductivo mixto

(Cruden, 1977; Morgan y Barrett, 1989; Vogler y Kalisz, 2001; Barrett, 2002, 2010; Van Kleunen y Ritlan, 2004) suelen presentar corolas de tamaño mediano, así como producción de polen y una proporción polen: óvulos en valores medios (Cruden, 1977; Barrett, 2002, 2010).

El análisis de la relación entre la morfología floral de distintos grupos vegetales con diversos aspectos reproductivos ha sido ampliamente estudiado (Morgan y Barret, 1989; Sun, 1999; Juan, 2002; Van Kleunen y Ritlan, 2004; Figueroa-Castro y Holtsford, 2010). Sin embargo; pocos trabajos han abordado su estudio como una unidad integrada y funcional que asegura la reproducción de las plantas (Anderson y Busch, 2006; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Fornoni *et al.*, 2016). Además, solo un trabajo ha determinado el grado de integración floral en una especie de orquídea (Boberg y Ågren, 2009).

2.1.2. Biología reproductiva en la familia Orchidaceae

Las flores de la familia Orchidaceae presentan modificaciones que las diferencian de otras familias de angiospermas, entre esos caracteres se encuentra un perianto conformado por tres sépalos y tres pétalos (Dressler, 1993; Hágsater *et al.*, 2005). Los sépalos suelen ser parecidos entre sí y, en ocasiones, también pueden ser muy parecidos a los pétalos (Dressler, 1993; Hágsater *et al.*, 2005). La corola está constituida por dos pétalos laterales morfológicamente iguales, mientras que el tercer pétalo llamado labelo, es diferente, ya que suele ser más grande, de colores más llamativos, y cuenta con ornamentaciones, tales como callos, quillas, crestas y manchas de colores contrastantes (Dressler, 1993; Hágsater *et al.*, 2005). Además, el labelo funciona como una plataforma de aterrizaje para los polinizadores (Dressler, 1993; Espejo-Serna *et al.*, 2002; Hágsater *et al.*, 2005). En algunas especies el labelo presenta osmóforos, encargados de secretar compuestos volátiles que expiden aromas (Dressler, 1993). Otra modificación presente en las orquídeas es el ginostemo o columna, conformada por las estructuras reproductivas masculinas (polinario) y femeninas (estigma) fusionadas, pero separadas por la presencia de una estructura llamada rostelo, que evita la autopolinización (Dressler, 1993; Espejo-Serna *et al.*, 2002; Hágsater *et al.*, 2005). Por último, el polen se

encuentra empaquetado en polinios, que en conjunto forman un polinario; por lo que no funciona como principal recompensa para los polinizadores (Dressler, 1993; Kocyan y Endress, 2001). Cada polinio está sostenido por una caudícula, la cual se une con el viscidio, que puede tener una consistencia líquida y/o pegajosa para adherirse al polinizador (Dressler, 1993; Espejo-Serna *et al.*, 2002; Hágsater *et al.*, 2005). En conjunto, la variación en dichas características morfológicas, en las flores de las orquídeas, impacta directamente en su reproducción ya que determinan el nivel de acoplamiento morfológico con sus polinizadores y, por tanto, la transferencia de polen entre individuos (Tremblay *et al.*, 2005).

Diversos trabajos han abordado el estudio de la biología reproductiva en orquídeas, considerando aspectos como el sistema de polinización, el sistema reproductivo y/o el sistema de autocompatibilidad; sin embargo, no es clara la relación entre la morfología floral y cada uno de estos aspectos, como se ha descrito para otros grupos de angiospermas. Por ejemplo, especies con sistema de polinización generalista presentan flores con labelo de color amarillo-verdoso; a veces sin patrón UV, pasando desapercibido por los polinizadores; y presencia de un surco central para el almacenamiento de néctar (Kallunki, 1981). Además, en orquídeas con sistema de polinización generalista, se distinguen tanto el viscidio como el rostelo, este último alargado o reducido (Tabla 1; Kallunki, 1981). Los polinios son de tipo séctil, es decir, las másulas de polen que conforman un solo polinio pueden desprenderse de una en una, y así depositarse en varios estigmas sucesivamente (Kallunki, 1981). Este conjunto de características hace que las flores no sean tan restrictivas, y que las recompensas ofrecidas no sean tan específicas; por lo tanto, un gran número de organismos puede acceder a las recompensas y llevar a cabo la polinización.

En contraste, en especies con sistema de polinización especialista, se distinguen características florales que permiten llamar la atención de los polinizadores de manera dirigida por medio de la visión y el olfato (Waser, 2006; Parachnowitsch *et al.*, 2012). Por ejemplo, en orquídeas con este sistema de polinización el labelo puede presentar tres lóbulos, crestas, papilas glandulares, vellosidades y osmóforos que producen néctar (Tabla 1; Ackerman, 1975; Kallunki,

1981; Camargo *et al.*, 2006; Gigant *et al.*, 2016). La columna presenta pigmentación y rostelo, el polinario presenta viscidio y las flores son protándricas; mientras que, en especies dioicas, las flores masculinas presentan polinios con caudículas (Ackerman, 1975; Kallunki, 1981; Camargo *et al.*, 2006; Gigant *et al.*, 2016). Los polinios son numerosos y blandos, con el ápice unido al viscidio (Kallunki, 1981; Sugiura y Yamaguchi, 1997; Milet-Pinheiro *et al.*, 2015; Gigant *et al.*, 2016). Se ha sugerido que alrededor del 60% de las especies de orquídeas presentan un solo polinizador (Tremblay, 1992), por lo que sus flores presentan las características mencionadas. Entre los grupos de organismos que se reconocen como polinizadores de las orquídeas se distingue a las abejas, las moscas, los abejorros, los colibríes, las mariposas diurnas y nocturnas y las avispas (Ackerman, 1975; Kallunki, 1981; Tremblay *et al.*, 2005; Camargo *et al.*, 2006; Gale, 2007; Barbosa *et al.*, 2009; Borba *et al.*, 2011; Milet-Pinheiro *et al.*, 2015; Gigant *et al.*, 2016).

Tabla 1. Características del labelo, de la columna y de polinario en distintas especies de orquídeas con sistemas de polinización contrastante (especialista vs. Generalista).

Sistema de polinización	Labelo	Columna	Polinario	Especies	Referencia
Generalista	Con o sin patrón UV Con surco central Amarillo-verdoso brillante	Con rostelo alargado o reducido	Viscidio presente Séctil	<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br. In W. T. Aiton, <i>G. tessellata</i> G. Lodd. Ex Sweet	Kallunki, 1981
Especialista	Con crestas y papilas glandulares, osmóforos o vellosidades Con tres lóbulos	Corta Con rostelo puntiagudo Protandria	Blando o duro Con ápice unido al viscidio	<i>G. pubescens</i> R. Br., <i>G. oblongifolia</i> Raf., <i>G. foliosa</i> var. <i>maximowicziana</i> (Makino) S. S. Ying, <i>Vanilla humblotii</i> Rchb. f., <i>Cattleya elongata</i> Barb. Rodr., <i>C. tenuis</i> Campacci & Vedov., <i>Octomeria grandiflora</i> Lindl., <i>O. crassifolia</i> Lindl., <i>Catasetum uncatum</i> Rolfe	Ackerman, 1975; Kallunki, 1981; Camargo <i>et al.</i> , 2006; Milet-Pinheiro <i>et al.</i> , 2015; Gigant <i>et al.</i> , 2016

En cuanto a las características morfológicas presentes en especies de orquídeas autocompatibles, son pocos los trabajos al respecto (Tabla 2; Ackerman, 1975; Camargo *et al.*, 2006). Entre las características que se mencionan se encuentra la presencia de un labelo trilobado y con osmóforos, que si bien, son características que favorecen la atracción de los polinizadores, no impiden la existencia de una polinización de tipo autogámico (Tabla 2; Camargo *et al.*, 2006). Por su parte, en especies autoincompatibles, el labelo presenta vellosidades, callos y lamelas, así como producción de néctar en la base, la columna puede presentar coloración y presenta rostelo; además, se presentan numerosos polinios con viscidio (Tabla 2; Freudenstein, 1997; Sugiura y Yamaguchi, 1997; Barbosa *et al.*, 2009). La mayor ornamentación presente tanto en el labelo, como en la columna y la morfología del polinario, favorecen la atracción de los polinizadores. Además, considerando que un tercio de las especies de orquídeas presentan un sistema de polinización por engaño, es decir, que morfológicamente tienden a imitar flores con el alimento para las larvas de sus polinizadores o flores nectaríferas o incluso hembras del insecto polinizador (Ackerman, 1986; Nilsson *et al.*, 1992) dichas ornamentaciones favorecen la atracción de polinizadores tan específicos.

Tabla 2. Características del labelo, de la columna y del polinario en distintas especies de orquídeas con sistema de autoincompatibilidad vs. autocompatibilidad.

Sistema de compatibilidad	Labelo	Columna	Polinario	Especies	Referencia
Autocompatible	Trilobado, con osmóforos	-----	-----	<i>Goodyera oblongifolia</i> Raf., <i>Cattleya elongata</i> Barb. Rodr., <i>C. tenuis</i> Campacci & Vedov.	Ackerman, 1975; Camargo <i>et al.</i> , 2006
Autoincompatible	Trilobado, bicalloso, con lamelas en la base, con vellosidades Néctar en la base	Con rostelo en ocasiones triangular Rojizo	Numerosos polinios Con viscidio	<i>Goodyera foliosa</i> var. <i>maximowicziana</i> (Makino) S. S. Ying, <i>Octomeria grandiflora</i> Lindl., <i>O. crassifolia</i> Lindl., <i>Corallorhiza odontorhiza</i> var. <i>pringlei</i> (Greenm.) Freudenst.	Freudenstein, 1997; Sugiura y Yamaguchi, 1997; Barbosa <i>et al.</i> , 2009

Por su parte, pocos trabajos en los que se describe el sistema reproductivo de especies de la familia Orchidaceae proporcionan información sobre su morfología floral. En aquellos que sí incluyen dicha información, se describe que las especies con sistema reproductivo autogámico presentan un labelo con manchas y/o con un mentón, pero sin producción de néctar (Gale, 2007; Claessens y Kleynen, 2018); con rostelo muy reducido o ausente y con polinarios con caudículas delgadas, con o sin viscidio (Catling, 1983; Gale, 2007; Gamisch *et al.*, 2014; Claessens y Kleynen, 2018). La ausencia de rostelo favorece la autopolinización (Dressler, 1993; Singer y Sazima, 2001; Cozzolino y Widmer, 2005; Hágsater *et al.*, 2005; Brys *et al.*, 2008; Tałaj y Brzosko, 2008; Peter y Johnson, 2009; Zhou, 2012; Suetsugu, 2013, 2015; Gamisch *et al.*, 2015), mientras que la ausencia de viscidio, que suele contener una sustancia pegajosa, impide la adhesión del polinario al cuerpo del polinizador (Dressler, 1993; Hágsater *et al.*, 2005). En conjunto, estas características muestran que las flores de orquídeas autogámicas presentan un labelo poco atractivo y ausencia de recompensas, lo que se relaciona con su escasa o nula dependencia de los polinizadores para su reproducción.

Por su parte, en especies con sistema reproductivo mixto, las flores suelen ser protándricas; el labelo presenta crestas, papilas, vellosidades, un surco central y callos, y puede estar adnado a la base de la columna, además de que puede presentar osmóforos, características que favorecen la atracción de los polinizadores; la columna es erecta, claviforme y/o corta; con rostelo; los polinios son séctiles, de textura blanda y numerosos que suelen estar unidos al viscidio cuando está presente, aunque en algunas especies carecen de rostelo y viscidio (Tabla 3; Ackerman, 1975; Kallunki, 1981; Sugiura y Yamaguchi, 1997; Borba y Braga, 2003; Gigant *et al.*, 2016). La amplia variación en la presencia o ausencia de viscidio y rostelo favorecen tanto la entrecruza como a la autogamia.

Por último, en especies con sistema reproductivo xenogámico el labelo suele ser trilobado, con callos y lamelas, así como con producción de néctar en la base, siendo atractivo para los polinizadores; el rostelo es erecto y protuberante, impidiendo la autogamia y, en algunas especies, la columna puede presentar

coloración (Tabla 3; Catling, 1983; Freudenstein, 1997; Barbosa *et al.*, 2009; Gamisch *et al.*, 2014).

La morfología, particularmente del labelo, del polinario y de la columna, juega un papel crucial en distintos aspectos reproductivos de las especies de la familia Orchidaceae. Sin embargo, pocos trabajos han abordado su estudio desde una perspectiva integrada, describiendo la covariación entre las partes florales y su importancia funcional (Boberg y Ågren, 2009; Lu y Huang, 2010).

Tabla 3. Características del labelo, de la columna y del polinario en distintas especies de orquídeas con diferente sistema reproductivo, autogamia, xenogamia y mixto.

Sistema reproductivo	Labelo	Columna	Polinario	Especies	Referencia
Autogamia	Blanco Con manchas magenta o rojas Con mentón Sin néctar	Rostelo muy reducido o ausente	Con caudículas delgadas Con o sin viscidio	<i>Bulbophyllum complanatum</i> H. Perrier, <i>B. bicoloratum</i> Schltr., <i>B. erectum</i> Thouars, <i>B. obtusatum</i> (Jum. & H. Perrier) Schltr, <i>B. occultum</i> Thouars, <i>B. pusillum</i> (H. Perrier) G. A. Fischer & P. J. Cribb, <i>B. quadrifarium</i> Rolfe, <i>B. humblotii</i> Rolfe ex Scott-Elliot, <i>Nervilia nipponica</i> Makino, <i>Neotinea maculata</i> f. <i>alba</i> Maire & Weiller ex F. M. Vázquez, <i>Corallorhiza trifida</i> f. <i>verna</i> (Nutt.) P. M. Br., <i>Spiranthes ovalis</i> Lindl.	Catling, 1983; Gale, 2007; Gamisch et al. 2014; Claessens y Kleynen, 2018
Mixto	Con crestas, callos, vellosidades, osmóforos, y papilas glandulares Con o sin patrón UV Con surco central Amarillo-verdoso brillante Magenta Adnado a la base de la columna Trilobado	Corta, erecta, claviforme Con rostelo puntiagudo, alargado, pequeño o ausente Protandria	Con o sin viscidio; si está presente, el ápice del polinio se encuentra unido a él Tipo séctil Blandos Varios polinios	<i>Goodyera pubescens</i> R. Br., <i>G. repens</i> (L.) R. Br. en W. T. Aiton, <i>G. tessellata</i> G. Lodd. ex Sweet, <i>G. oblongifolia</i> Raf., <i>G. foliosa</i> var. <i>maximowicziana</i> (Makino) S. S. Ying, <i>Vanilla humblotii</i> Rchb. f., <i>Pseudolaelia corcovadensis</i> Porto & Brade, <i>Cattleya elongata</i> Barb. Rodr., <i>C. tenuis</i> Campacci & Vedov., <i>Spiranthes ovalis</i> Lindl.	Ackerman, 1975; Kallunki, 1981; Catling, 1983; Sugiura y Yamaguchi, 1997; Borba y Braga, 2003; Camargo et al., 2006; Gigant et al., 2016

Tabla 3. Continuación.

Sistema reproductivo	Labelo	Columna	Polinario	Especies	Referencia
Xenogamia	Trilobado, bicalloso Con lamelas en la base Néctar en la base	Con rostelo erecto y protuberante o triangular rojizo	-----	<i>Bulbophyllum complanatum</i> H. Perrier, <i>B. implexum</i> Jum. & H. Perrier, <i>B. minutum</i> Thouars, <i>B. bicoloratum</i> Schltr., <i>B. cirrhoglossum</i> H. Perrier, <i>B. cryptostachium</i> Schltr., <i>B. elliotii</i> Rolfe, <i>B. erectum</i> Thouars, <i>B. hildebrandtii</i> Rchb. f., <i>B. histrionicum</i> G. A. Fischer & P. J. Cribb, <i>B. incurvum</i> Thouars, <i>B. lecoufleii</i> Bosser, <i>B. luteobracteatum</i> Jum. & H. Perrier, <i>B. malawiense</i> B. Morris, <i>B. obtusatum</i> (Jum. & H. Perrier) Schltr, <i>B. occultum</i> Thouars, <i>B. pervillei</i> Rolfe, <i>B. pusillum</i> (H. Perrier) G. A. Fischer & P. J. Cribb, <i>B. quadrifarium</i> Rolfe, <i>B. rubrum</i> Jum. & H. Perrier, <i>B. ruginosum</i> H. Perrier, <i>B. senghasii</i> G. A. Fischer & A. Sieder, <i>B. trifarium</i> Rolfe, <i>B. humblotii</i> Rolfe ex Scott-Elliot, <i>B. occultum</i> Thouars, <i>B. capuronii</i> Bosser, <i>Octomeria grandiflora</i> Lindl., <i>O. crassifolia</i> Lindl., <i>Corallorhiza odontorhiza</i> var. <i>pringlei</i> (Greenm.) Freudenst.	Freudenstein, 1997; Barbosa <i>et al.</i> , 2009; Gamisch <i>et al.</i> 2014

2.3. Integración floral

El estudio de la integración floral se deriva de la integración fenotípica o morfológica; esto es, la existencia de una covariación positiva entre aquellos rasgos que presentan una misma función (Stebbins, 1970; Van Valen, 1965). Olson y Miller (1958) y Berg (1960) fueron los primeros en plantear que los patrones de variación y covariación de rasgos fenotípicos cambian de acuerdo con presiones selectivas o al desarrollo del organismo. Olson y Miller (1958) al estudiar los cráneos de roedores, plantearon que el tamaño de los rasgos que los conformaban estaba controlado genéticamente y que dichos rasgos se relacionaban entre sí debido a que se fueron desarrollando en conjunto durante el crecimiento del roedor, por lo que tienden a presentar una correlación fenotípica estrecha. Posteriormente, Berg (1960) retoma las ideas de Olson y Miller (1958), para explicar la conformación de las flores. En este contexto, se esperaría que las partes florales (sépalos, pétalos, estambres y carpelos) que conforman cada uno de los verticilos de la flor estén estrechamente integradas (*i.e.* covaríen fuertemente) ya que se desarrollaron de manera conjunta; mientras que partes florales de diferentes verticilos tendrán un menor grado de integración (Berg, 1960; Armbruster *et al.*, 2004).

Más recientemente, se ha planteado que la covariación positiva entre el tamaño de los caracteres florales es una consecuencia de la misma función que dichos caracteres cumplen dentro de la flor (Fornoni *et al.*, 2008, 2009; Ordano *et al.*, 2008; Armbruster *et al.*, 2014). Esto implica que distintas estructuras con una misma función dentro de la flor presentarán tamaños similares (Berg, 1960; Armbruster y Schwaegerle, 1996; Conner y Lane, 2014). En este sentido, se pueden distinguir dos grupos de rasgos con funciones distintas en la flor (integración intrafloral). Por un lado, se encuentran aquellos rasgos asociados con la atracción de los polinizadores, conformados por el conjunto de sépalos (cáliz) y de pétalos (corola; integración intrafloral de atracción; Fornoni *et al.*, 2008, 2009; Ordano *et al.*, 2008). Por otro lado, se encuentran los rasgos con función reproductiva, conformados por gineceo (órgano femenino) y androceo (órgano masculino; integración floral de reproducción; Fornoni *et al.*, 2008, 2009; Ordano *et al.*, 2008).

Diversos estudios han analizado distintos aspectos de la integración floral. El aspecto más comúnmente evaluado es la relación entre el sistema de polinización (i.e., especialista vs. generalista) y el nivel de integración floral de una especie dada (Herrera, 2001; Herrera *et al.*, 2002a; Pérez-Barrales *et al.*, 2007; Ordano *et al.*, 2008; Parraguirre, 2018). Sin embargo, la obtención de resultados contradictorios ha impedido establecer un patrón entre el sistema de polinización y el grado de integración floral. Por ejemplo, Herrera (2001) encontró que *Lavandula latifolia* Medik. (Lamiaceae), con un sistema de polinización generalista, tenía un alto grado de integración floral. En contraste, Ordano *et al.* (2008) encontraron una baja integración floral en cuatro especies de la familia Rosaceae con sistemas de polinización generalista. Por su parte, Herrera *et al.* (2002a) encontraron que poblaciones de *Helleborus foetidus* L. con un sistema de polinización especializado, tuvieron un nivel de integración floral alto. De manera similar, Pérez-Barrales *et al.* (2007) encontraron que dos poblaciones de *Narcissus papyraceus* Ker Gawl. (Amarylidaceae) con sistemas de polinización especializados presentaron un alto grado de integración floral. Por su parte, Rosas-Guerrero *et al.* (2011) encontraron un alto nivel de integración entre los rasgos reproductivos de especies con polinización especializada, en comparación con aquellas que presentan sistemas de polinización generalistas. Por último, Parraguirre (2018) estudió cuatro especies de *Ipomoea* con sistemas de polinización contrastantes, encontrando que las especies con sistemas generalistas presentaban una integración floral (integración reproductiva y de atracción) media, mientras que en las especies con polinización especializada no se encontró un patrón consistente, pues una especie tuvo alta integración y otra, baja.

Otros aspectos estudiados, son el efecto de la arquitectura de la inflorescencia (posición de las flores e inflorescencias) y de la edad de las flores en el grado de integración floral. En este sentido, Bissell y Diggle (2008) encontraron que la integración floral era alta en dos especies de plantas, *Nicotiana alata* Link & Otto y *N. forgetiana* Sander, puesto que todos los rasgos medidos se correlacionaron fuertemente, independientemente de su posición dentro de la planta y de la edad de la flor.

Así mismo, existen estudios comparativos del grado de integración floral entre las funciones sexuales dentro de una misma especie vegetal (Baranzelli *et al.*, 2014; Itagaki *et al.*, 2020). Por ejemplo, Baranzelli *et al.* (2014) reportaron un nivel de integración floral bajo en ambas funciones sexuales de *Morrenia brachystephana* Griseb (Apocynaceae). Por su parte, Itagaki *et al.* (2020) encontraron que el grado de integración floral de *Aconitum japonicum* subsp. *subcuneatum* (Nakai) Kadota (Ranunculaceae) era mayor durante la fase masculina en comparación con la femenina.

Por último, algunos trabajos han explorado la variación en el nivel de integración floral de una o varias especies vegetales de acuerdo con su sistema reproductivo y su sistema de autoincompatibilidad (Anderson y Busch 2006; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Fornoni *et al.*, 2016). Por ejemplo, Anderson y Busch (2006) encontraron una baja integración floral en poblaciones autocompatibles de *Leavenworthia torulosa* A. Gray y *L. alabamica* Rollins y una alta integración floral en poblaciones autoincompatibles de *L. stylosa* A. Gray ex Chapm. y *L. torulosa* A. Gray. Por el contrario, Rosas-Guerrero *et al.* (2011) encontraron alta integración floral e intra-floral (reproductiva y de atracción) en especies autocompatibles del género *Ipomoea*; mientras que las especies autoincompatibles presentaron bajos niveles de integración floral.

Finalmente, el único estudio en el que se explora el nivel de integración floral en relación con el sistema reproductivo de diversas especies de angiospermas es el de Fornoni *et al.* (2016). Estos autores encontraron que las especies autogámicas presentaban un mayor nivel de integración floral que las xenógamas o con sistemas reproductivos mixtos. Asimismo, dichos autores reportaron una alta integración intra-floral de rasgos reproductivos en especies con sistemas reproductivos autogámico y mixto, en comparación con aquellas especies con sistema reproductivo xenogámico (Fornoni *et al.*, 2016). Por último, la integración intra-floral de rasgos de atracción fue alta en los tres tipos de sistema reproductivo (Fornoni *et al.*, 2016).

En la familia Orchidaceae solamente se han realizado dos trabajos sobre integración floral. En su trabajo, Boberg y Ågren (2009) analizaron la relación entre

la integración floral y el sistema de polinización. Dichos autores encontraron que la orquídea *Platanthera bifolia* (L.) Rich., que presenta un sistema de polinización especializado, tiene un alto nivel de integración floral. Por su parte, Lu y Huang (2010) evaluaron si el nivel de integración floral era distinto entre poblaciones ginodioicas y hermafroditas de *Satyrium ciliatum* Lindl. (Orchidaceae); encontrando que la integración floral fue mayor en la población hermafrodita.

Este panorama en el estudio de la integración floral y su relación con aspectos reproductivos de las plantas como el sistema de polinización y el sistema reproductivo pone en evidencia la existencia de algunas contradicciones, así como la necesidad de llevar a cabo nuevos estudios que permitan establecer patrones más claros al respecto. En especial, es importante realizar este tipo de estudios en especies con una gran variación en su morfología floral, sistemas reproductivos, y sistemas de polinización, como los de la familia Orchidaceae. Por ello, en el presente estudio se pretende caracterizar el nivel de integración floral e intra-floral, usando como modelo de estudio a las orquídeas, tanto a nivel de familia, como de tribu.

3. Justificación

La morfología floral está fuertemente relacionada con distintos aspectos de la biología reproductiva de las plantas (Herrera, 2001; Herrera *et al.*, 2002a; Pérez-Barrales *et al.*, 2007; Ordano *et al.*, 2008). Su estudio ha dado paso a establecer que, flores con perianto reducido, con simetría actinomorfa, inconspicuas y con baja producción de polen presentan un sistema de polinización generalista, suelen ser autogámicas y autocompatibles; mientras que plantas con flores de periantos grandes, con simetría zigomorfa, conspicuas y con alta producción de polen presentan un sistema de polinización especializado, son xenogámicas y suelen ser autoincompatibles (Ornduff, 1971; Dole, 1992; Richards, 1997; Barrett y Shore, 2008). Sin embargo, hasta la fecha las estructuras florales se han estudiado de manera aislada y no como una unidad funcional (integración floral; Fornoni *et al.*, 2016; Itagaki *et al.*, 2020).

A diferencia de otros grupos de angiospermas, la familia Orchidaceae se caracteriza por presentar flores muy modificadas, así como una gran diversidad de sistemas reproductivos y de polinización (Catling, 1982; Burns-Balogh *et al.*, 1987; Borba y Semir, 1999; Borba *et al.*, 1999, 2001; Hágsater *et al.*, 2005; Smidt *et al.*, 2006; Gamisch *et al.*, 2014; Givnish *et al.*, 2015). Aunado al exiguo conocimiento del grado de integración floral, representa un excelente modelo para abordar su estudio y, potencialmente, generar información que permita mejorar nuestra comprensión de la evolución floral, los sistemas reproductivos y los sistemas de polinización.

4. Hipótesis

La integración fenotípica se refiere a la similitud morfológica en caracteres vegetales asociados a una misma función (Berg, 1960; Armbruster *et al.*, 2004). De acuerdo con esto, especies con una alta similitud morfológica entre sus caracteres florales (*i.e.*, alta integración floral), tienden a ser autogámicas y a tener un sistema de polinización generalista; mientras que aquellas especies con baja similitud morfológica entre sus caracteres florales (*i.e.*, baja integración floral), tienden a ser xenogámicas y presentan un sistema de polinización especialista (Anderson y Busch 2006; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Fornoni *et al.*, 2016). En consecuencia, se espera que en las especies de la familia Orchidaceae se encuentre baja integración floral; ya que se reconoce que las especies de dicha familia presentan modificaciones morfológicas (tales como un pétalo modificado, ginostemo y polinario) y sistemas de polinización especializados (Hágsater *et al.*, 2005; Tremblay *et al.*, 2005).

5. Objetivos

5.1. General

Determinar el grado de integración floral (IF) de rasgos de atracción en especies de la familia Orchidaceae.

5.2. Particulares

- Determinar la variación fenotípica e integración floral de rasgos de atracción (longitud, ancho de pétalos, sépalos y labelo; y longitud de la inflorescencia) en especies de la familia Orchidaceae, de la tribu Epidendreae y del género *Encyclia*.
- Determinar y comparar la variación fenotípica y la integración floral de rasgos de atracción (longitud y ancho de pétalos, sépalos y labelo; y longitud de la inflorescencia) en especies de la familia Orchidaceae, de la tribu Epidendreae y del género *Encyclia* con sistemas reproductivos contrastantes.
- Determinar y comparar la variación fenotípica y la integración floral de rasgos de atracción (longitud y ancho de pétalos, sépalos y labelo; y longitud de la inflorescencia) en especies de la tribu Epidendreae con sistemas de compatibilidad contrastantes.

6. Materiales y métodos

6.1. Sistema de estudio

Las plantas de la familia Orchidaceae se caracterizan por presentar partes subterráneas de tipo bulboide, tuberiforme o cormoide (Dressler, 1993; García-Cruz y Sosa, 1998; Jiménez *et al.*, 1998; Peña, 2001). En especies epífitas, el tallo suele estar modificado en un pseudobulbo (Fig. 1), mientras que en las especies terrestres el tallo suele estar cubierto por vainas foliares. Las hojas son alternas, en ocasiones radiales, caulinares, ausentes o reducidas en las especies saprófitas, así como en muchas de las especies terrestres durante la época de floración (Dressler, 1993; García-Cruz y Sosa, 1998; Jiménez *et al.*, 1998; Peña, 2001).

Las flores pueden ser solitarias o estar dispuestas en inflorescencias tipo racimo, espiga o panícula, tanto laterales como apicales (Dressler, 1993; García-Cruz y Sosa, 1998; Jiménez *et al.*, 1998; Peña, 2001). Las flores son zigomorfas, frecuentemente resupinadas (*i.e.*, labelo situado en la parte inferior de la flor, debido a un giro del ovario de 180°; Dressler, 1993; García-Cruz y Sosa, 1998; Jiménez *et al.*, 1998; Peña, 2001). Las flores son hermafroditas, con ovario ínfero, y el pedicelo

fusionado al ovario. El perianto está formado por seis piezas florales, las cuales pueden estar libres o unidas. Las tres piezas exteriores (sépalos) usualmente son verdes, aunque también pueden tener otros colores. Los sépalos son semejantes entre sí, aunque el sépalo dorsal puede ser más alargado. Los sépalos laterales frecuentemente están unidos entre sí, prolongándose más allá de su base en un “mentón”. Las tres piezas florales interiores (pétalos) se disponen en forma alterna con los sépalos (Fig. 1; Dressler, 1993; García-Cruz y Sosa, 1998; Jiménez *et al.*, 1998; Peña, 2001). Los pétalos laterales son semejantes entre sí, mientras que el tercero se encuentra muy modificado, formando el “labelo”, cuya superficie superior interna se denomina “disco” y con frecuencia está provista de papilas, surcos y lamelas, a las que se denomina “callos” (Fig. 1). Los estambres y el estilo están fusionados y forman una estructura que se llama columna (*i.e.*, ginostemo), la cual es carnosa, con 1 o 2 anteras en la parte terminal. La columna a veces se prolonga basalmente hacia el labelo en una estructura estéril llamada “pie”, la cual frecuentemente se encuentra adnada al labelo en diferentes puntos de su extensión (Fig. 1). El estigma presenta tres lóbulos, dos de los cuales comúnmente son confluyentes y fértiles, mientras que el tercero (opuesto al sépalo dorsal) generalmente es más largo, fértil o estéril, a menudo modificado en una estructura llamada “rostelo” (Fig. 1). Las anteras están situadas arriba del rostelo, en una cavidad superficial denominada “clinandrio”, la cual suele ser bilocular. Los granos de polen generalmente se encuentran aglutinados en 2, 4, 6, u 8 masas o “polinios”, que a veces se estiran en una porción filamentosa estéril, denominada “caudícula” (Fig. 1; Dressler, 1993; García-Cruz y Sosa, 1998; Jiménez *et al.*, 1998; Peña, 2001).

El fruto generalmente es de tipo capsular, conformado por 1, 2, 3, o 6 valvas que se abren longitudinalmente, pero se conservan unidas apicalmente. Se producen numerosas semillas pequeñas por fruto (Dressler, 1993; García-Cruz y Sosa, 1998; Jiménez *et al.*, 1998; Peña, 2001).

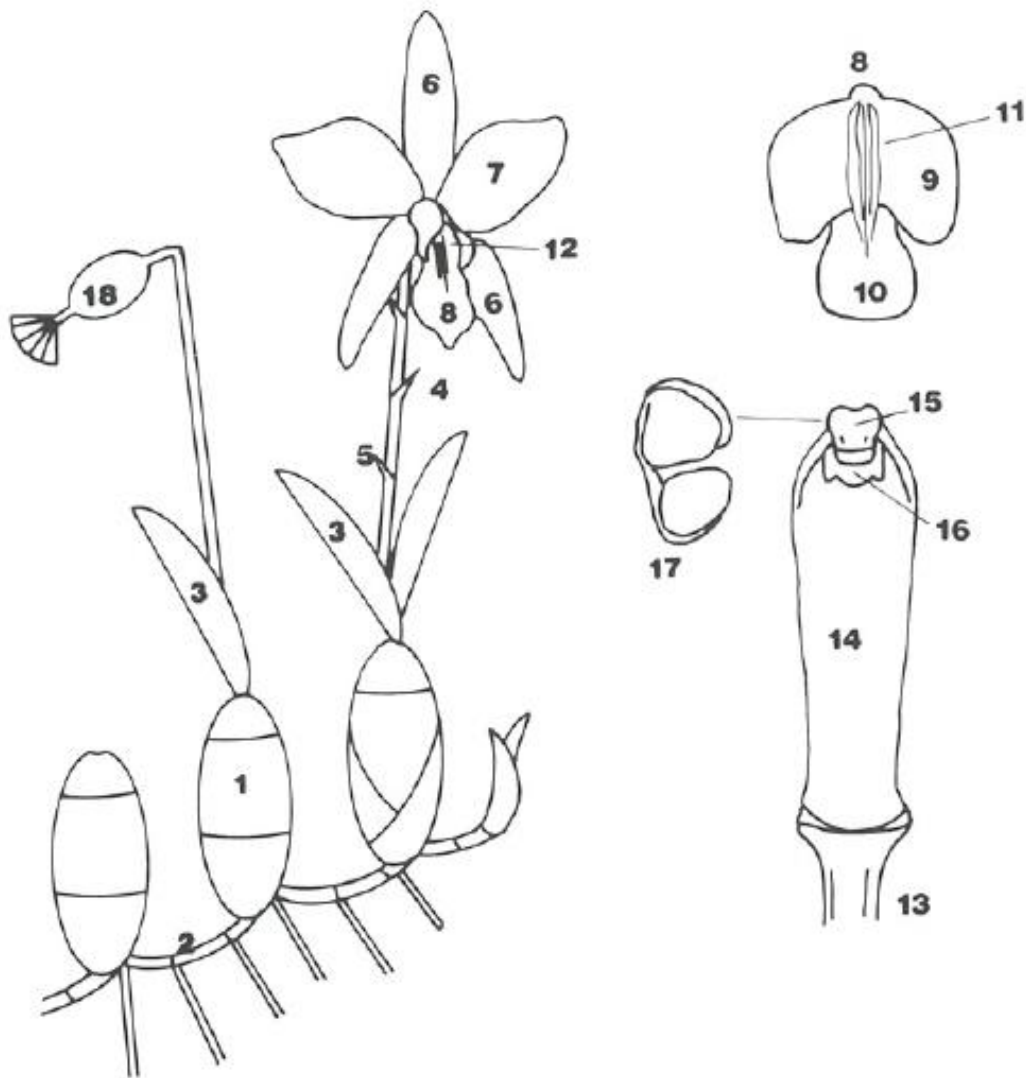


Figura 1. Morfología general de las plantas de la familia Orchidaceae. 1) pseudobulbo, 2) rizoma, 3) hoja, 4) inflorescencia, 5) bráctea de la inflorescencia, 6) sépalos, 7) pétalos, 8) labelo o labio, 9) lóbulos laterales del labelo, 10) lóbulo medio del labelo, 11) callo, 12) base del labelo, 13) ovario, 14) columna, 15) antera, 16) estigma, 17) polinario, 18) capsula (fruto). Ilustración tomada de Hágsater y Salazar (1990).

6.2. Integración floral de rasgos de atracción

Se determinó el grado de integración floral de rasgos de atracción en los tres niveles taxonómicos estudiados (familia, tribu y género) y se comparó entre especies con sistemas reproductivos (autogamia vs. xenogamia) contrastantes para los tres niveles taxonómicos, así como entre especies autocompatibles y autoincompatibles para el nivel de tribu. Se utilizaron fotografías de ejemplares herborizados y digitalizados, disponibles para su consulta y revisión en las páginas de los herbarios de la Universidad del Sur de Florida (<https://florida.plantatlas.usf.edu/specimenresults.aspx>), del Jardín Botánico de Nueva York (<http://sweetgum.nybg.org/science/vh/specimen-list/?SummaryData=Orchidaceae&sortBy=DarScientificName&rownum=1>) y de la Red de Información Ambiental del Suroeste (Southwestern Environmental Information Network; SEINet por sus siglas en inglés; <https://swbiodiversity.org/seinet/imagelib/search.php>). Se seleccionaron aquellas especies en las que los ejemplares presentaban escala y sus estructuras del perianto eran visibles y medibles (*i.e.*, que cada estructura del perianto fuera distinguible para medir la longitud y el ancho de todos los sépalos, los pétalos laterales y el labelo).

Para el análisis a nivel de familia, se seleccionaron 50 especies de orquídeas distribuidas en tres subfamilias (Epidendroideae, Orchidoideae y Vanilloideae), nueve tribus (Arethuseae, Calypsoeae, Collabieae, Cymbidieae, Dendrobieae, Epidendreae, Diurideae, Orchodoideae y Pogoniinae) y 28 géneros (Anexo 1), de las cuales 25 son autóгамas y 25 xenógamas. Para los análisis a nivel de tribu se utilizaron 32 especies de la tribu Epidendreae, distribuidas en 12 géneros. De las 32 especies sólo se obtuvo información del sistema reproductivo de 29, 13 autóгамas y 16 xenógamas. De igual manera, únicamente se obtuvo información del sistema de compatibilidad de siete especies, tres autocompatibles (*Cattleya coccinea*, *Laelia autumnalis*, *Prosthechea cochleata*, *Tipularia discolor*) y cuatro autoincompatibles (*Encyclia tampensis*, *Epidendrum nocturnum*, *Tolumnia variegata*; Anexo 2). Finalmente, para el análisis a nivel de género se utilizaron nueve especies del género *Encyclia* (Anexo 4), de las cuales, cuatro son autóгамas (*E. tampensis*, *E.*

altissima, *E. chloroleuca* y *E. gravida*) y cinco son xenógamas (*E. adenocaula*, *E. candolei*, *E. adenocarpon*, *E. acutifolia* y *E. bractescens*).

De cada especie se incluyeron cinco ejemplares distintos, por lo que para los análisis a nivel familia se utilizaron 250 ejemplares, a nivel tribu 145 y a nivel de género 45. Con el programa ImageJ, de cada ejemplar, se midieron nueve rasgos florales de atracción: longitud y ancho del sépalo dorsal (LSD, ASD), de los sépalos laterales (LSL, ASL), de los pétalos (LP, AP), y del labelo (LL, AL), así como la longitud de la inflorescencia (LI; Fig. 3). La longitud y el ancho de los dos sépalos laterales y de los dos pétalos laterales se promediaron para evitar un efecto espejo por la comparación de dos estructuras iguales (Herrera *et al.*, 2002a; González *et al.*, 2015).

Para establecer el sistema reproductivo de cada especie se utilizó el criterio de presencia o ausencia del rostelo. El rostelo es una estructura que forma parte de la columna en las flores de las orquídeas y ha sido identificado como una estructura fundamental que impide la autopolinización, ya que separa espacialmente el polinario de la cavidad estigmática (Dressler, 1993; Singer y Sazima, 2001; Cozzolino y Widmer, 2005; Hágsater *et al.*, 2005; Brys *et al.*, 2008; Tałaj y Brzosko, 2008; Peter y Johnson, 2009; Zhou, 2012; Suetsugu, 2013, 2015; Gamisch *et al.*, 2014, 2015). En consecuencia, la presencia del rostelo indica que la especie es xenogámica; mientras que su ausencia, sugiere que la especie es autogámica. La presencia/ausencia del rostelo así como el sistema de compatibilidad de las especies empleadas se determinaron a partir de las descripciones disponibles en la literatura especializada (Thien y Marcks, 1972; Snow y Whigham, 1989; Hágsater y Salazar, 1990; Hágsater *et al.*, 1992; Sabat y Ackerman, 1996; Halbinger y Soto, 1997; Ortiz-Barney y Ackerman, 1999; García-Cruz *et al.*, 2003; Rodríguez y González, 2005; Hill, 2007; Hágsater y Soto, 2008; González y Hernández, 2010; Cribb y Whistler, 2011; Brown y Bockman, 2015; Pinto y Yepes, 2015; Rodríguez *et al.*, 2015; Caballero-Villalobos *et al.*, 2017; Emeterio-Lara *et al.*, 2018; Santiago, 2018; Ray *et al.*, 2019).

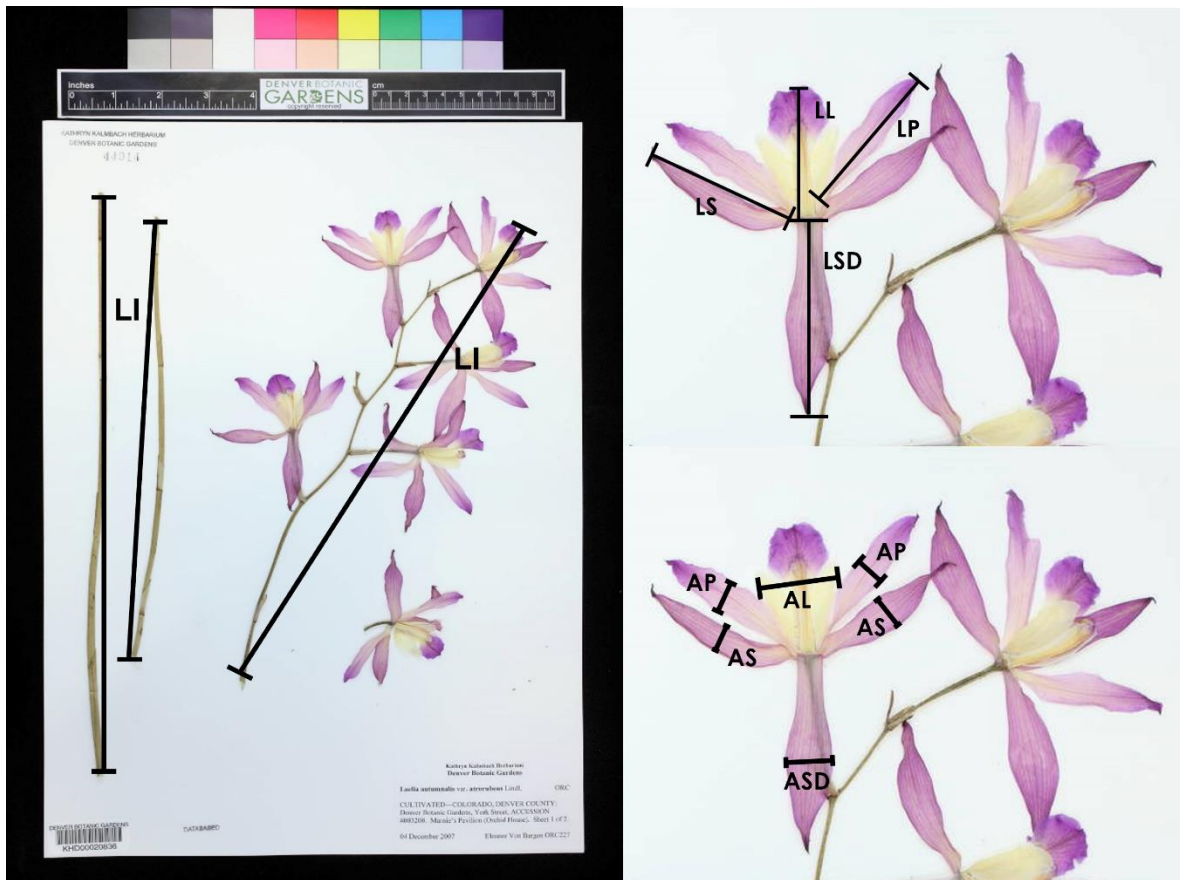


Figura 3. Caracteres de atracción floral medidos en ejemplares de 50 especies de la familia Orchidaceae. LL= Longitud del labelo, AL= Ancho del labelo, LP= Longitud del pétalo, AP= Ancho del pétalo, LS= Longitud del sépalo, AS= Ancho del sépalo, LSD= Longitud del sépalo dorsal, ASD= Ancho del sépalo dorsal, LI= Longitud de la inflorescencia.

6.3. Análisis estadísticos

6.3.1. Caracterización morfológica y variación fenotípica

Con el objetivo de describir los tamaños de los rasgos de atracción medidos, se utilizaron los valores promedio de los nueve rasgos de atracción medidos en cada uno de los cinco ejemplares digitalizados por especie empleados en los tres niveles taxonómicos (familia, tribu, género).

Para describir la variación fenotípica de los nueve rasgos florales de atracción medidos, cada valor fue transformado utilizando el logaritmo natural para reducir el sesgo producido por individuos atípicos (Ordano *et al.*, 2008; Rosas-Guerrero *et al.*,

2011). Los valores transformados fueron empleados para estimar el coeficiente de variación (CV) de cada rasgo de atracción para cada especie, dando como resultado una matriz con el CV de nueve rasgos (filas) por 50 especies (columnas) representantes de los tres niveles taxonómicos estudiados. Para evaluar el efecto del rasgo floral y del sistema reproductivo sobre el CV se aplicaron ANOVAs de dos vías a los datos de nivel familia, tribu y género. Un análisis similar fue empleado para comparar el CV entre rasgos florales y especies con sistema de compatibilidad contrastante a nivel de tribu. En ambos análisis, los datos de CV fueron transformados como $\arcsen(x)^{1/2}$ (Zar, 2010). Los análisis se llevaron a cabo en el programa NCSS v. 12.

6.3.2. Integración floral

6.3.2.1. Correlación entre rasgos florales

Para establecer el nivel de correlación entre rasgos florales de atracción en cada nivel taxonómico analizado (*i.e.*, familia Orchidaceae, tribu Epidendreae y género *Encyclia*), así como en los subconjuntos de especies con diferente sistema reproductivo (en los tres niveles taxonómicos) y de compatibilidad (a nivel de tribu), se realizaron correlaciones de Pearson entre todas las variables florales de atracción medidas (longitud y ancho del sépalo dorsal, de los sépalos y pétalos laterales, y del labelo; así como longitud de la inflorescencia) utilizando los datos transformados. En todos los casos, el valor de los coeficientes de correlación indica la intensidad de la integración entre pares de caracteres florales; siendo perfecta si $r = |1|$, fuerte si $r = |0.61 - 0.99|$, moderada si $r = |0.4-0.6|$, débil si $r = |0.1-0.39|$, o nula si $r = 0$ (Rumsey, 2013; Hernández *et al.*, 2018). Los análisis de correlación se llevaron a cabo en el programa R, empleando la librería *ggcorrplot* (Kassambara, 2019).

6.3.2.2. Coeficiente de integración floral

Para establecer el nivel de integración floral entre rasgos de atracción se determinó el coeficiente de integración floral para especies de la familia Orchidaceae, de la tribu Epidendreae y del género *Encyclia*. Para ello, se utilizó una matriz de datos

transformados por especie, donde las filas son los caracteres y las columnas son los individuos de cada especie. Con esta matriz se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para obtener la covarianza de los caracteres que es expresada como valores propios (eigenvalores). Los valores propios de cada rasgo floral se utilizaron para determinar el coeficiente de integración (CI; Pérez-Barrales *et al.*, 2007): $CI = (varE) \times 100$; donde $varE$ = varianza total de los valores propios ($varE$) obtenidos mediante un análisis de componentes principales a partir de la matriz de correlaciones (Wagner, 1984; Pérez-Barrales *et al.*, 2007). Dado que todas las especies empleadas en el análisis contaron con el mismo número de ejemplares, así como de rasgos fenotípicos evaluados, no se incluyó un factor de corrección en la estimación del CI (Pérez-Barrales *et al.*, 2007). Si los rasgos se encuentran covariando positivamente, habrá una asociación de los rasgos de acuerdo con su función, mismos que tendrán una alta integración. Por el contrario, si los rasgos no están covariando, no estarán asociados de acuerdo con su función y habrá un bajo nivel de integración entre ellos.

El CI floral de rasgos de atracción fue estimado para cada una de las especies incluidas en el estudio, tanto a nivel familia 25 xenogámicas y 25 autogámicas, a nivel tribu 16 xenogámicas y 13 autogámicas y cuatro autocompatibles y tres autoincompatibles y a nivel género cinco xenogámicas y cuatro autogámicas. Se realizaron pruebas de *t*-student para comparar el CI entre especies con sistema reproductivo contrastante en los tres niveles taxonómicos evaluados y entre especies de la tribu Epidendreae con sistema de autocompatibilidad contrastante. Para comparar el CI de rasgos de atracción entre verticilos florales se utilizó un ANOVA de una vía en cada nivel taxonómico estudiado (familia, tribu y género).

El análisis de componentes principales (PCA) y los ANOVAs de una vía se realizaron en el programa NCSS v. 12. Las pruebas de *t*-student se llevaron a cabo en el programa DataPilot v.1.03.

7. Resultados

7.1. Variación fenotípica e integración floral de rasgos de atracción en la familia Orchidaceae

7.1.1. Caracterización morfológica

De las 50 especies de orquídeas analizadas, *Cattleya labiata* presentó el valor más alto en cuatro de los nueve rasgos evaluados: longitud del sépalo dorsal (81.88 ± 2.32 mm) y del pétalo (81.23 ± 2.83 mm), así como ancho del pétalo (48.52 ± 2.37 mm) y del labelo (55.43 ± 0.89 mm; Anexo 5). Los sépalos laterales más largos se registraron en *Brassia caudata* (84.52 ± 5.75 mm); mientras que el labelo más largo se presentó en *Prosthechea mariae* (74.99 ± 5.58 mm); la inflorescencia más larga se observó en *Oncidium ensatum* (958.03 ± 98.45 mm). Por su parte, *Cattleya violacea* presentó el sépalo dorsal más ancho (19.51 ± 1.28 mm); mientras que *Pogonia ophisogloides* tuvo los sépalos laterales más anchos (3.16 ± 0.10 mm). Por el contrario, *Tolumnia bahamensis* presentó el valor más bajo en cinco de los nueve caracteres evaluados: longitud (3.09 ± 0.42 mm) y ancho (1.05 ± 0.11 mm) del sépalo dorsal, del sépalo lateral (longitud: 3.51 ± 0.67 mm; ancho: 1.02 ± 0.13 mm), y longitud del pétalo (4.45 ± 0.53 mm; Anexo 5). Por su parte, *Tipularia discolor* tuvo los pétalos más angostos (0.76 ± 0.1 mm) y el labelo (0.86 ± 0.12 mm), así como el labelo más pequeño (3.37 ± 0.21 mm). Por último, la inflorescencia más corta se presentó en *Epidendrum nocturnum* (43.97 ± 2.23 mm).

Tomando en cuenta únicamente a las 25 especies xenogámicas, *Cattleya labiata* presentó el sépalo dorsal más largo (81.88 ± 2.32 mm) y más ancho (17.21 ± 1.23 mm), los sépalos laterales más largos (74.63 ± 2.51 mm) y más anchos (16.88 ± 0.41 mm) y los pétalos más largos (81.23 ± 2.84 mm y más anchos (48.50 ± 2.37 mm), así como el labelo más ancho (55.43 ± 0.89 mm; Anexo 1). El labelo más largo lo presentó *Prosthechea mariae* (74.99 ± 5.58 mm), mientras que la inflorescencia más larga se observó en *Laelia autumnalis* (866.65 ± 227.97 mm; Anexo 5). En contraste, *Tolumnia variegata* presentó el valor más corto (3.42 ± 0.22 mm) y angosto del sépalo dorsal (1.51 ± 0.15 mm), y el de los sépalos laterales (3.47 ± 0.14 mm; 1.13 ± 0.14 mm) respectivamente, así como los pétalos más cortos (4.95 ± 0.22 mm). *Epidendrum magnoliae* los pétalos más angostos (0.99 ± 0.14 mm);

mientras que *Calopogon multiflorus* presentó el labelo más corto (5.43 ± 0.51 mm). *Prosthechea concolor* presentó el labelo más angosto (3.55 ± 0.49 mm). Por último, *Epidendrum nocturnum* tuvo la inflorescencia de menor longitud (43.97 ± 2.23 mm; Anexo 5).

Por su parte, entre las 25 especies autogámicas, *Cattleya violacea* presentó el sépalo dorsal más largo (73.19 ± 6.31 mm) y más ancho (19.52 ± 1.28 mm); los sépalos laterales más anchos (21.74 ± 1.60 mm); pétalos más largos (65.48 ± 3.49 mm) y más anchos (27.70 ± 1.60 mm) y el labelo más largo (59.62 ± 2.75 mm; Anexo 5). Por su parte, *Brassia caudata* presentó los sépalos laterales más largos (84.52 ± 5.75 mm) y *Prosthechea cochleata* presentó el labelo más ancho (39.21 ± 15.60 mm; Anexo 5). Finalmente, la inflorescencia de mayor longitud se registró en *Oncidium ensatum* (958.03 ± 98.45 mm). En contraste, *Tolumnia bahamensis* presentó el sépalo dorsal más corto (3.09 ± 0.42 mm) y más angosto (1.05 ± 0.12 mm); los sépalos laterales más cortos (3.51 ± 0.67 mm) y angostos (1.02 ± 0.13 mm), y los pétalos más cortos (4.45 ± 0.52 mm). Por otro lado, *Tipularia discolor* presentó los pétalos más angostos (0.76 ± 0.8 mm), y el labelo más corto (3.37 ± 0.21 mm) y más angosto (0.85 ± 0.12 mm). Finalmente, *Calypso bulbosa* presentó la inflorescencia más corta (76.59 ± 5.74 mm).

7.1.2. Coeficiente de variación fenotípica

El coeficiente de variación (CV) promedio de los rasgos de atracción de las 50 especies de la familia Orchidaceae, fue de $21.42 \pm 0.61\%$ (Anexo 6). Se encontró un efecto significativo del rasgo floral ($F_{8, 432} = 8.46$, $P < 0.0005$) y del sistema reproductivo ($F_{1, 432} = 8.70$, $P < 0.003$), pero no de la interacción entre ambos factores ($F_{8, 432} = 0.801$, $P = 0.602$) sobre el CV. El CV de la longitud de la inflorescencia ($37.43 \pm 3.93\%$) fue significativamente mayor al de la longitud del sépalo dorsal ($19.96 \pm 1.68\%$), del sépalo lateral ($21.85 \pm 2.51\%$), del pétalo ($19.53 \pm 2.02\%$) y del labelo ($18.88 \pm 1.95\%$), así como al del ancho del sépalo dorsal ($21.39 \pm 2.06\%$), del sépalo lateral ($19.82 \pm 1.78\%$), del pétalo ($21.47 \pm 1.96\%$) y del labelo ($25.24 \pm 3.32\%$) de especies autogámicas. No se encontraron diferencias significativas en el CV entre el resto de los rasgos florales evaluados (Fig. 4). En conjunto, el CV de los rasgos

de atracción de las especies autogámicas ($22.84 \pm 0.89\%$) fue significativamente mayor al de las xenogámicas (20.00 ± 0.83 ; Fig. 4).

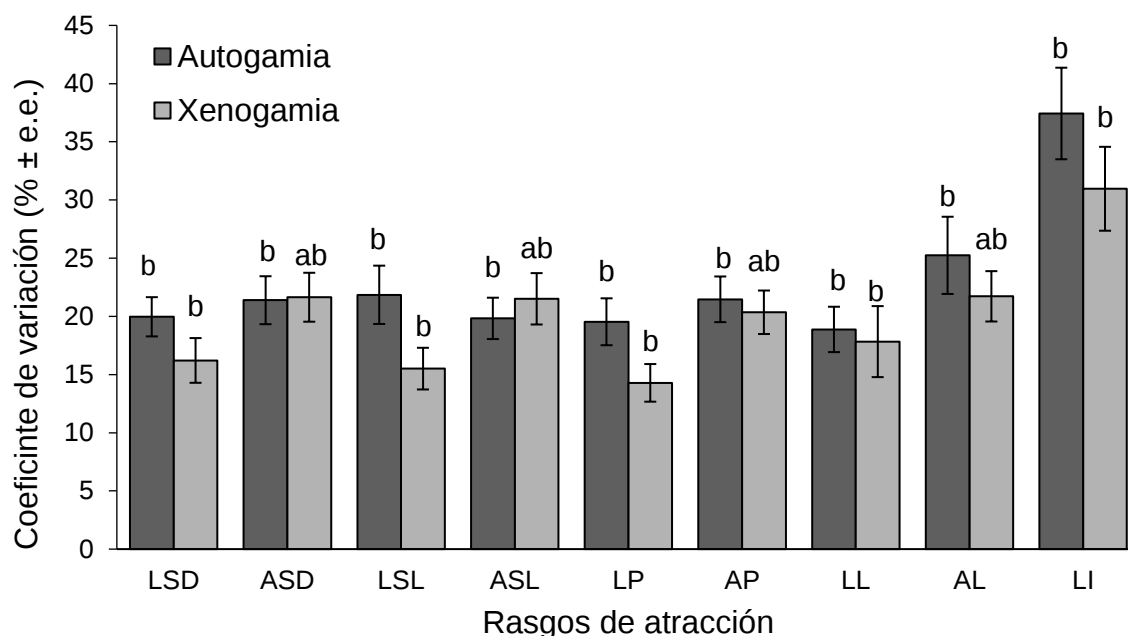


Figura 4. Coeficiente de variación promedio de nueve rasgos de atracción determinados a partir de ejemplares digitalizados de 50 especies de la familia Orchidaceae con sistema reproductivo contrastante. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia. Las letras iguales arriba de las barras denotan que no hay diferencias significativas entre grupos.

7.1.3. Correlaciones entre rasgos de atracción

Las correlaciones entre todos los rasgos de atracción medidos en las 50 especies de orquídeas tuvieron valores de entre 0.1 y 0.8 (Fig. 5). De las 36 correlaciones realizadas, 25 (69.4%) fueron de intensidad moderada ($0.4 \leq r \leq 0.6$) y nueve (25%) débil ($0.1 \leq r < 0.4$). Ocho de las nueve correlaciones de intensidad débil se detectaron entre los rasgos del cáliz y la corola con la longitud de la inflorescencia (Fig. 5). Dos correlaciones (5.6%); longitud del sépalo dorsal – longitud del sépalo

lateral ($r = 0.8$) y longitud del labelo – longitud del pétalo ($r = 0.7$) tuvieron una intensidad fuerte ($0.6 < r < 1$). Considerando de forma separada los rasgos florales de cada uno de los verticilos florales que conforman el perianto, tanto para el cáliz como para la corola, la mayoría de las correlaciones (5 de 6; 83.3%) tuvieron una intensidad moderada. En ambos verticilos florales, solo una correlación (16.7%) longitud del sépalo dorsal – longitud del sépalo lateral y longitud del labelo – longitud del pétalo fue de intensidad fuerte (Fig. 5).

A)

	LSD	ASD	LSL	ASL	LP	AP	LL	AL	LI
LSD	1	0.6	0.8	0.4	0.6	0.5	0.6	0.5	0.1
ASD		1	0.5	0.6	0.4	0.5	0.5	0.4	0.1
LSL			1	0.5	0.6	0.4	0.6	0.5	0.1
ASL				1	0.4	0.6	0.4	0.3	0.1
LP					1	0.4	0.7	0.6	0.2
AP						1	0.4	0.4	0.3
LL							1	0.5	0.1
AL								1	0.3
LI									1

B)

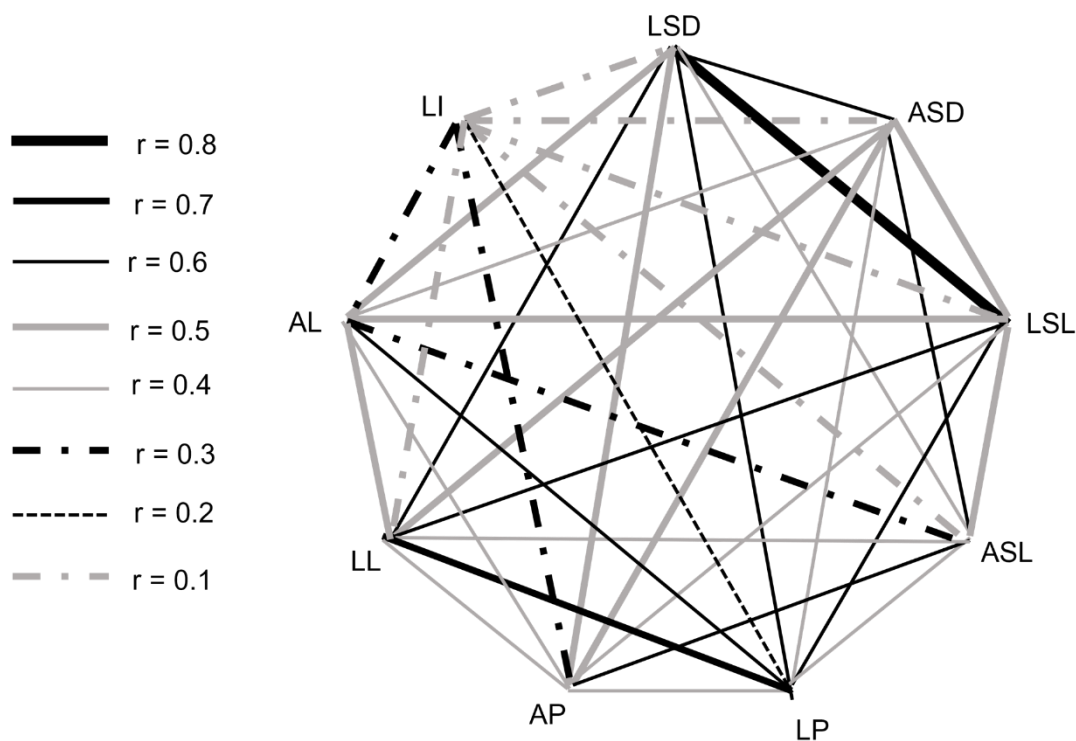


Figura 5. Correlaciones entre pares de rasgos de atracción de 50 especies de la familia Orchidaceae. A) Matriz de correlación de rasgos de atracción. B) Diagrama

de correlación; cada vértice en el polígono representa un carácter medido y el grosor y tipo de línea representa la intensidad de la correlación. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia.

Considerando exclusivamente a las 25 especies xenogámicas, se encontró que las correlaciones entre pares de rasgos de atracción tuvieron valores de 0 (sin correlación) – 0.7 (fuerte; Fig. 6). De las 36 correlaciones realizadas, 18 (50%) fueron de intensidad moderada y 12 (33.3%) de intensidad débil. Sólo la correlación entre la longitud del sépalo dorsal y la longitud de los sépalos laterales fue de intensidad fuerte ($r= 0.7$). Por último, no hubo correlación entre la longitud de la inflorescencia y cinco caracteres del perianto (longitud y ancho del sépalo dorsal y de los sépalos laterales, así como longitud del labelo) ($r= 0$). En el caso de las especies autogámicas, las correlaciones entre pares de rasgos de atracción tuvieron valores de entre 0.2 (débil) a 1 (perfecta; Fig. 7). Del total de correlaciones realizadas, 21 (58.3%) fueron de intensidad moderada, ocho (22.2%) de intensidad fuerte y seis (16.6%) de intensidad débil. Solo la correlación entre la longitud y el ancho del sépalo dorsal fue perfecta ($r= 1$).

A)

	LSD	ASD	LSL	ASL	LP	AP	LL	AL	LI
LSD	1	0.6	0.8	0.4	0.6	0.5	0.6	0.5	0.1
ASD		1	0.5	0.6	0.4	0.5	0.5	0.4	0.1
LSL			1	0.5	0.6	0.4	0.6	0.5	0.1
ASL				1	0.4	0.6	0.4	0.3	0.1
LP					1	0.4	0.7	0.6	0.2
AP						1	0.4	0.4	0.3
LL							1	0.5	0.1
AL								1	0.3
LI									1

B)

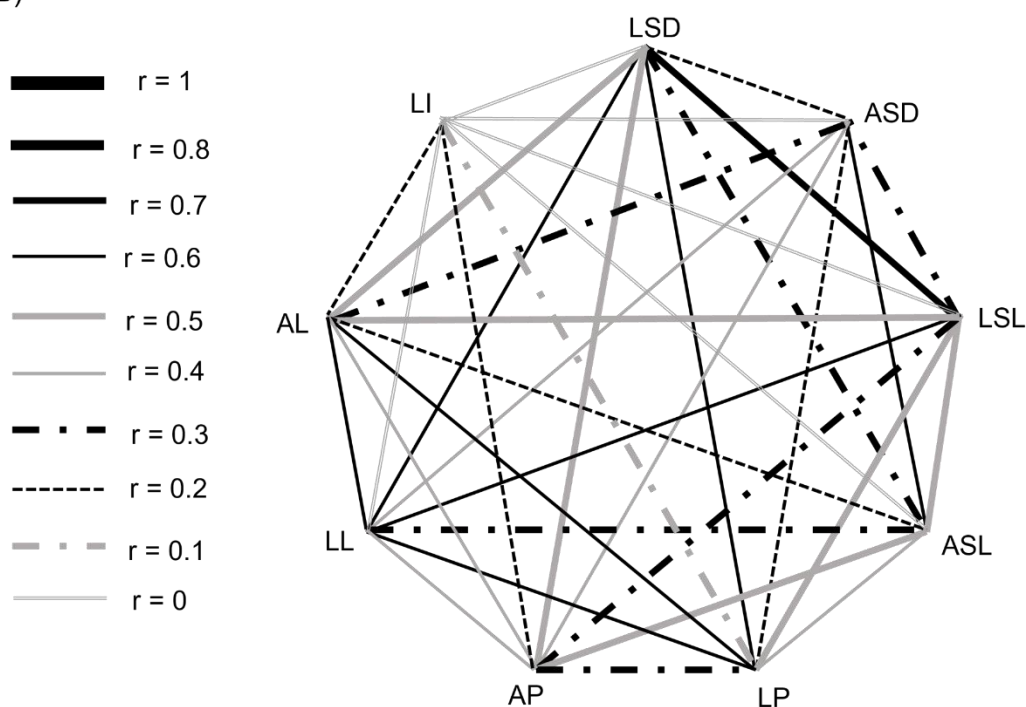


Figura 6. Correlaciones entre pares de rasgos de atracción de 25 especies xenogámicas de la familia Orchidaceae. A) Matriz de correlación de rasgos de atracción. B) Diagrama de correlación; cada vértice en el polígono representa un carácter medido y el grosor y tipo de línea representa la intensidad de la correlación. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia.

A)

	LSD	ASD	LSL	ASL	LP	AP	LL	AL	LI
LSD	1	1	0.8	0.5	0.7	0.6	0.6	0.5	0.2
ASD		1	0.8	0.6	0.7	0.6	0.6	0.5	0.2
LSL			1	0.5	0.7	0.4	0.7	0.5	0.3
ASL				1	0.5	0.7	0.4	0.3	0.2
LP					1	0.6	0.7	0.5	0.4
AP						1	0.5	0.5	0.4
LL							1	0.5	0.2
AL								1	0.4
LI									1

B)

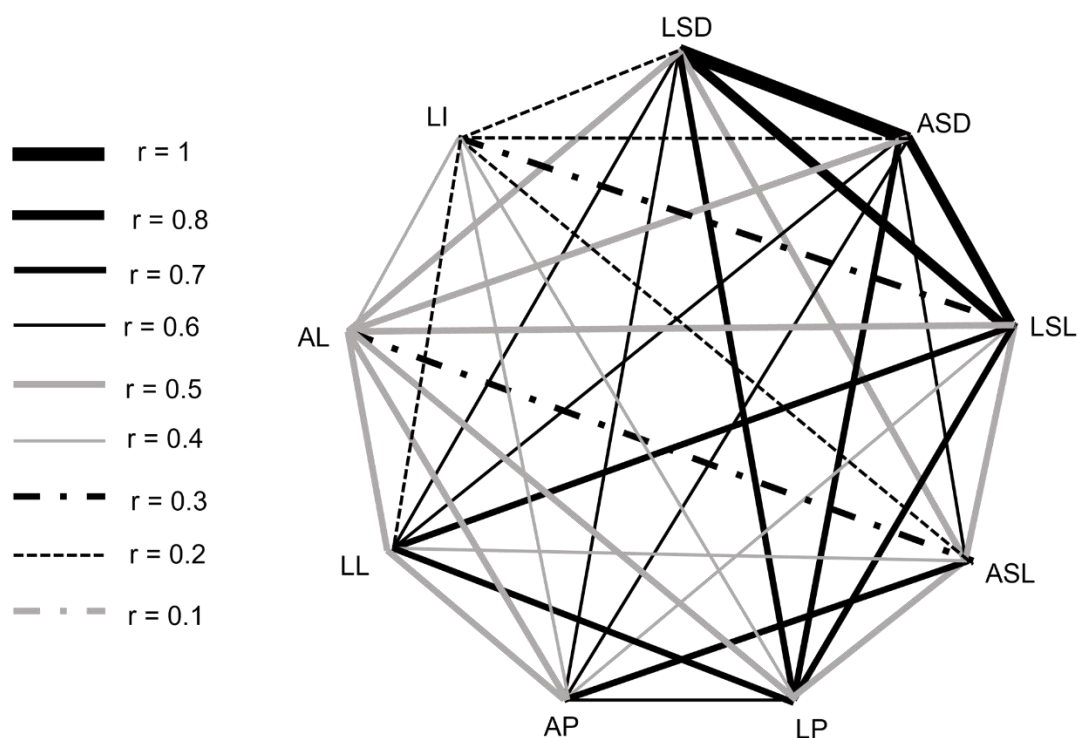


Figura 7. Correlaciones entre pares de rasgos de atracción de 25 especies autógamas de la familia Orchidaceae. A) Matriz de correlación de rasgos de atracción. B) Diagrama de correlación; cada vértice en el polígono representa un carácter medido y el grosor y tipo de línea representa la intensidad de correlación. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia.

Considerando exclusivamente los rasgos florales del cáliz, en las especies xenogámicas se encontraron tres correlaciones débiles, dos moderadas y una fuerte (longitud del sépalo dorsal y longitud del sépalo lateral; $r = 0.7$). En contraste, en las especies autogámicas no se detectaron correlaciones débiles, pero sí una perfecta, entre la longitud y el ancho del sépalo dorsal ($r = 1$). Además, en las especies autogámicas el 50% de las correlaciones (3) entre caracteres del cáliz fueron de intensidad moderada y el restante 33% fue de intensidad fuerte (Figs. 6, 7).

Por su parte, al considerar exclusivamente los rasgos florales de la corola se encontró que tanto en las especies autogámicas como en las xenogámicas, la mayoría de las correlaciones fueron de intensidad moderada (5, 83.3%). En las especies xenogámicas, la correlación entre la longitud y el ancho del pétalo tuvo una intensidad débil ($r = 0.3$) y ninguna correlación fue de intensidad fuerte o perfecta. En contraste, en las especies autogámicas se encontró una correlación fuerte entre la longitud del labelo y la longitud del pétalo ($r = 0.7$), y aunque ninguna correlación fue perfecta, tampoco se detectaron correlaciones débiles (Figs. 6, 7).

7.1.4. Coeficiente de integración floral

En conjunto, las 50 especies de orquídeas presentaron un coeficiente de integración floral de 40.56% (Anexo 7), Intervalo de confianza (IC) 95%: 37.48 – 43.65% en los rasgos de atracción floral. El CI de la corola (48.14%, IC 95%= 34.12 – 64.18%) presentó una tendencia a ser mayor al del cáliz (42.98%, IC 95%= 34.71 – 59.45%; $F_{2, 150} = 2.345$, $P = 0.09$). El coeficiente de integración floral no difirió entre especies autogámicas (41.60%, IC 95%= 37.22 – 46.06%) y xenogámicas (39.52%, IC 95%= 35.32 – 43.98; $t_{24} = 0.747$, $P = 0.252$; Fig. 8).

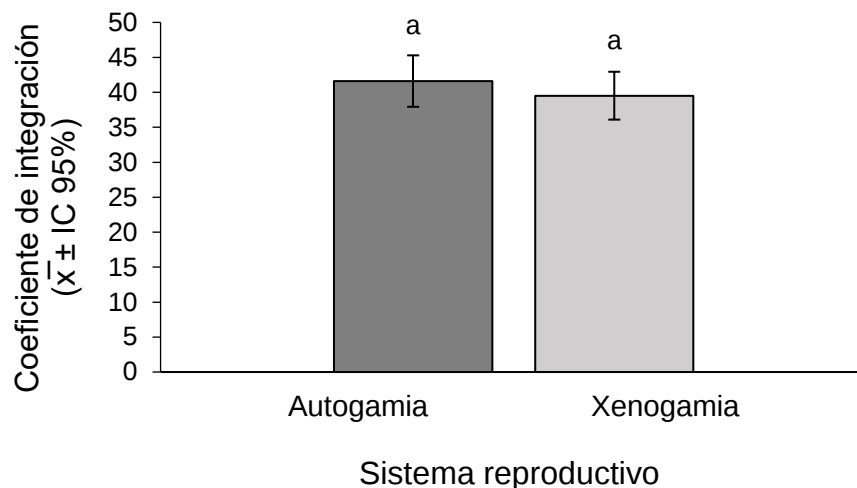


Figura 8. Coeficiente de integración floral promedio ($\bar{X} \pm$ intervalo de confianza al 95%) de rasgos de atracción en especies de la familia Orchidaceae con sistema reproductivo contrastante. Las letras iguales arriba de las barras denotan que no hay diferencias significativas entre grupos.

7.2. Variación fenotípica e integración floral de rasgos de atracción en la tribu Epidendreae

7.2.1. Caracterización morfológica

De las 29 especies de orquídeas pertenecientes a la tribu Epidendreae, *Cattleya labiata* presentó el valor más alto en cuatro de los nueve rasgos evaluados: longitud del sépalo dorsal (81.88 ± 2.32 mm) y del pétalo (81.23 ± 2.83 mm), así como ancho del pétalo (48.52 ± 2.37 mm) y del labelo (55.43 ± 0.89 mm; Anexo 5). El sépalo dorsal (20.20 ± 1.08 mm) y los sépalos laterales (20.65 ± 0.86 mm) más anchos los presentó *Cattleya violacea*; los sépalos laterales más largos (84.52 ± 5.76 mm) se registraron en *Brassia caudata*; mientras que, el labelo más largo (74.99 ± 5.58 mm) lo presentó *Prosthechea mariae* y la inflorescencia más larga (866.65 ± 1.40 mm) se observó en *Laelia autumnalis* (Anexo 5). Por el contrario, el sépalo dorsal más corto (3.09 ± 0.42 mm) y más angosto (1.05 ± 0.11 mm), así como los sépalos laterales más angostos (1.02 ± 0.13 mm) y los pétalos más cortos (4.45 ± 0.53 mm) se registraron en *Tolumnia bahamensis*. *Tipularia discolor* presentó los pétalos más angostos (0.76 ± 0.1 mm) así como el labelo más corto (3.37 ± 0.21 mm) y angosto (0.86 ± 0.12 mm). Por su parte, *Tolumnia variegata* presentó los sépalos laterales

más cortos (3.47 ± 0.14 mm). Por último, *Epidendrum nocturnum*, presentó la inflorescencia más corta (43.97 ± 1.29 mm; Anexo 5).

De las 15 especies xenogámicas de la tribu Epidendreae, *Cattleya labiata* presentó el valor más alto en siete de los nueve rasgos evaluados: sépalo dorsal más largo (81.88 ± 2.32 mm) y más ancho (17.21 ± 1.23 mm), sépalos laterales más largos (74.63 ± 2.51 mm) y más anchos (16.88 ± 0.41 mm), los pétalos más largos (81.23 ± 2.84 mm) y más anchos (48.50 ± 2.37 mm), y el labelo más ancho (55.43 ± 0.89 mm). Por su parte, *Prosthechea mariae* presentó el labelo más largo (74.99 ± 5.58 mm) y *Laelia autumnalis* presentó la inflorescencia de mayor longitud (866.65 ± 227.76 mm; Anexo 5). En contraste, *Tolumnia variegata* presentó los valores más bajos en cinco de los nueve rasgos evaluados: sépalo dorsal más corto (3.42 ± 0.22 mm) y más angosto (1.52 ± 0.15 mm) y los sépalos laterales más cortos (3.47 ± 0.14 mm) y más angostos (1.13 ± 0.14 mm), así como los pétalos más cortos (4.95 ± 0.22 mm). *Epidendrum magnoliae* presentó los pétalos más angostos (0.99 ± 0.14 mm), mientras que *Prosthechea michuacana* tuvo el labelo más corto (6.49 ± 1.06 mm). El labelo más angosto (3.55 ± 0.49 mm) se observó en *Prosthechea concolor*. Por último, *Epidendrum nocturnum* presentó la inflorescencia más corta (43.97 ± 2.23 mm; Anexo 5).

Entre las 14 especies autogámicas, *Cattleya violacea* presentó los valores más altos en siete de los nueve rasgos evaluados: sépalo dorsal más largo (76.82 ± 7.29 mm) y más ancho (20.20 ± 1.08 mm), pétalos más largos (66.43 ± 3.42 mm) y más anchos (26.17 ± 0.31 mm); sépalos laterales más anchos (20.65 ± 0.86 mm), así como el labelo más largo (61.53 ± 2.64 mm) y la inflorescencia más larga (574.62 ± 103.63 mm). Por su parte, *Brassia caudata* y *Prosthechea cochleata* presentaron los sépalos laterales más largos (84.52 ± 5.75 mm) y el labelo más ancho (39.21 ± 15.60 mm), respectivamente. En contraste, *Tolumnia bahamensis* presentó el valor más bajo en cinco de los nueve rasgos evaluados: sépalo dorsal más corto (3.09 ± 0.42 mm) y más angosto (1.05 ± 0.12 mm) y sépalos laterales más cortos (3.51 ± 0.67 mm) y más angostos (1.02 ± 0.13 mm), así como los pétalos más cortos (4.45 ± 0.53 mm). *Tipularia discolor* presentó los pétalos más angostos (0.76 ± 0.07 mm) y el labelo más corto (3.37 ± 0.21 mm) y más angosto (0.86 ± 0.12 mm); mientras

que *Brassavola tuberculata* presentó la inflorescencia más corta (109.21 ± 25.58 mm; Anexo 5).

Entre las especies de la tribu Epidendreae que son autocompatibles (AC), *Prosthechea cochleata* presentó el valor más alto en cuatro de los nueve rasgos medidos: sépalo dorsal (38.93 ± 3.00 mm), sépalos laterales (36.31 ± 2.45 mm) y pétalos (41.36 ± 3.68 mm) más largos, así como el labelo más ancho (39.21 ± 15.60 mm; Anexo 5). Por su parte, *Laelia autumnalis* presentó el valor más alto en tres rasgos: sépalo dorsal más ancho (7.55 ± 0.72 mm), así como el labelo más largo (26.39 ± 0.63 mm) y la inflorescencia más larga (866.65 ± 227.97). *Cattleya coccinea* presentó los sépalos laterales (5.93 ± 0.26 mm) y los pétalos (14.94 ± 0.40 mm) más anchos. Por su parte, *Tipularia discolor* presentó el sépalo dorsal más corto (4.86 ± 0.40 mm) y más angosto (1.26 ± 0.13), los sépalos laterales más cortos (4.58 ± 0.60 mm) y más angostos (1.29 ± 0.12), los pétalos más cortos (5.00 ± 0.54 mm) y más angostos (0.76 ± 0.07 mm), y el labelo más corto (3.37 ± 0.21 mm) y más angosto (0.86 ± 0.12 mm). La inflorescencia más corta (252.78 ± 29.94 mm) se observó en *Prosthechea cochleata*.

Por su parte, dentro de las especies autoincompatibles (AI), *Encyclia tampensis* presentó el sépalo dorsal (5.07 ± 1.75 mm), los sépalos laterales (4.41 ± 1.89 mm) y los pétalos (4.48 ± 1.74 mm) más anchos, así como en la inflorescencia más larga (358.81 ± 210.17 mm). *Epidendrum nocturnum* presentó el sépalo dorsal (31.82 ± 3.78 mm), los sépalos laterales (32.60 ± 3.17 mm), los pétalos (32.23 ± 3.62 mm) y el labelo (20.73 ± 2.97 mm) más largos. *Tolumnia variegata* presentó el labelo más ancho (11.22 ± 0.87 mm), pero el valor más bajo en cinco de los nueve rasgos evaluados: sépalo dorsal más corto (3.42 ± 0.22 mm) y más angosto (1.52 ± 0.15 mm) y los sépalos laterales más cortos (3.47 ± 1.14 mm) y más angostos (1.13 ± 0.14 mm), así como los pétalos más cortos (4.95 ± 0.22 mm). *Epidendrum nocturnum* presentó los pétalos más angostos (1.47 ± 0.22 mm) y la inflorescencia más corta (43.97 ± 2.23 mm). Por último, *Encyclia tampensis* presentó el labelo más corto (9.36 ± 6.92 mm) y más angosto (6.58 ± 1.74 mm; Anexo 5).

7.2.2. Coeficiente de variación fenotípica

La tribu Epidendreae tuvo un coeficiente de variación promedio de $22.38 \pm 0.84\%$. Se encontró un efecto significativo del rasgo floral ($F_{8, 243} = 7.38$, $P < 0.0005$) y del sistema reproductivo ($F_{1, 243} = 22.93$, $P < 0.0005$), pero no de la interacción entre ambos factores ($F_{8, 243} = 0.646$, $P = 0.738$) sobre el CV. En las especies autogámicas, el CV de la longitud de la inflorescencia ($43.24 \pm 6.11\%$) fue significativamente mayor al de la longitud del sépalo dorsal ($23.47 \pm 2.68\%$), del sépalo lateral ($24.81 \pm 3.69\%$), del pétalo ($23.65 \pm 3.19\%$) y del labelo ($23.28 \pm 3.23\%$), así como al ancho del sépalo dorsal ($22.75 \pm 3.30\%$), del sépalo lateral ($22.46 \pm 2.71\%$), del pétalo ($23.21 \pm 2.79\%$) y del labelo ($30.23 \pm 5.92\%$). No se encontraron diferencias significativas en el CV entre el resto de los rasgos florales evaluados (Fig. 9). En general podemos observar que, el CV de los rasgos de atracción de las especies autogámicas ($26.34 \pm 1.41\%$) fue significativamente mayor al de las xenogámicas ($19.59 \pm 0.97\%$; Fig. 9).

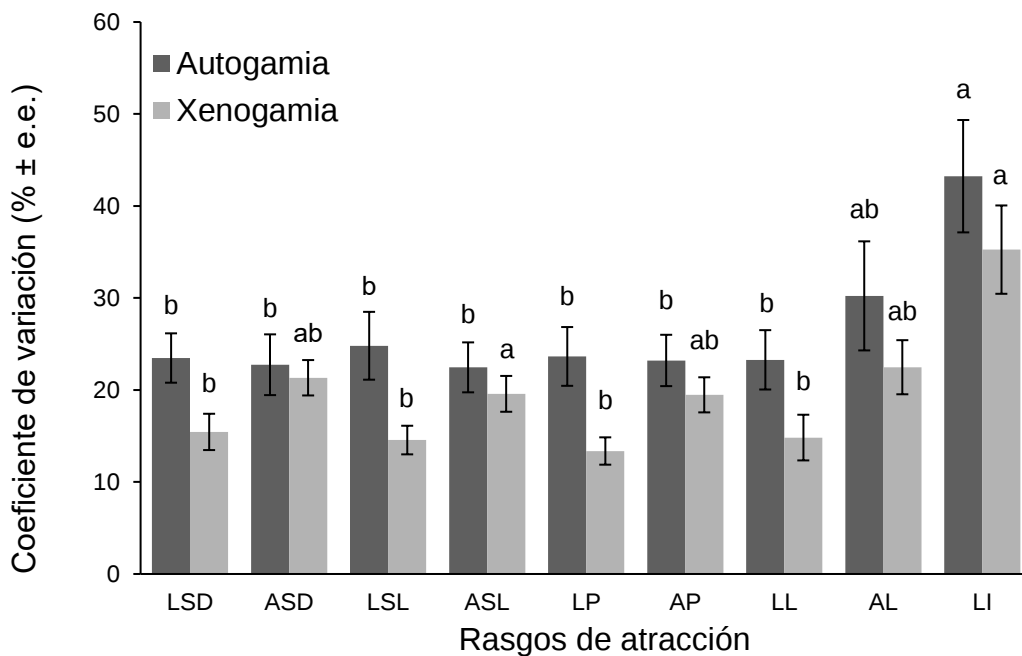


Figura 9. Coeficiente de variación de los nueve rasgos de atracción determinado a partir de ejemplares digitalizados de 29 especies de la tribu Epidendreae con sistema reproductivo contrastante. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos

laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas.

Por otro lado, no se encontró un efecto significativo del rasgo floral ($F_{8, 45}= 1.412$, $P= 0.217$) ni de la interacción rasgo floral x sistema de compatibilidad ($F_{8, 45}= 1.17$, $P= 0.339$), pero sí del sistema de compatibilidad ($F_{1, 45}= 5.70$, $P= 0.021$) sobre el CV (Fig. 10). El CV de los rasgos de atracción de las especies autoincompatibles ($26.79 \pm 2.24\%$) fue significativamente mayor al de las autocompatibles ($19.08 \pm 2.80\%$; Fig. 11).

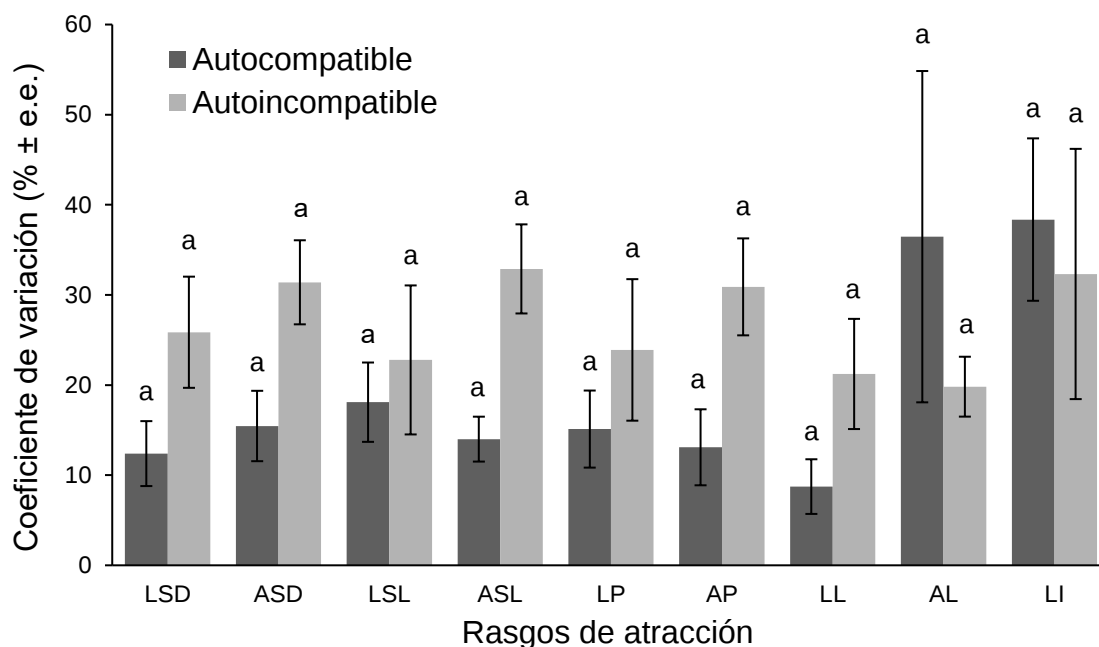


Figura 10. Coeficiente de variación de nueve rasgos de atracción determinado a partir de ejemplares digitalizados de siete especies de la tribu Epidendreae con sistemas de compatibilidad contrastante. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas.

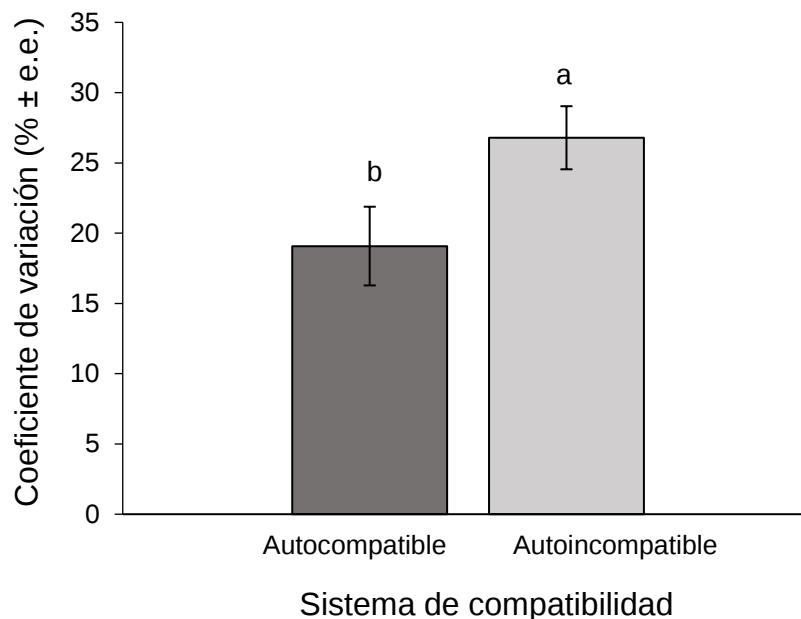


Fig. 11. Coeficiente de variación promedio de nueve rasgos de atracción determinado a partir de ejemplares digitalizados de siete especies de la tribu Epidendreae con sistemas de compatibilidad contrastante. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas.

7.2.3. Correlaciones entre rasgos de atracción

Los valores del coeficiente de correlación entre todos los rasgos de atracción medidos oscilaron entre -0.1 y 0.7 (Fig. 12). De las 36 correlaciones realizadas, 30 fueron positivas; de estas, 19 (52.7%) fueron de intensidad moderada ($0.4 \leq r \leq 0.6$), nueve (25%) fueron débiles ($0.1 \leq r \leq 0.4$) y dos (5.5%; longitud del sépalo dorsal-longitud de los sépalos laterales y longitud de los pétalos-longitud del labelo ($r = 0.7$)) tuvieron una intensidad fuerte ($0.6 < r < 1$). Además, cinco (13.88%) no presentaron una correlación ($r = 0$) y la longitud de la inflorescencia presentó una correlación negativa débil ($r = -0.1$) con el ancho de los sépalos laterales (Fig. 12). Considerando únicamente a los sépalos, de las seis correlaciones, tres (50%) fueron de intensidad débil, dos (33.3%) fueron moderadas y sólo una fue de intensidad fuerte (longitud del sépalo dorsal – longitud de los sépalos laterales). En cambio, entre los rasgos de los pétalos la mayoría de las correlaciones (4; 66.67%) presentaron intensidad moderada, una (16.67%) fue de intensidad débil (longitud del pétalo – ancho del

pétalo) y la única correlación de intensidad fuerte ($r = 0.7$) fue entre la longitud del pétalo y la longitud del labelo.

A)

	LSD	ASD	LSL	ASL	LP	AP	LL	AL	LI
LSD	1	0.3	0.7	0.3	0.5	0.6	0.6	0.5	0
ASD		1	0.3	0.6	0.3	0.4	0.4	0.3	0
LSL			1	0.5	0.5	0.4	0.6	0.4	0
ASL				1	0.5	0.4	0.4	0.3	-0.1
LP					1	0.3	0.7	0.6	0
AP						1	0.4	0.5	0.1
LL							1	0.5	0
AL								1	0.2
LI									1

B)

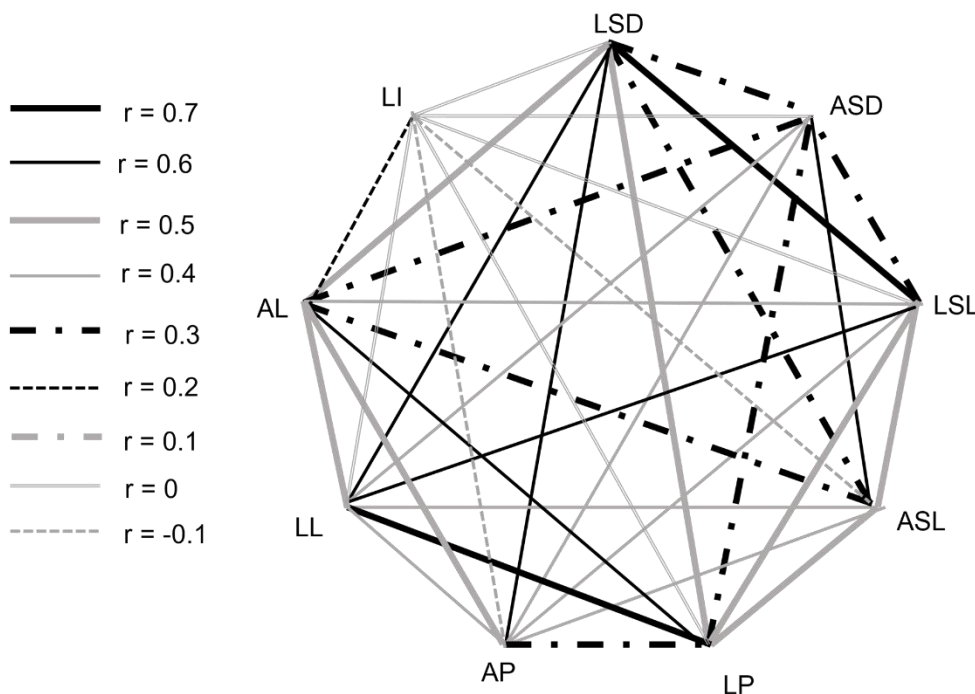


Figura 12. Correlaciones entre pares de rasgos de atracción de 29 especies de la tribu Epidendreae. A) Matriz de correlación de rasgos de atracción. B) Diagrama de correlación; cada vértice en el polígono representa un carácter medido y el grosor y tipo de línea representa la intensidad de la correlación. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia.

Las correlaciones entre los rasgos de atracción de las 16 especies con sistema reproductivo xenogámico tuvieron valores de entre -0.1 y 0.9 (Fig. 13). De las 36 correlaciones realizadas, 33 fueron positivas; de éstas, 16 (44.4%) fueron de intensidad moderada, 13 (36.11%) de intensidad débil y cuatro (11.11%) de intensidad fuerte. La longitud de la inflorescencia no presentó una correlación ($r=0$) con el ancho del sépalo dorsal y la longitud de los pétalos. El ancho de los sépalos laterales y la longitud de la inflorescencia se correlacionaron débil y negativamente ($r=-0.1$; Fig. 13).

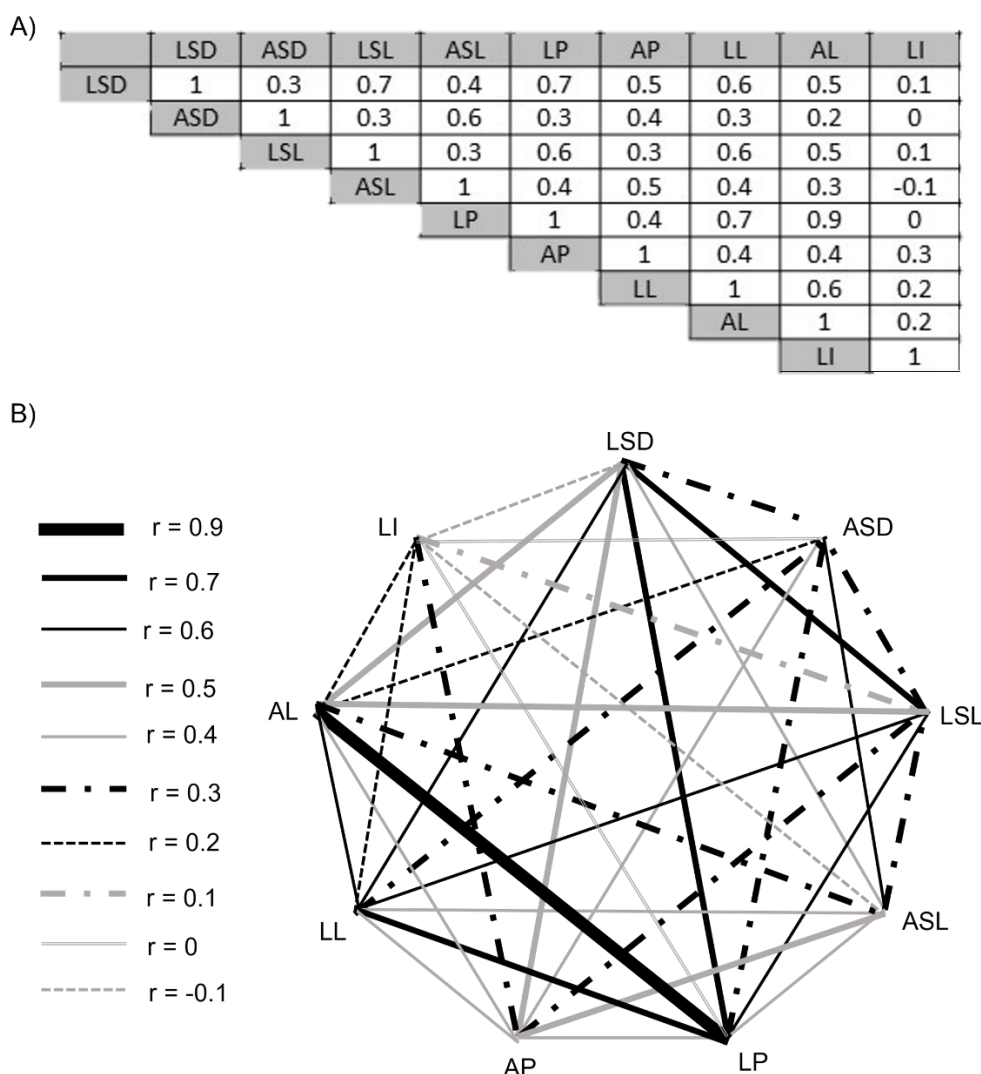


Figura 13. Correlaciones entre pares de rasgos de atracción de 16 especies xenogámicas de la tribu Epidendreae. A) Matriz de correlación de rasgos de

atracción. B) Diagrama de correlación; cada vértice en el polígono representa un carácter medido y el grosor y tipo de línea representa la intensidad de la correlación. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia.

En el caso de las 13 especies autogámicas, las correlaciones tuvieron valores de entre -0.2 (débil) y 0.8 (fuerte). De las 36 correlaciones realizadas, 29 fueron positivas; de éstas, 18 (50%) fueron de intensidad moderada, ocho (22.2%) de intensidad débil y tres (8.3%; longitud de los sépalos laterales - longitud del sépalo dorsal, ancho de los sépalos laterales – ancho del sépalo dorsal y ancho – longitud de los sépalos laterales) de intensidad fuerte. La longitud de la inflorescencia fue el único rasgo que tuvo correlaciones negativas de intensidad débil ($r = -0.2$ y -0.1) o sin correlación ($r = 0$) con los demás rasgos de atracción medidos (Fig. 14).

Considerando únicamente los sépalos, en las especies xenogámicas, se encontraron tres (50%) correlaciones débiles, dos moderadas y una fuerte (longitud del sépalo dorsal – longitud de los sépalos laterales; $r = 0.7$; Fig. 13). En contraste, en las especies autogámicas se encontraron dos correlaciones débiles, una moderada (ancho del sépalo dorsal - longitud de los sépalos laterales); y las tres correlaciones restantes (50%) fueron de intensidad fuerte (Fig. 14).

Por su parte, considerando exclusivamente a los pétalos, se encontró que tanto en las especies xenogámicas como en las autogámicas, la mayoría de las correlaciones fueron de intensidad moderada (4, 66.6%). En las especies autogámicas hubo dos correlaciones débiles (33.3%) y ninguna de intensidad fuerte; mientras que en las xenogámicas se encontraron dos correlaciones fuertes (longitud de los pétalos – longitud y ancho del labelo) y ninguna de intensidad débil.

A)

	LSD	ASD	LSL	ASL	LP	AP	LL	AL	LI
LSD	1	0.3	0.8	0.3	0.4	0.6	0.6	0.5	-0.1
ASD		1	0.4	0.7	0.3	0.4	0.4	0.3	-0.1
LSL			1	0.8	0.4	0.4	0.6	0.4	-0.1
ASL				1	0.5	0.4	0.5	0.2	-0.2
LP					1	0.3	0.6	0.3	0
AP						1	0.5	0.5	-0.1
LL							1	0.5	-0.1
AL								1	0.2
LI									1

B)

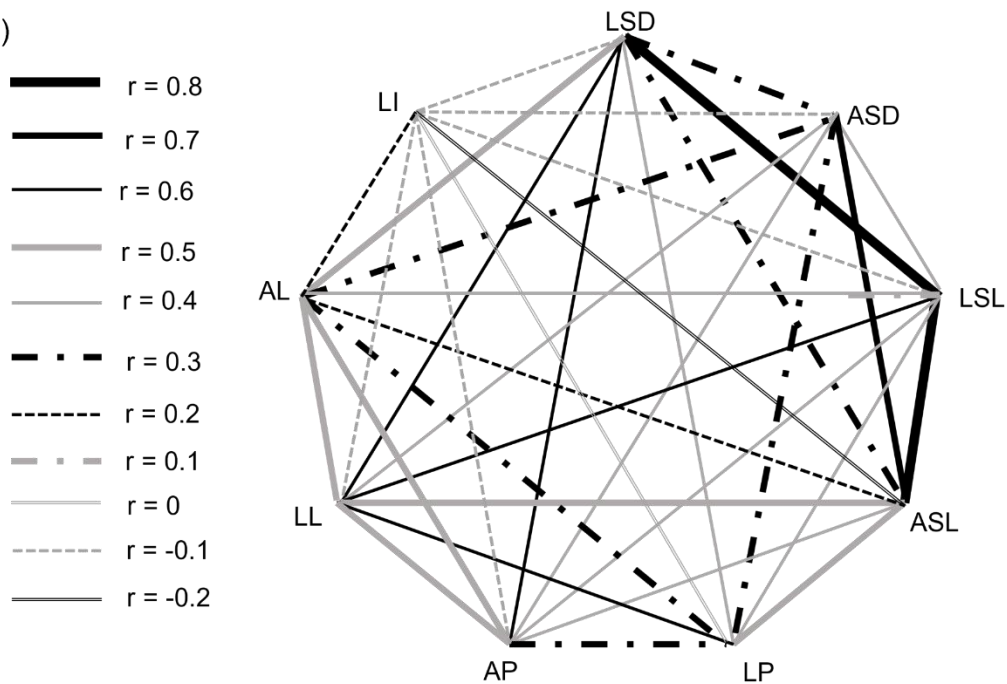


Figura 14. Correlación de rasgos de atracción de 13 especies autógamas de la tribu Epidendreae utilizando ejemplares digitales de herbario. A) Matriz de correlación de rasgos de atracción. B) Diagrama de correlación; cada vértice en el polígono representa un carácter medido y el grosor y tipo de línea representa la intensidad de la correlación. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia.

En las especies AC, los coeficientes de correlación entre pares de rasgos de atracción oscilaron entre -0.1 y 0.7 (Fig. 15). De las 36 correlaciones realizadas, 33 fueron positivas; de estas, 17 (42.2%) fueron de intensidad moderada ($0.4 \leq r \leq 0.6$), 14 (38.9%) fueron débiles ($0.1 \leq r \leq 0.4$) y dos fueron fuertes (5.5%; ancho del sépalo dorsal- ancho de los sépalos laterales ($r= 0.8$) y longitud de los pétalos- longitud del labelo ($r= 0.7$)). Además, dos pares de caracteres (5.5%; ancho del sépalo dorsal – longitud de la inflorescencia y longitud de los sépalos laterales – ancho de los pétalos) no presentaron correlación ($r= 0$) y la longitud de la inflorescencia se correlacionó débil y negativamente con el ancho de los sépalos laterales ($r= -0.1$; Fig. 15).

A)

	LSD	ASD	LSL	ASL	LP	AP	LL	AL	LI
LSD	1	0.5	0.6	0.3	0.2	0.4	0.3	0.4	0.5
ASD		1	0.2	0.8	0.4	0.4	0.4	0.4	0
LSL			1	0.4	0.4	0	0.4	0.6	0.4
ASL				1	0.5	0.1	0.3	0.3	-0.1
LP					1	0.3	0.7	0.3	0.3
AP						1	0.2	0.3	0.3
LL							1	0.4	0.5
AL								1	0.3
LI									1

B)

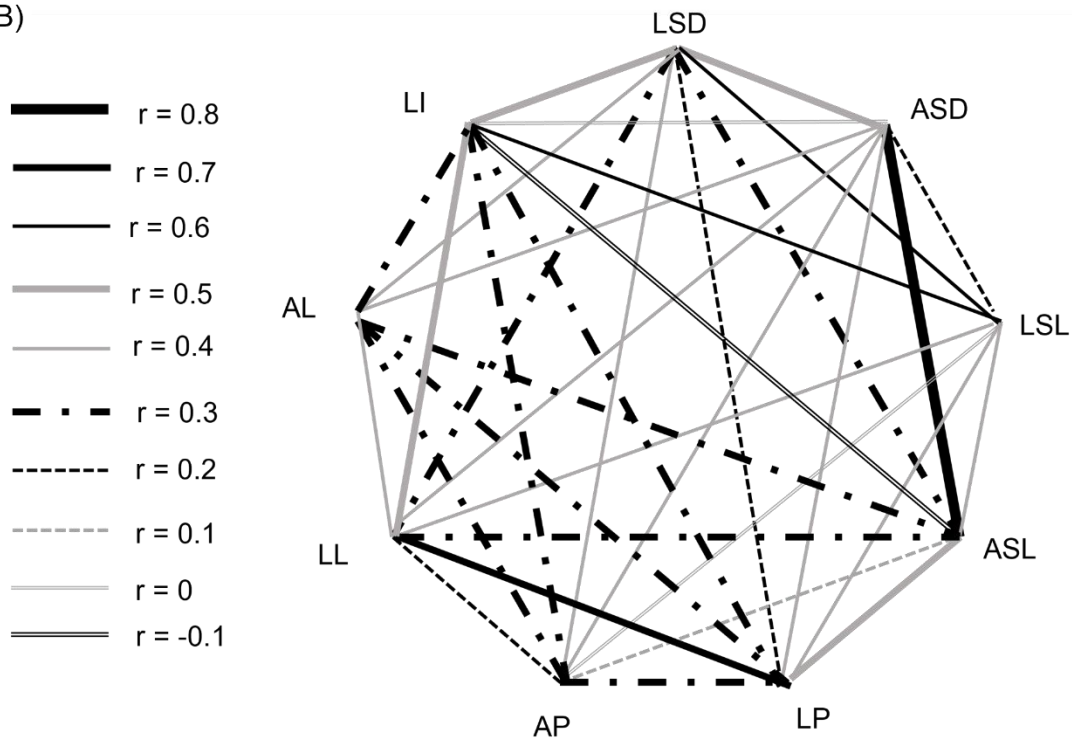


Figura 15. Correlación de rasgos de atracción de cuatro especies autocompatibles de la tribu Epidendreae. A) Matriz de correlación de rasgos de atracción. B) Diagrama de correlación; cada vértice en el polígono representa un carácter medido y el grosor y tipo de línea representa la intensidad de la correlación. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia.

Por su parte, las correlaciones entre rasgos de atracción de las especies AI presentaron valores de entre -0.4 y 0.9 (Fig. 16). De las 36 correlaciones realizadas, 30 fueron positivas, de estas, 15 (41.67%) fueron de intensidad débil, siete (19.4%) fueron de intensidad moderada y ocho (22.2%) de intensidad fuerte. No hubo correlación entre la longitud de los sépalos laterales y el ancho de los pétalos ($r = 0$; Fig. 16). Entre las cinco correlaciones negativas, una fue de intensidad moderada (longitud de los sépalos laterales - longitud de la inflorescencia; $r = -0.4$) y cuatro fueron débiles ($0.1 \leq r \leq 0.4$; Fig. 16).

Considerando únicamente a los sépalos, las especies AI presentaron tres (50%) correlaciones de intensidad débil y tres (50%) correlaciones de intensidad fuerte. En cambio, en las especies AC, dos (33.33%) correlaciones fueron de intensidad débil, una fuerte (16.67%; ancho del sépalo dorsal – ancho de los sépalos laterales) y las tres (50%) restantes fueron de intensidad moderada. En el caso de los pétalos, las especies AC presentaron cuatro correlaciones débiles ($0.1 \leq r \leq 0.4$), una moderada y una correlación fuerte entre la longitud de los pétalos y la longitud del labelo (Fig. 15). En las especies AI solo presentaron tres correlaciones débiles ($0.1 \leq r \leq 0.4$), una correlación moderada entre la longitud de los pétalos – longitud del labelo, y dos correlaciones fuertes (longitud del pétalo – ancho del labelo y longitud del labelo – ancho del labelo; Fig. 16).

A)

	LSD	ASD	LSL	ASL	LP	AP	LL	AL	LI
LSD	1	0.2	0.7	0.9	0.8	0.3	0.4	0.4	-0.1
ASD		1	0.3	0.8	0.2	0.7	0.1	0.4	-0.2
LSL			1	0.2	0.7	0	0.2	0.3	-0.4
ASL				1	0.4	0.8	0.2	0.5	-0.2
LP					1	0.3	0.5	0.6	-0.2
AP						1	0.1	0.3	0.2
LL							1	0.7	0.2
AL								1	0.3
LI									1

B)

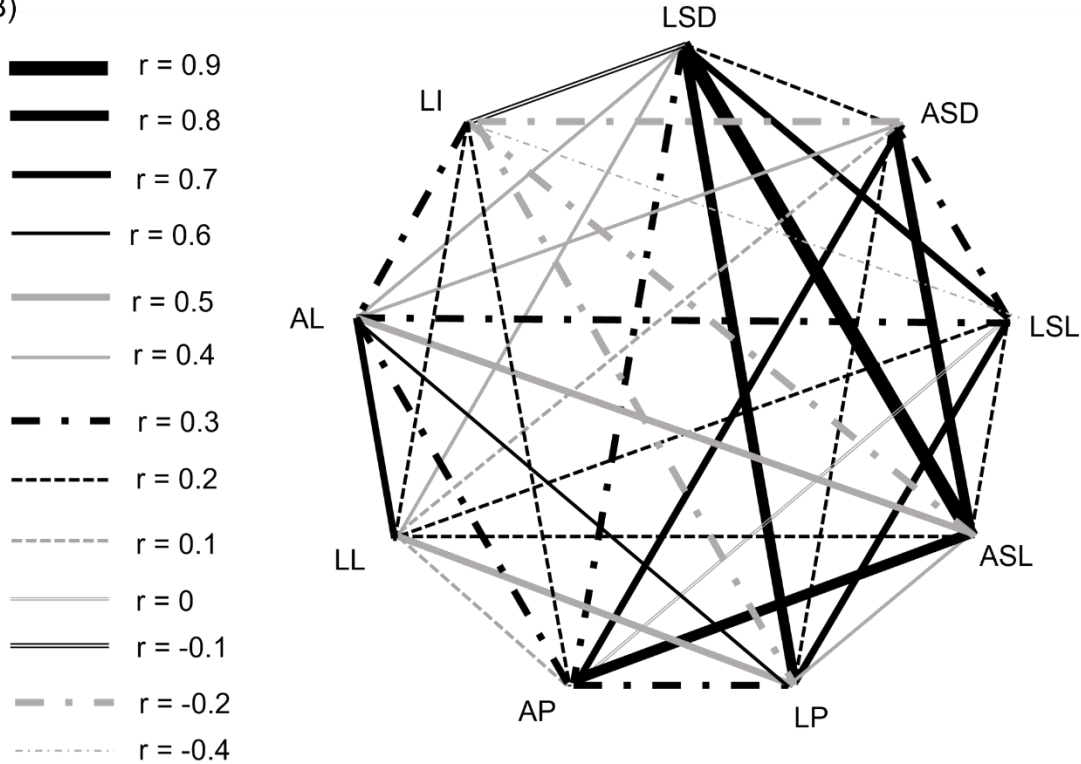


Figura 16. Correlación de rasgos de atracción de tres especies autoincompatibles de la tribu Epidendreae. A) Matriz de correlación de rasgos de atracción. B) Diagrama de correlación; cada vértice en el polígono representa un carácter medido y el grosor y tipo de línea representa la intensidad de la correlación. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia.

7.2.4. Coeficiente de integración floral

La tribu Epidendreae tuvo un coeficiente de integración floral promedio de rasgos de atracción de 42.95%, IC 95%: 38.59 – 47.41%. El CI no difirió significativamente entre verticilos florales (cáliz= 47.52%, IC 95%: 40.02 – 55.17%; corola= 50.45%, IC 95%: 44.02 – 57.25%; $F_{2,87}= 1.832$, $P= 0.166$). El coeficiente de integración floral de rasgos de atracción fue significativamente mayor en especies autogámicas (46.72%, IC 95%: 40.37 – 52.64%) en comparación con las xenogámicas (39.88%, IC 95%: 34.34 – 45.97%; $t_{26}= 0.941$, $P= 0.058$; Fig. 17).

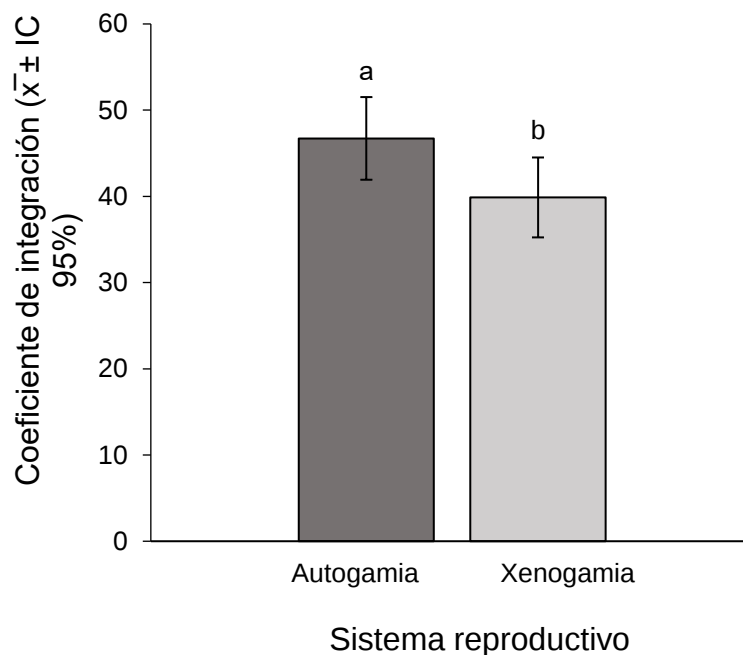


Figura 17. Coeficiente de integración floral ($\bar{X} \pm IC$ 95%) de rasgos de atracción en especies de la tribu Epidendreae con sistema reproductivo contrastante. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas.

El coeficiente de integración floral promedio de rasgos de atracción no difirió significativamente entre especies con sistema de compatibilidad contrastante ($t_6= 0.653$, $P= 0.347$; Fig. 18). Las especies AC tuvieron un coeficiente de integración

floral promedio de 34.07%, IC 95%: 22.62 – 57.04%; mientras que en las especies Al dicho coeficiente fue de 36.97%, IC 95%: 29.43 – 51.57%.

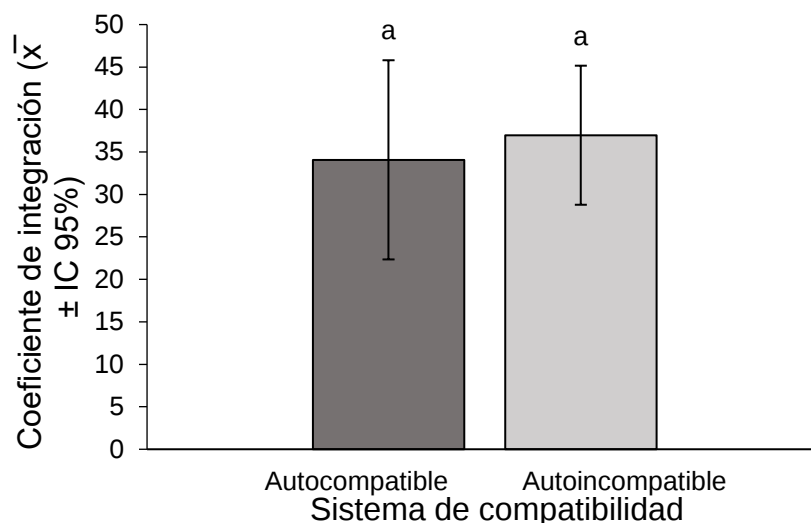


Figura 18. Coeficiente de integración floral ($\bar{X} \pm IC\ 95\%$) de rasgos de atracción en especies de la tribu Epidendreae con sistemas de compatibilidad contrastantes. Las letras iguales sobre las barras indican que no existen diferencias significativas.

7.3. Variación fenotípica e integración floral de rasgos de atracción en el género *Encyclia*

7.3.1. Caracterización morfológica

De las nueve especies analizadas del género *Encyclia*, así como en las especies xenogámicas de dicho género, *E. adenocaula* presentó el valor más alto en ocho de los nueve rasgos evaluados: sépalo dorsal más largo (66.10 ± 7.14 mm) y más ancho (7.13 ± 0.87 mm), sépalos laterales más largos (58.46 ± 5.98 mm) y más anchos (6.40 ± 0.76 mm), pétalos más largos (longitud: 63.08 ± 6.99 mm) y más anchos (7.95 ± 0.73 mm) y el labelo más largo (31.61 ± 4.92 mm) y más ancho (25.7 ± 1.60 mm; Anexo 5). En cuanto a la longitud de la inflorescencia, *E. acutifolia* presentó el valor más alto (658.26 ± 210.85 mm). En contraste, considerando las nueve especies en conjunto, *E. adenocarpa* presentó el valor más bajo en cinco de los nueve rasgos evaluados: sépalo dorsal más angosto (2.70 ± 0.10 mm), sépalos

laterales más cortos (11.70 ± 0.43 mm) y más angostos (2.66 ± 0.31 mm) y los pétalos más cortos (11.05 ± 0.44 mm) y más angostos (2.48 ± 0.32 mm). *Encyclia chloroleuca* presentó el sépalo dorsal (11.76 ± 0.54 mm) y la inflorescencia (210.21 ± 41.72 mm) más cortos. *Encyclia tampensis* y *E. gravis* presentaron el labelo más corto (9.36 ± 0.88 mm) y más angosto (4.58 ± 0.24 mm), respectivamente (Anexo 5).

En el conjunto de especies xenogámicas *Encyclia adenocarpa* presentó los valores más altos en ocho de los nueve rasgos evaluados: sépalo dorsal más largo (12.266 ± 0.21 mm) y más ancho (2.70 ± 0.1 mm), los sépalos laterales más largos (11.70 ± 0.43 mm) y más anchos (2.66 ± 0.31 mm), los pétalos más largos (11.05 ± 0.44 mm) y más anchos (2.48 ± 0.31 mm) y el labelo más largo (9.95 ± 0.56 mm) y más ancho (6.69 ± 1.34 mm). Mientras que *E. bractescens* presentó la inflorescencia más corta (320 ± 31.98 mm).

En el caso de las especies autogámicas, *E. tampensis* presentó los valores más altos en ocho de los nueve rasgos evaluados: sépalo dorsal más largo (36.17 ± 5.87 mm) y más ancho (34.58 ± 4.87 mm), sépalos laterales más largos (37.61 ± 6.85 mm) y más anchos (42.75 ± 5.87 mm), y los pétalos más largos (36.86 ± 7.26 mm) y más anchos (39.01 ± 4.40 mm), así como el labelo (20.92 ± 2.80 mm) y la inflorescencia (58.58 ± 7.51 mm) más largos; el labelo más ancho se presentó en *E. chloroleuca* (21.89 ± 2.41 mm). En contraste, *E. chloroleuca* presentó el valor más bajo en cinco de los nueve rasgos evaluados: sépalo dorsal más corto (10.25 ± 5.87 mm) y más angosto (13.47 ± 4.87 mm), sépalos laterales más angostos (15.86 ± 5.87 mm), así como los pétalos (4.40 ± 7.26 mm) y el labelo (8.74 ± 2.80 mm) más cortos. Por su parte, *E. altissima* presentó los sépalos laterales más cortos (10.69 ± 6.85 mm) y los pétalos más angostos (19.78 ± 4.40 mm). Finalmente, *E. gravis* presentó el labelo más angosto (11.79 ± 2.41 mm) y la inflorescencia más corta (23.17 ± 7.51 mm; Anexo 5).

7.3.2. Coeficiente de variación fenotípica

El coeficiente de variación promedio de los rasgos de atracción de las nueve especies del género *Encyclia* fue de $22.87 \pm 1.45\%$. El CV promedio de las cinco

especies xenogámicas fue de $22.55 \pm 2.01\%$, mientras que el de las autogámicas fue de $23.27 \pm 2.09\%$ (Fig. 19). Se encontró un efecto significativo del rasgo floral ($F_{8, 63} = 4.75$, $P < 0.0001$), pero no del sistema reproductivo ($F_{1, 63} = 0.009$, $P = 0.924$), ni de la interacción entre ambos factores ($F_{8, 63} = 0.573$, $P = 0.796$) sobre el CV. En las especies xenogámicas, el CV de la longitud de la inflorescencia ($41.06 \pm 3.38\%$) fue significativamente mayor al de la longitud del sépalo lateral ($24.44 \pm 2.78\%$), del pétalo (22.63 ± 2.56) y del labelo ($22.88 \pm 1.86\%$), así como al ancho del pétalo ($22.63 \pm 2.56\%$). No se encontraron diferencias significativas en el CV entre el resto de los rasgos florales evaluados (Fig. 19).

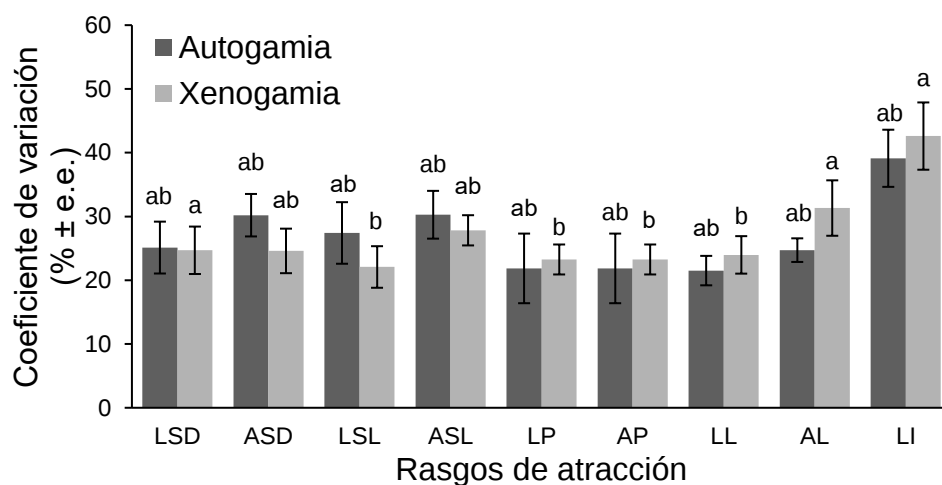


Figura 19. Coeficiente de variación promedio de los nueve rasgos de atracción determinado a partir de ejemplares digitalizados de nueve especies del género *Encyclia* con sistema reproductivo contrastante. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas.

7.3.3. Correlaciones entre rasgos de atracción

Los coeficientes de correlación entre pares de rasgos de atracción oscilaron entre -0.2 y 0.8 (Fig. 20). De las 36 correlaciones realizadas, 29 fueron positivas (80.55%); de estas, nueve (25%) fueron de intensidad moderada ($0.4 \leq r \leq 0.6$), 12 (33.33%) de intensidad débil ($0.1 \leq r \leq 0.39$) y ocho (22.2%) de intensidad fuerte ($0.6 < r < 1$).

Además, cuatro correlaciones fueron nulas ($r = 0$) y, la longitud de la inflorescencia se correlacionó débil y negativamente con el ancho del sépalo dorsal ($r = -0.2$), con los sépalos laterales ($r = -0.1$) y con los pétalos ($r = -0.2$). En lo que respecta a los sépalos, se presentaron tres correlaciones de intensidad débil, dos de intensidad moderada y la correlación entre la longitud del sépalo dorsal y los sépalos laterales fue de intensidad fuerte ($r = 0.8$). Al considerar sólo a los rasgos de los pétalos, se encontraron dos correlaciones de intensidad débil, moderada y fuerte.

A)

	LSD	ASD	LSL	ASL	LP	AP	LL	AL	LI
LSD	1	0.1	0.8	0.5	0.8	0.6	0.7	0.4	0.1
ASD		1	0.3	0.3	0.1	0.3	0.1	0.1	-0.2
LSL			1	0.5	0.8	0.7	0.6	0.3	0
ASL				1	0.5	0.7	0.5	0.4	-0.1
LP					1	0.7	0.8	0.3	0
AP						1	0.6	0.2	-0.2
LL							1	0.4	0
AL								1	0
LI									1

B)

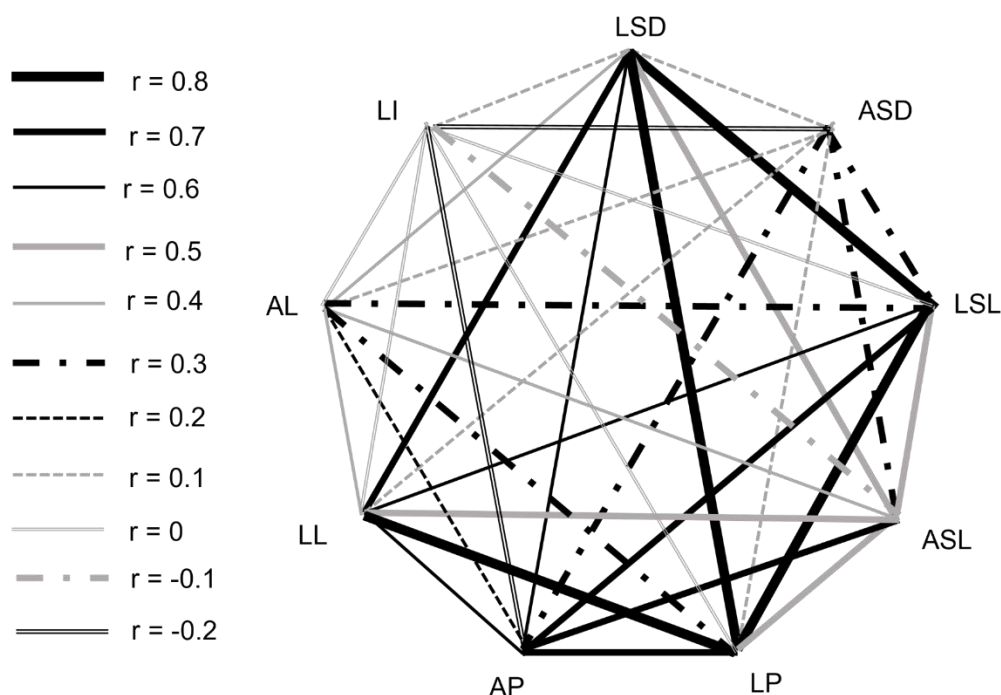


Figura 20. Correlaciones entre pares de rasgos de nueve especies del género *Encyclia*. A) Matriz de correlación de rasgos de atracción. B) Diagrama de

correlación; cada vértice en el polígono representa un carácter medido y el grosor y tipo de línea representa la intensidad de la correlación. LSD= longitud del sépalos dorsal, ASD= ancho del sépalos dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia.

Las correlaciones entre los rasgos de atracción de las cinco especies del género *Encyclia* con sistema reproductivo xenogámico tuvieron valores de entre -0.3 y 0.9 (Fig. 21). De las 36 correlaciones realizadas, 26 (72.22%) fueron positivas; de estas, diez (27.8%) fueron de intensidad moderada ($0.4 < r < 0.6$), siete (19.44%) de intensidad débil ($0.1 < r < 0.3$) y nueve (22.2%) de intensidad fuerte ($0.6 < r < 1$). No hubo correlación entre el ancho del sépalos dorsal y ancho de los pétalos y del labelo ($r = 0$). La longitud de la inflorescencia se correlacionó negativa y débilmente con todos los demás rasgos de atracción evaluados.

En el caso de las cuatro especies autogámicas, las correlaciones tuvieron valores de entre -0.4 y 0.9 (Fig. 22). De las 36 correlaciones realizadas, 33 (91.66%) fueron positivas; de estas, 14 (38.9%) fueron de intensidad moderada, 11 (30.6%) de intensidad débil y ocho (22.2%) de intensidad fuerte. La longitud de la inflorescencia no presentó una correlación con el ancho de los sépalos laterales ($r = 0$), pero si presentó una correlación moderada negativa con el ancho del sépalos dorsal ($r = -0.4$) y una correlación débil negativa ($r = -0.2$) con el ancho de los pétalos.

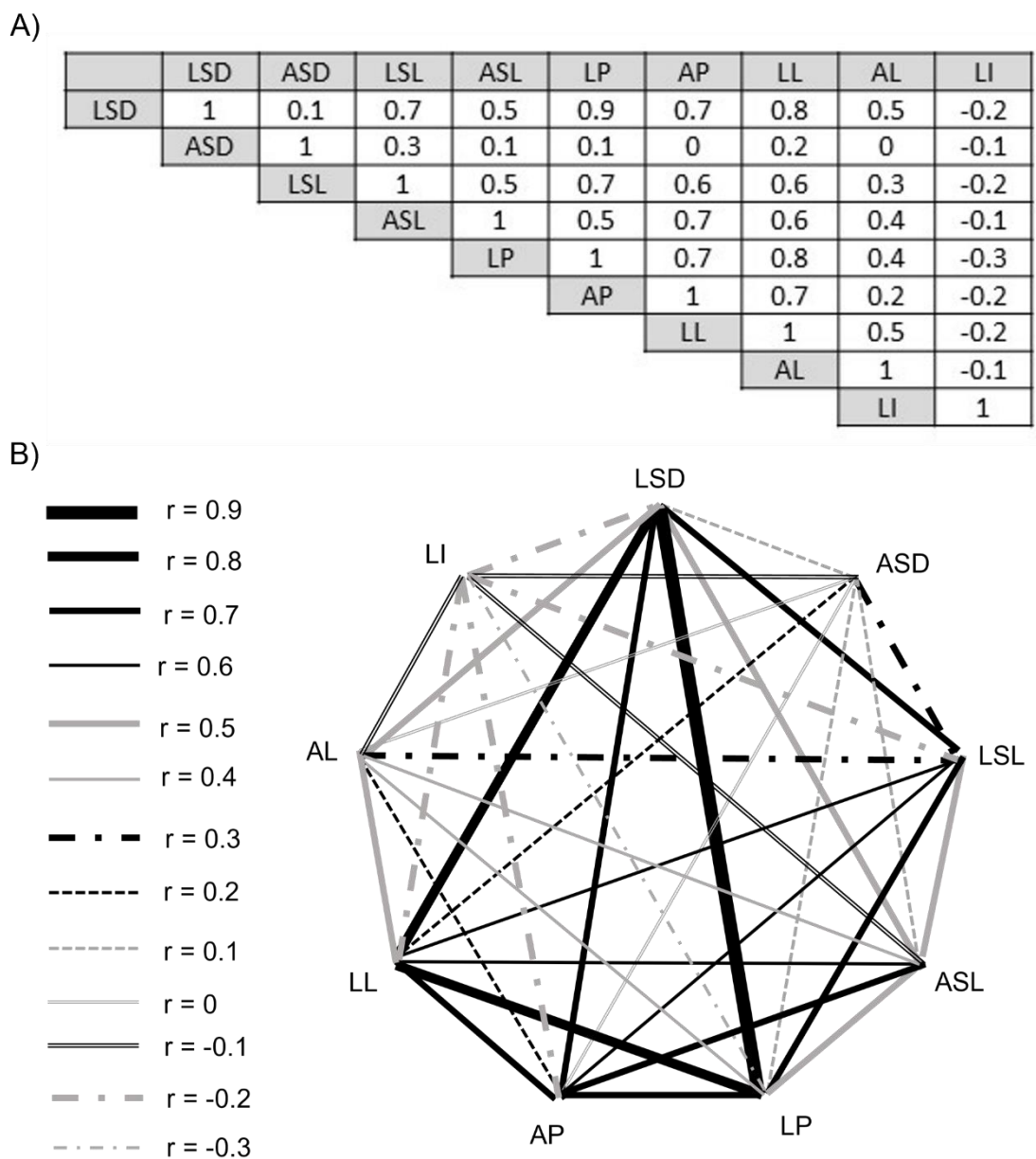


Figura 21. Correlaciones entre pares de rasgos de cinco especies del género *Encyclia* xenogámicas. A) Matriz de correlación de rasgos de atracción. B) Diagrama de correlación; cada vértice en el polígono representa un carácter medido y el grosor y tipo de línea representa la intensidad de la correlación. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia.

Considerando únicamente los rasgos de los sépalos, en las especies xenogámicas, se encontraron tres correlaciones fuertes (50%), dos (33.3%) moderadas y una débil (ancho de los pétalos – ancho del labelo; $r = 0.2$; Fig. 21). Por su parte, en las especies autogámicas se encontraron cuatro correlaciones moderadas (66.7%), una correlación fuerte (longitud del sépalo dorsal - longitud de los sépalos laterales; $r = 0.9$) y una débil (longitud – ancho del sépalo dorsal; $r = 0.2$; Fig. 22).

Por otro lado, considerando exclusivamente los rasgos de los pétalos, en las especies xenogámicas, tres correlaciones fueron fuertes (50%), dos fueron moderadas (33.3%) y sólo una fue débil ($r = 0.2$; Fig. 21). En las especies autogámicas, tres correlaciones fueron débiles (50%), dos moderadas (33.3%; $r = 0.6$) y una fuerte (longitud de los pétalos - longitud del labelo; $r = 0.7$; Fig. 22).

A)

	LSD	ASD	LSL	ASL	LP	AP	LL	AL	LI
LSD	1	0.2	0.9	0.4	0.7	0.5	0.6	0.4	0.4
ASD		1	0.4	0.5	0.2	0.7	0.1	0.3	-0.4
LSL			1	0.6	0.9	0.7	0.7	0.3	0.4
ASL				1	0.6	0.8	0.4	0.4	0
LP					1	0.6	0.7	0.3	0.2
AP						1	0.6	0.3	-0.2
LL							1	0.3	0.3
AL								1	0.1
LI									1

B)

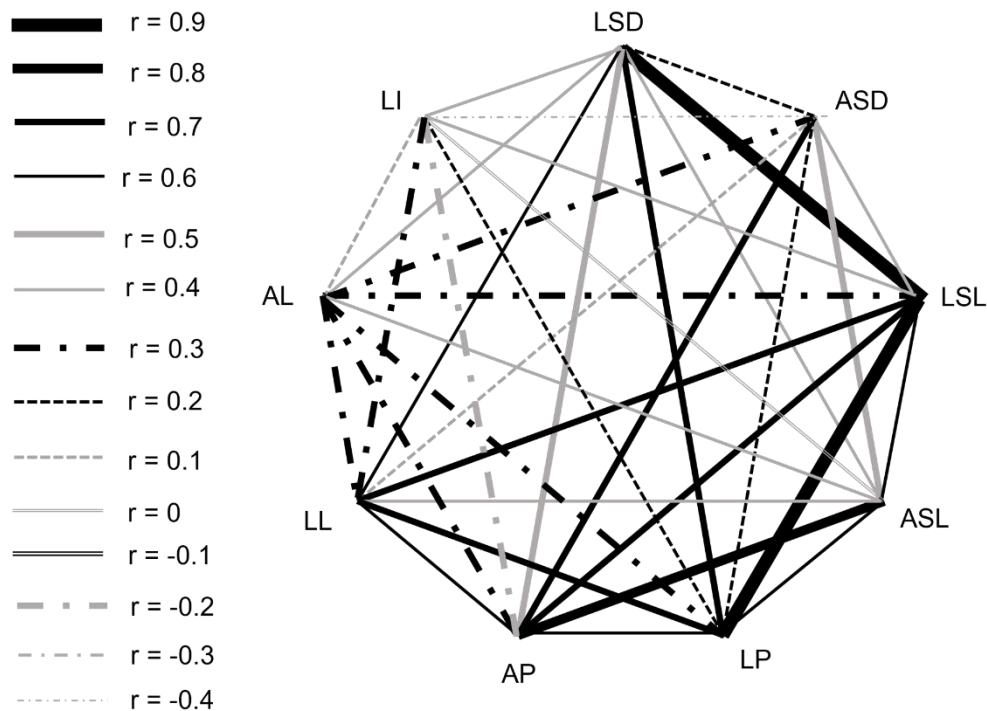


Figura 22. Correlaciones entre pares de rasgos de cuatro especies del género *Encyclia* autógamas. A) Matriz de correlación de rasgos de atracción. B) Diagrama de correlación; cada vértice en el polígono representa un carácter medido y el grosor y tipo de línea representa la intensidad de la correlación. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia.

7.3.4. Coeficiente de integración floral

Las especies del género *Encyclia* evaluadas tuvieron un coeficiente de integración floral promedio de rasgos de atracción de 41.53%, IC 95%: 37.42 – 45.58%. El coeficiente de integración floral no difirió significativamente entre verticilos florales (cáliz= 46.96%, IC 95%: 34.71 – 59.45%; corola= 48.14, IC 95%: 34.12 – 64.18%; $F_{2, 27} = 0.326$, $P = 0.724$) El coeficiente de integración floral de rasgos de atracción no difirió significativamente entre especies con sistema reproductivo contrastante (autogámicas: 41.43%, IC 95%: 41; xenogámicas: 41.76%, IC 95%=41.6; $t_8 = 0.52$, $P = 0.48$; Fig. 23).

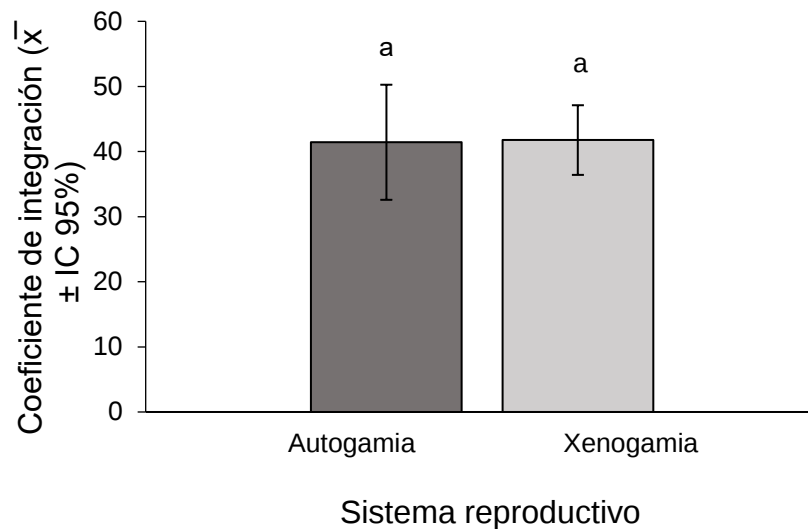


Figura 23. Coeficiente de integración floral ($\bar{X} \pm \text{IC } 95\%$) de rasgos de atracción en especies del género *Encyclia* con sistema reproductivo contrastante. Las letras iguales arriba de las barras indican que no existen diferencias significativas.

8. Discusión

8.1. Variación fenotípica

Los coeficientes de variación de los rasgos florales de atracción encontrados en los tres niveles taxonómicos evaluados (familia = $21.42 \pm 0.61\%$; tribu = $22.39 \pm 0.84\%$ y género = $22.87 \pm 1.45\%$), así como considerando especies con sistemas reproductivos (familia: autogámicas = $22.84 \pm 0.89\%$ y xenogámicas = $20.00 \pm 0.83\%$; tribu: autogámicas = $26.34 \pm 1.41\%$ y xenogámicas = $19.59 \pm 0.97\%$; y género: autogámicas = $23.27 \pm 2.09\%$ y xenogámicas = $22.55 \pm 2.01\%$) y de compatibilidad (tribu: AC = $19.08 \pm 2.80\%$ y AI = $26.79 \pm 2.24\%$) contrastantes, son similares a los reportados en otros trabajos con diferentes especies de angiospermas (13.33 - 39.24%; Ackerman y Galarza-Pérez, 1991; Berdecía y Tremblay, 2003; Ishii y Harder, 2012; Baranzelli *et al.*, 2014).

Particularmente en la familia Orchidaceae, el nivel de variación fenotípica registrado para cada especie en el presente estudio (6.76% – 38.19%) coincide con lo documentado para las únicas tres especies de orquídeas (*Lepanthes rupestris*, *Orchis mascula*, y *O. pauciflora*) en que existían estimaciones previas de variación fenotípica (9.9 – 42%; Berdecía y Tremblay, 2003; Scopece *et al.*, 2017). De manera general, tanto los valores de estudios previos y los del presente trabajo son bajos, lo que es esperado considerando que la variación fenotípica dentro de un mismo taxón (en este caso, la familia Orchidaceae, la tribu Epidendreae o el género *Encyclia*) está limitada por restricciones filogenéticas (Neal *et al.*, 1998; Citerne *et al.*, 2010).

En el grupo de plantas con flores se reconocen dos tipos de simetría floral, la bilateral (zigomorfa) y la radial (actinomorfa; Coen *et al.*, 1995; Endress, 2001). Se ha demostrado que las especies con flores zigomorfas tienden a presentar un sistema de polinización especialista, puesto que un grupo funcional o una sola especie de polinizador presenta el ajuste morfológico adecuado para la remoción y deposición de polen en las flores (Wolfe y Krstolic, 1999; Endress, 2001; Citerne *et al.*, 2010). La simetría floral y la variación fenotípica se encuentran relacionadas; las flores actinomorfas al presentar una relación generalista con los polinizadores y tener varios planos de simetría presentan una variación fenotípica ligeramente

mayor (8.3% - 14.87%) que las especies zigomorfas que solo tienen un plano de simetría y un sistema de polinización especializado (4.19% - 12.60%; Wolfe y Krstolic, 1999; Elle y Hare, 2002; Ishii y Harder, 2012; Baranzelli *et al.*, 2014; Zhou *et al.*, 2021). Las flores de la familia Orchidaceae se caracterizan por presentar simetría zigomorfa y de manera general se considera que tienen un sistema de polinización especializado (Hágsater *et al.*, 2005; Tremblay *et al.*, 2005; Roberts y Dixon, 2008). En el presente estudio, la variación fenotípica registrada osciló entre 6.76% (para *Cattleya labiata*) y 38.19% (para *Brassavola tuberculata*) coincidiendo con el nivel de variación fenotípica registrado para especies zigomorfas (4.19 – 12.60%; Wolfe y Krstolic, 1999; Berdecía y Tremblay, 2003; Ishii y Harder, 2012; Scopece *et al.*, 2017).

Por otro lado, al comparar la variación fenotípica de los nueve rasgos de atracción evaluados en los tres niveles taxonómicos; la longitud de la inflorescencia fue el único rasgo que difirió de los demás, presentando un CV de 34.20%. Esto podría deberse a que los ejemplares herborizados empleados en el presente estudio probablemente sean de distinta edad, o hayan experimentado diferentes condiciones de disponibilidad de recursos, ocasionando diferencias en el tamaño de la inflorescencia (Evans, 1959; Hainsworth *et al.*, 1984; Hutchings, 2010). Aunado a ello un factor que pudo influir en que la longitud de la inflorescencia tuviera mayor CV que el resto de los caracteres, es el estado de preservación de las inflorescencias en los ejemplares digitalizados empleados, ya que algunos ejemplares carecían de la inflorescencia y sólo presentaban las flores herborizadas o bien sólo tenían una parte de la inflorescencia. Finalmente, es posible que el tamaño de la inflorescencia sea inherente a la especie; por lo tanto, aunque el ejemplar herborizado sea adulto, el crecimiento de la inflorescencia estará restringido a la filogenia (Lacey, 1986; Burd *et al.*, 2006).

En el caso de especies con sistema reproductivo contrastante, se esperaba encontrar que las especies autogámicas presentaran menor variación fenotípica, debido a que la fecundación se produce entre gametos provenientes del mismo individuo, que contienen información genética similar (Carr y Fenster, 1994; Takebayashi y Morrell, 2001). Por el contrario, se esperaba que, en las especies

xenogámicas, la variación fenotípica fuera mayor ya que la fecundación involucra la fusión de gametos producidos por distintos individuos, por lo que el material genético contenido en ellos es diferente (Ornduff, 1971; Fenster y Galloway, 2000). Sin embargo, el CV encontrado a nivel de familia y tribu fue significativamente mayor en especies autogámicas con respecto a las xenogámicas, mientras que, a nivel de género no se encontraron diferencias significativas entre sistemas reproductivos. Esto podría explicarse por la existencia de mecanismos de aseguramiento reproductivo en las especies xenogámicas, de tal manera que puedan reproducirse por autogamia ante la ausencia o a una baja disponibilidad de sus polinizadores (Vogler y Stephenson, 2001; Hrycan y Davis, 2005; Carrió *et al.*, 2008; Brys *et al.*, 2013; Xoing *et al.*, 2013; Goodwillie y Weber, 2018). Diversas especies de plantas presentan distintos mecanismos para asegurar la reproducción ante la ausencia de polinizadores efectivos, por ejemplo, la autofecundación tardía ("*delayed selfing*" en inglés; Vogler y Stephenson, 2001; Hrycan y Davis, 2005; Carrió *et al.*, 2008; Brys *et al.*, 2013; Xoing *et al.*, 2013; Goodwillie y Weber, 2018). Dicho mecanismo consiste en que las especies xenogámicas recurren a la autogamia cambiando su morfología, fisiología o desarrollo para lograr un aseguramiento reproductivo (Vogler y Stephenson, 2001; Hrycan y Davis, 2005; Carrió *et al.*, 2008; Brys *et al.*, 2013; Xoing *et al.*, 2013; Goodwillie y Weber, 2018). En orquídeas, se ha reportado la producción de secreciones en el estigma; cambios en la posición del perianto, de la antera o de la columna; así como el derretimiento del rostelo o de la antera (Catling, 1990; Liu *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2012; Gamish *et al.*, 2014) como mecanismos que promueven la autopolinización y aseguran la reproducción.

Por otro lado, se ha reportado que la variación espacial y temporal puede influir en el sistema reproductivo de las angiospermas, debido a que las poblaciones se enfrentan a condiciones ecológicas diferentes (Meier y Holderegger, 1998; Barret, 1998; Elle y Hare, 2002; Caruso *et al.*, 2003; Burnet, 2009). Por ejemplo, la disponibilidad de polinizadores puede ser limitada en un sitio, mientras que en otro puede ser muy abundante. Las diferentes presiones de selección experimentadas en distintas poblaciones de una misma especie ocasionan cambios en los rasgos morfológicos de las flores y por ende favorecen una mayor variación fenotípica

(Arroyo y Squeo, 1990; Ramsey *et al.*, 1993; Müller *et al.*, 2000; Ægisdóttir y Thórhallsdóttir, 2006). Los ejemplares de herbario digitalizados utilizados en el presente estudio provienen de 50 sitios distintos en el continente americano y fueron colectados en distintos años entre 1842 y 2017. Por lo tanto, las diferentes condiciones ecológicas experimentadas por los individuos de una especie dada colectados en fechas y sitios distintos podrían promover cambios en su sistema reproductivo, lo que explicaría el patrón de variación fenotípica encontrado en especies con sistema reproductivo contrastante en el presente trabajo.

Por su parte, al comparar las especies de la tribu Epidendreae con sistema de compatibilidad contrastante, se encontró que las autocompatibles presentaron significativamente menor variación fenotípica ($CV = 19.08 \pm 2.80\%$) con respecto a las autoincompatibles ($26.79 \pm 2.24\%$). Un mayor CV en especies autoincompatibles se atribuye a que requieren de fertilización cruzada para su reproducción, por lo que se esperaría que tuvieran mayor variación morfológica que las autocompatibles cuya fecundación ocurre entre gametos genéticamente similares (Johri *et al.*, 2001; Sen, 2001; Franklin-Tong, 2008; Krahel *et al.*, 2019). Este patrón contrasta con lo reportado en especies de otras familias vegetales, ya que se ha encontrado mayor variación fenotípica en las especies autocompatibles ($CV = 6 - 23\%$) en comparación con las autoincompatibles ($CV = 7 - 16\%$; Meeus *et al.*, 2011; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Delgado-Dávila *et al.*, 2016). Aunque usualmente se considera que las especies autocompatibles son autogámicas, diversas especies con ese sistema de compatibilidad son xenogámicas (Jaimes y Ramírez, 1999; Gan *et al.*, 2013; Pang y Saunders, 2015). Esto podría explicar porque en otros estudios se ha encontrado mayor variación fenotípica en las especies autocompatibles, ya que pueden recurrir tanto a la autogamia como a la xenogamia para tener una reproducción exitosa (Meeus *et al.*, 2011; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Delgado-Dávila *et al.*, 2016).

Por último, cabe resaltar que existe poca información sobre aspectos de la biología reproductiva en orquídeas (Ackerman, 1975; Kallunki, 1981; Sugiura y Yamaguchi, 1997; Borba y Braga, 2003; Gigant *et al.*, 2016), así como sobre su variación fenotípica (Berdecía y Tremblay, 2003; Scopece *et al.*, 2017). Considerando que la familia Orchidaceae es la segunda más diversa entre las

angiospermas (Dressler, 1993; Hágsater *et al.*, 2005; Roberts y Dixon, 2008), es imperativo realizar más estudios sobre la variación morfológica existente dentro de la familia, así como sobre su biología reproductiva.

8.2. Correlaciones entre rasgos de atracción

Tanto a nivel familia como a nivel tribu, las correlaciones moderadas fueron las más frecuentes (25 y 18, de un total de 36, respectivamente); mientras que las de intensidad fuerte fueron muy escasas. Estos resultados indican que los rasgos florales de atracción de las especies de orquídeas en dichos grupos están interactuando entre sí, tal como se esperaba, ya que los rasgos medidos, en conjunto, tienen la función de atraer a los polinizadores (Dressler, 1993; Hágsater *et al.*, 2005). Esto coincide con lo que se ha reportado en otras especies de angiospermas, en las que se ha encontrado que los rasgos de atracción presentan correlaciones de moderadas a fuertes, siendo más frecuentes las primeras (Herrera *et al.*, 2002a; Pérez *et al.*, 2007; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Chinga y Pérez, 2016).

De manera similar, en las correlaciones entre rasgos pertenecientes al mismo verticilo floral (*i.e.*, longitud del sépalo dorsal – longitud del sépalo lateral y longitud del labelo – longitud del pétalo), también predominaron las de intensidad moderada y las de intensidad fuerte fueron poco frecuentes [familia: 2; tribu: 2; género: 8; en especies autogámicas (familia: 8, tribu: 3, género: 8), xenogámicas (familia: 2, tribu: 4, género: 9), autocompatibles (2) y autoincompatibles (8)]. Dichas correlaciones son esperadas, ya que los caracteres florales dentro de cada verticilo comparten las mismas restricciones de desarrollo y coinciden en el tiempo de maduración, por lo que no varían de forma independiente (Armbruster *et al.*, 2004; Ashman y Majetic, 2006; Smith, 2016).

Sin embargo, se esperaba que los rasgos de atracción en todos los niveles taxonómicos evaluados en las orquídeas de estudio presentaran correlaciones fuertes debido a que cumplen la misma función (atraer polinizadores). Por el contrario, la mayoría de las correlaciones significativas tuvieron valores de entre 0.4 y 0.69, es decir que fueron de intensidad moderada. Es posible que la baja frecuencia de correlaciones de intensidad fuerte se deba a la acción de diversos

factores con los que las flores interactúan. Por ejemplo, interacciones antagónicas como la herbivoría, tanto floral como vegetativa y factores abióticos como la temperatura y la humedad, que pueden ejercer presiones selectivas opuestas a aquellas que favorecerían la covariación entre rasgos florales (Berg, 1960; Herrera *et al.*, 2002b; Strauss y Whittall, 2006; Ramos y Schiestl, 2020).

Entre los rasgos evaluados a nivel de familia, tribu y género, así como en el conjunto de especies autocompatibles y autoincompatibles, la mayoría de las correlaciones de la inflorescencia con los ocho rasgos florales restantes fueron de intensidad débil, tanto negativa como positivamente, incluso, con algunos rasgos no hubo correlación. Este resultado sugiere que, de los nueve rasgos evaluados, ocho (longitud y ancho del sépalo dorsal, de los sépalos laterales, de los pétalos y del labelo) cumplen con una misma función; esto es, atraer a los polinizadores, a la vez de proteger a las estructuras reproductivas (Stebbins, 1973; Wyatt, 1982; Dressler, 1993; Espejo-Serna *et al.*, 2002; Hágsater *et al.*, 2005). Por su parte, la longitud de la inflorescencia también tiene una función de atracción para los polinizadores (Ohara y Higashi, 1994; Harder *et al.*, 2004; Kudo y Harder, 2005). Sin embargo, mientras la longitud de la inflorescencia tiene un papel de atracción a nivel de toda la planta, es decir, de todo el individuo, con probables implicaciones a nivel poblacional (Bjørnstand y Hansen, 1994; Ramírez-Parada *et al.*, 2020); los ocho rasgos restantes actúan a nivel de la flor (Garnier *et al.*, 2015; Ramírez-Parada *et al.*, 2020). Además, la inflorescencia juega un papel importante en la distribución de recursos para las flores y frutos en formación (Dressler, 1993; Espejo-Serna *et al.*, 2002; Harder *et al.*, 2004; Hágsater *et al.*, 2005; Jordan y Harder, 2006). Esto explicaría por qué la longitud de la inflorescencia no se encuentra covariando con el resto de los rasgos de atracción medidos. Por último, un factor adicional que pudo influir en ese resultado es el estado de preservación de las inflorescencias en los ejemplares digitalizados empleados. Por ejemplo, en 78 de los 250 ejemplares empleados (31.2%), las inflorescencias estaban incompletas o ausentes; en este último caso, sólo se herborizaron las flores.

En las especies autogámicas se detectaron más correlaciones fuertes (8 de 36 correlaciones) que en las especies xenogámicas (2 de 36 correlaciones) a nivel

de familia. Esto sugiere que los rasgos de atracción están covariando en conjunto para la atracción de polinizadores. Sin embargo, se esperaba que las especies xenogámicas presentaran mayor número de correlaciones fuertes entre los rasgos de atracción debido a la fuerte dependencia hacia sus polinizadores (Herrera *et al.*, 2002a; Pérez *et al.*, 2007; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Chinga y Pérez, 2016), ya que tener rasgos de atracción visibles y que en conjunto tengan un ajuste morfológico a los posibles polinizadores asegura su reproducción (Berg, 1960; Armbruster *et al.*, 1999; Murren, 2002; Pérez *et al.*, 2007; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011). Un mayor número de correlaciones de intensidad fuerte en las especies autogámicas puede explicarse por una alta covariación del conjunto de rasgos florales evaluados, sin estar sujeta a una correspondencia morfológica con los polinizadores. En este sentido, asegurar que los rasgos florales se ajusten entre sí, permitirá una autopolinización exitosa (Herrera *et al.*, 2002a; Pérez *et al.*, 2007; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Chinga y Pérez, 2016; Fornoni *et al.*, 2016).

Como se esperaba, las correlaciones débiles y nulas entre rasgos de atracción de verticilos diferentes en todos los grupos taxonómicos evaluados, fueron las más frecuentes. Este tipo de correlaciones coincide con la hipótesis de desarrollo, la cual plantea que los rasgos de diferentes verticilos florales no se encuentran fuertemente correlacionados debido a que tienen procesos de desarrollo diferentes y cumplen funciones distintas en las flores; el cáliz presenta una función de protección y la corola de atracción a los polinizadores (Berg, 1960; Armbruster *et al.*, 2004; Fornoni *et al.*, 2009; Armbruster y Wege, 2019). Sin embargo, se presentaron correlaciones entre rasgos de distintos verticilos de intensidad fuerte para el subconjunto de especies xenogámicas y autogámicas a nivel familia (25 especies, en cada caso), de autoincompatibles a nivel tribu (5 especies), y tanto en autogámicas (4 especies) como xenogámicas (5 especies) a nivel de género. Este resultado podría deberse a que, dentro de las orquídeas, las flores han sufrido diversas modificaciones morfológicas y, consecuentemente, también funcionales (Dressler, 1993; Hágsater *et al.*, 2005; Roberts y Dixon, 2008). Por ejemplo, a diferencia de la mayoría de las angiospermas, en las orquídeas, el cáliz presenta colores vistosos que contrastan con el labelo, por lo que su función podría estar

ligada a la atracción de los polinizadores y no sólo a la protección (Dressler, 1993; Hágsater *et al.*, 2005; Tremblay *et al.*, 2005). Además, la presencia de correlaciones fuertes entre rasgos de verticilos diferentes puede deberse a la presencia de pleiotropías, es decir, que un mismo locus regula la expresión de los rasgos de diferentes verticilos florales (Armbruster *et al.*, 2004; Smith, 2016). Por lo tanto, dichos rasgos no pueden variar independientemente a pesar de pertenecer a verticilos distintos (Armbruster *et al.*, 2004; Smith, 2016).

8.3. Coeficiente de integración floral

El coeficiente de integración floral de los rasgos de atracción de los tres niveles taxonómicos evaluados fue de entre 34.07% y 46.72%. Estudios similares con especies de otras familias de angiospermas han evaluado el nivel de integración floral a nivel de género y especie, encontrando coeficientes de integración de 12 - 46% (Pérez *et al.*, 2007; Ordano *et al.*, 2008; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; González *et al.*, 2015; Parraguirre, 2018; Itagaki *et al.*, 2020), mientras que en especies de la familia Orchidaceae se ha encontrado un coeficiente de integración floral de entre 10.46% y 61.89% (Ordano *et al.*, 2008). El coeficiente de integración floral reportado en estos trabajos coincide con los valores estimados en el presente estudio.

Las flores son órganos reproductivos que funcionan como una unidad integrada (Berg, 1960; Herrera *et al.*, 2002a; Armbruster *et al.*, 2004; Ordano *et al.*, 2008; Armbruster *et al.*, 2014), por lo que se esperaría que tuvieran un coeficiente de integración floral relativamente alto. Sin embargo, en el presente estudio se encontraron niveles relativamente bajos de integración floral (menor al 50%). Esto podría deberse a que existen diferentes presiones selectivas actuando al mismo tiempo, no solo las relacionadas con la reproducción y la atracción de los polinizadores; entre ellas están la competencia intra e interespecífica por polinizadores y luz, así como la herbivoría y factores abióticos, que podrían influir en el grado de integración floral que presentan las especies (Galen, 1999; Caruso *et al.*, 2003; Gómez, 2003; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Lucas-Barbosa, 2016). Además, Ordano *et al.* (2008) sugieren que los bajos niveles de integración floral,

se deben a que dentro de las flores se cumplen al menos dos funciones distintas, la de atracción y la reproductiva.

En este sentido, se ha reconocido que dentro de las flores existe integración intrafloral, es decir, que distintos rasgos florales se encuentran integrados de acuerdo con la función primordial que cumplen dentro de la flor (Ordano *et al.*, 2008; Fornoni *et al.*, 2016). De esta manera, los rasgos florales con funciones de atracción de los polinizadores (cáliz y corola), así como aquellos con funciones reproductivas (androceo y gineceo) se encuentran más integrados entre sí que entre aquellos que cumplen funciones distintas (Ordano *et al.*, 2008; Fornoni *et al.*, 2016). En estudios donde se ha estimado el coeficiente de integración floral de rasgos de atracción se han encontrado valores de entre 12% y 75% (Pérez *et al.*, 2007; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; González *et al.*, 2015; Chinga y Pérez, 2016; Parraguirre, 2018; Itagaki *et al.*, 2020); coincidiendo con el coeficiente de integración floral de los rasgos de atracción evaluados en el presente estudio.

De manera general, las orquídeas tienen flores con simetría zigomorfa y tienen un sistema de polinización altamente especializado (Dressler, 1993; Hágsater *et al.*, 2005; Roberts y Dixon, 2008). La simetría floral ha sido una característica importante en la diversificación de las angiospermas, en particular la simetría zigomorfa ha permitido establecer una interacción especialista entre las plantas y su polinizador, favoreciendo una polinización exitosa; sin embargo, el estudio de la integración floral en flores zigomorfas o con sistemas de polinización especializados ha sido poco abordado (Ordano *et al.*, 2008; Méndez, 2011). Solo se ha estimado en los géneros *Salvia* (Lamiaceae) y *Dactylorhiza* (Orchidaceae) los cuales presentan un grado de integración floral de entre 10.6% y 20.93% (Ordano *et al.*, 2008; Méndez, 2011). El coeficiente de integración floral de las orquídeas analizadas en el presente estudio es mayor (34.07% - 46.72%) a lo reportado para dichas especies. Este resultado podría deberse a que en el presente estudio sólo se analizaron rasgos de atracción, mientras que en *Dactylorhiza* y *Salvia* se utilizaron tanto rasgos de atracción como reproductivos (Ordano *et al.*, 2008; Méndez, 2011). Estas diferencias reflejan la existencia de un mayor grado de

integración entre subgrupos de rasgos florales con la misma función (Ordano *et al.*, 2008).

El coeficiente de integración floral no fue significativamente distinto entre especies con sistema reproductivo contrastante tanto a nivel familia como de género; ni tampoco entre especies con sistema de autocompatibilidad contrastante a nivel de Tribu. Sin embargo, a nivel de tribu se encontró que el coeficiente de integración floral fue significativamente mayor en especies autogámicas (46.72%) que en las xenogámicas (39.88%). Dicho resultado coincide con lo reportado por Fornoni *et al.* (2016), quienes encontraron que las especies de angiospermas autóгамas presentaron mayor integración floral que las xenógamas. Esto se debe a que especies con sistemas reproductivos contrastantes tienen distinta dependencia de los polinizadores para su reproducción (Berg, 1960; Armbruster *et al.*, 1999; Murren, 2002; Fenster *et al.*, 2004; Pérez *et al.*, 2007; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011). Por un lado, las especies autogámicas presentan nula o baja dependencia de los polinizadores, por lo que las estructuras que conforman sus flores tienden a variar de forma independiente (Berg, 1960; Armbruster *et al.*, 1999; Murren, 2002; Fenster *et al.*, 2004; Pérez *et al.*, 2007; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011). En contraste, las especies xenogámicas tienen una alta dependencia de los polinizadores para su reproducción, por lo que sus rasgos morfológicos no pueden covariar libremente, sino que deben covariar de tal manera que se alcance un ajuste adecuado que favorezca la polinización biótica (Berg, 1960; Armbruster *et al.*, 2004; Anderson y Busch, 2006; Rosas-Guerrero *et al.*, 2011; Fornoni *et al.*, 2016). La ausencia de diferencias significativas en el coeficiente de integración floral entre especies con sistemas reproductivos contrastantes en el análisis a nivel de familia se puede atribuir a la existencia de una mayor distancia filogenética entre las especies evaluadas (Chase *et al.*, 2015). Por su parte, en el análisis a nivel de género, este mismo resultado podría explicarse por el bajo tamaño de muestra considerado, ya que solo se incluyeron nueve especies (5 xenogámicas y 4 autogámicas). Se requiere aumentar el tamaño de muestra en este análisis para corroborar la existencia o no de diferencias significativas en el coeficiente de integración floral entre especies con sistema reproductivo contrastante.

A nivel de tribu, la ausencia de diferencias significativas en el coeficiente de integración floral entre especies con sistema de autocompatibilidad contrastante, puede atribuirse a la existencia de mecanismos de aseguramiento reproductivo como la autofecundación tardía (“delayed selfing” en inglés) y la autofecundación por goteo (“leaking selfing”, en inglés; Mena-Ali y Stephenson, 2007; Busch y Schoen, 2008; Chantha *et al.*, 2013; Goodwillie y Weber, 2018). Estos mecanismos de aseguramiento reproductivo han sido descritos en diversos grupos de angiospermas (Ramsey *et al.*, 2003; Seed *et al.*, 2006; Carrió *et al.*, 2008; Ruan y Teixeira, 2012; Ren y Tang, 2012; Goodwillie y Weber, 2018). Dentro de la familia Orchidaceae, la autofecundación tardía ha sido reportada en *Epipactis helleborine*, especie que ha sido descrita como xenogámica, polinizada principalmente por abejas, pero que, en ausencia de los polinizadores se reproduce por autogamia (Suetsugu, 2013). La autofecundación tardía es un fenómeno que involucra cambios en la morfología de la flor, como estrechamiento de la corola, curvatura del estilo, reducción de la hercogamia, dicogamia incompleta y ruptura retardada de anteras indehiscentes (Vogler y Stephenson, 2001; Hrycan y Davis, 2005; Carrió *et al.*, 2008; Brys *et al.*, 2013; Xiong *et al.*, 2013). En particular, para algunas especies de orquídeas la autofecundación tardía se ha asociado con la rotación de la columna, la producción de secreciones estigmáticas, así como el derretimiento del rostelo (Cattlin, 1990; Liu *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2012; Chen y Liu, 2014; Gamish *et al.*, 2014). Por su parte, la autogamia por goteo está asociada con cierto nivel de plasticidad del gen encargado de identificar el polen, por lo que dentro de una población que es identificada como autoincompatible, podría haber individuos que logren autofecundarse (Mena-Ali y Stephenson, 2007; Busch y Schoen, 2008; Siopa *et al.*, 2020). Dichos mecanismos de aseguramiento reproductivo podrían estar actuando en las orquídeas, que aunque se han identificado de manera general como un grupo de plantas altamente xenogámicas y con un sistema de polinización especialista (Hágsater *et al.*, 2005; Tremblay *et al.*, 2005; Roberts y Dixon, 2008), también suelen enfrentar la escasez de polinizadores (Singer y Sazima, 2001; Hágsater *et al.*, 2005; Swarts y Dixon, 2009; DeNittis y Meyer, 2021). En este

sentido, tener mecanismos de aseguramiento reproductivo les confiere ventajas reproductivas ante la ausencia de sus polinizadores.

9. Conclusiones

- En los ejemplares evaluados, la variación fenotípica:
 - a nivel de la familia Orchidaceae, de la tribu Epidendreae y del género *Encyclia* se encuentra dentro del rango reportado en otras especies de orquídeas y de otras familias de angiospermas.
 - de la longitud de la inflorescencia presentó el mayor CV probablemente como resultado del distinto estado de preservación de los ejemplares de herbario empleados.
 - fue mayor en las especies autogámicas de los tres niveles taxonómicos evaluados. Esto se explica por la baja dependencia de los polinizadores que estas especies tienen para su reproducción, lo que permite que los rasgos fenotípicos varíen libremente sin restricciones impuestas por la interacción con sus polinizadores.
- Las correlaciones moderadas entre rasgos de atracción fueron las más frecuentes en los niveles taxonómicos de familia y tribu, pero a nivel de género fueron más abundantes las correlaciones débiles. Este mismo patrón se observó en especies con sistema reproductivo contrastante. Estos resultados demuestran que los rasgos de atracción en flores de orquídeas se correlacionan entre sí y funcionan en conjunto para atraer a los polinizadores. La baja frecuencia de correlaciones de intensidad fuerte se puede deber al efecto de interacciones antagónicas y factores abióticos sobre los rasgos florales.
- El coeficiente de integración floral de rasgos de atracción:
 - en los tres niveles taxonómicos evaluados fue menor al 50%, lo cual parecería bajo. Esto podría deberse a que presiones selectivas distintas a las relacionadas con la reproducción y la atracción de los polinizadores actúan al mismo tiempo.

- no difirió entre especies con sistemas reproductivos contrastantes a nivel de familia y de género. En el primer caso, puede deberse a la existencia de un mayor ruido filogenético; mientras que en el segundo caso podría deberse a un bajo tamaño de muestra. En la tribu Epidendreae, las especies autogámicas presentaron significativamente mayor coeficiente de integración floral que las xenogámicas, coincidiendo con el único estudio que previamente evaluó el efecto del sistema reproductivo sobre la integración floral. Este resultado puede deberse a que especies con sistemas reproductivos contrastantes tienen distinta dependencia de los polinizadores para su reproducción.
- no difirió entre especies de la tribu Epidendreae con sistemas de compatibilidad contrastante. Este resultado podría deberse a la existencia de mecanismos de aseguramiento reproductivo, como la autofecundación tardía y la autofecundación por goteo.
- En general, las flores de las especies de estudio presentaron caracteres con baja variación fenotípica, correlaciones moderadas e integración floral baja; debido a que los rasgos de atracción no pueden variar por separado. La intensidad de todos los estimadores es relativamente baja, reflejando la existencia de una multiplicidad de presiones selectivas que actúan al mismo tiempo sobre los rasgos de atracción, no solo los polinizadores. A pesar de que la familia Orchidaceae es la segunda más diversa dentro de las Angiospermas, existen pocos estudios sobre su biología reproductiva y ecología, por lo que se requiere ampliar el conocimiento sobre esos aspectos.

10. Literatura citada

- Ackerman, J. D. (1975) Reproductive biology of *Goodyera oblongifolia* (Orchidaceae). *Madroño* 23:191-198.
- Ackerman, J. D. (1986) Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana* 1:108-113.
- Ackerman, J. D., Galarza-Pérez, M. (1991) Patterns and maintenance of extraordinary variation in the Caribbean orchid, *Tolumnia (Oncidium) variegata*. *Systematic Botany* 16: 182-194.
- Ægisdóttir, H. H., Thórhallsdóttir, T. E. (2006) Breeding system evolution in the Arctic: a comparative study of *Campanula uniflora* in Greenland and Iceland. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 38: 305-312.
- Allen, A. M., Hiscock, S. J. (2008) Evolution and phylogeny of self-incompatibility systems in Angiosperms. Pp. 73-102. En: Frankling-Tong, V. E. (ed.). *Self-incompatibility in flowering plants. Evolution, diversity, and mechanisms*. Springer, Birmingham, Reino Unido.
- Anderson, I. A., Busch, J. W. (2006) Relaxed pollinator-mediated selection weakens floral integration in self-compatible taxa of *Leavenworthia* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 93: 860-867.
- Armbruster, W. S., Pélabon C, Hansen, T. F., Mulder, C. P. H. (2004) Floral integration, modularity and accuracy. Pp. 23-49. En: Pigliucci, M., Preston, K. (eds.). *Phenotypic integration*. Oxford University Press, Nueva York.
- Armbruster, W. S., Pélabon, C., Bolstad, G. H., Hansen, T. F. (2014) Integrated phenotypes: understanding trait covariation in plants and animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 369: 20130245.
- Armbruster, W. S., Schwaegerle, K. E. (1996) Causes of covariation of phenotypic traits among populations. *Journal of Evolutionary Biology* 9: 261-276.
- Armbruster, W. S., Stilio, V. S., Tuxill, J. D., Flores, T. C., Velásquez, 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: 39-55.

- Armbruster, W. S., Wege, J. A. (2019) Detecting canalization and intra-floral modularity in tiggerplant (*Stylidium*) flowers: correlations are only part of the story. *Annals of Botany* 123: 355-372.
- Arroyo, M. T. K., Squeo, F. (1990) Relationship between Plant breeding systems and Pollination. Pp. 205-228. En: Kawano, S. (Ed.). *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*. Academic Press. Londres, Inglaterra.
- Ashman, T. L., Majetic, C. J. (2006) Genetic constrains on floral evolution: a review and evaluation of patterns. *Heredity* 96: 343-352.
- Baranzelli, M. C., Sérsic, A. N., Cocucci, A. A. (2014) The search for Pleiades in trait constellations: functional integration and phenotypic selection in the complex flowers of *Morrenia brachystephana* (Apocynaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 27: 724-738.
- Barbosa, A. R., Cabral, M., Borba, E. L. (2009) Self-incompatibility and myophily in *Octomeria* (Orchidaceae, Pleurothaliaceae) species. *Plant Systematics and Evolution* 283:1-8.
- Barrett, S. C. H. (1998) The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science* 3: 335-341.
- Barrett, S. C. H. (2002) The evolution of plants sexual diversity. *Nature* 3:274-284.
- Barrett, S. C. H. (2010) Understanding plant reproductive diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:99-109.
- Barrett, S. C. H. (2013) The evolution of plant reproductive systems: how often are transitions irreversible? *Proceedings of the Royal Society B* 280: 1-9.
- Barrett, S. C. H. (2014) Evolution of Mating Systems: Outcrossing versus selfing. Pp. 356-362. En: Losos, J. B. (ed.) *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton University Press, Nueva Jersey, Estados Unidos de América.
- Barrett, S. C. H., Shore, J. S. (2008) New insights on heterostyly: comparative biology, ecology y genetics. Pp. 3-32. En: Frankling-Tong, V. E. (Comp.). *Self-Incompatibility in flowering plants. Evolution, diversity, and mechanisms*. Springer, Birmingham, Reino Unido.
- Berdecía, S. T., Tremblay, R. L. (2003) Phenotypic selection in *Lepanthes rupestris* Stimson. *Lankesteriana* 7: 70-72.

- Berg, R. L. (1960) The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution* 14: 171–180.
- Bissell, E. K., Diggle, P. K. (2008) Floral morphology in *Nicotiana*: architectural and temporal effects on phenotypic integration. *International Journal of Plant Sciences* 162: 225-240.
- Bjørnstand, O. N., Hansen, T. F. (1994) Individual variation and population dynamics. *Oikos* 69: 167-171.
- Boberg, E., Ågren, J. (2009) Despite their apparent integration, spur length but not perianth size affects reproductive success in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Functional Ecology* 23: 1022-1028.
- Borba, E. L., Barbosa, A. R., Cabral, M., Gontijo, S. L., Ornelas, H. (2011) Mating in the Pleurothallidinae (Orchidaceae): Evolutionary and systematic implications. *Lankesteriana* 11: 207-221.
- Borba, E. L., Braga, P. I. (2003) Biologia reprodutiva de *Pseudolaelia corcovadensis* (Orchidaceae): melitofilia e autocompatibilidade em uma Laeliinae basal. *Brazilian Journal of Botany* 26:541-549.
- Borba, E. L., Semir, J. (1999) Temporal variation in pollinarium size after its removal in species of *Bulbophyllum*: a different mechanism preventing self-pollination in Orchidaceae. *Plant Systematics and Evolution* 217: 197-204.
- Borba, E. L., Semir, J., Shepherd, G. J. (2001) Self-incompatibility, inbreeding depression and crossing potential in five Brazilian *Pleurothallis* (Orchidaceae) species. *Annals of Botany* 88: 89-99.
- Borba, E. L., Shepherd, G. J., Semir, J. (1999) Reproductive system and crossing potential in three species of *Bulbophyllum* (Orchidaceae) occurring in Brazilian “campo rupestre” vegetation. *Plant Systematics and Evolution* 217:205-214.
- Brown, A. P., Brockman, G. (2015) New taxa of *Caladenia* (Orchidaceae) from south-west Western Australia. *Nuytsia* 25: 45-123.
- Brys, R., Geens, B., Beeckman, T., Jacquemyn, H. (2013) Differences in dichogamy and herkogamy contribute to higher selfing in the annual *Blackstonia perfoliate* (Gentianeaceae). *Annals of Botany* 111: 651-661.

- Brys, R., Jacquemyn, H., Hermy, M. (2008) Pollination efficiency and reproductive patterns in relation to local plant density, population size, and floral display in the rewarding *Listera ovata* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 157: 713-721.
- Burd, M., Read, J., Sanson, G. D., Jaffré, T. (2006) Age-size plasticity for reproduction in monocarpic plants. *Ecology* 87: 2755-2764.
- Burnet, J. (2009) Pollinators of the Rocky Mountain columbine: temporal variation, functional groups and associations with floral traits. *Annals of Botany* 103: 1567-1578.
- Burns-Balogh, P., Szlachetko, D. L., Dafni, A. (1987) Evolution, pollination, and systematics of the tribe *Neottieae* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution* 156: 91-115.
- Busch, J. W., Schoen, D. J. (2008) The evolution of self-incompatibility when mates are limiting. *Trends in Plants Science* 13:128-136.
- Caballero-Villalobos, L., Silva-Arias, G. A., Buzatto, C. R., Nervo M. H., Singer, R. B. (2017) Generalized food-deceptive pollination in four *Cattleya* (Orchidaceae: Laeliinae) species from Southern Brazil. *Flora* 234: 195-206.
- Camargo, E., Silva-Pereira, V., Leite, E. (2006) Reproductive biology of two *Cattleya* (Orchidaceae) species endemic to north-eastern Brazil. *Plant Species Biology* 21:85-91.
- Carr, D. E., Fenster, C. B. (1994) Levels of genetic variation and covariation for *Mimulus* (Scrophulariaceae) floral traits. *Heredity* 72: 606-618.
- Carrió, E., Herreros, R., Bacchetta, G., Güemes, J. (2008) Evidence of delayed selfing in *Fumana juniperina* (Cistaceae). *International Journal of plant sciences* 169: 761-767.
- Caruso, C. M., Peterson, S. B., Ridley, C. E. (2003) Natural selection on floral traits of *Lobelia* (Lobeliaceae): spatial and temporal variation. *American Journal of Botany* 90: 1333-1340.
- Catling, P. M. (1982) Breeding systems of northeastern North American *Spiranthes* (Orchidaceae). *Canadian Journal of Botany* 60: 3017-3039.

- Catling, P. M. (1983) Autogamy in eastern Canadian Orchidaceae: a review of current knowledge and some new observations. *Naturaliste Canadien* 110:37-54.
- Catling, P. M. (1990) Auto-pollination in the Orchidaceae. Pp. 121 -158. En: Arditti, J. (Ed.) *Orchid biology: reviews and perspectives*. Vol. 5. Timber Press. Portland, Estados Unidos de América.
- Cerana, M. M. (2004) Flower morphology and pollination in *Mikania* (Asteraceae). *Flora* 199: 168-177.
- Chantha, S., Herman, A. C., Platts, A. E., Vekemans, X., Schoen, D. J. (2013) Secondary evolution of a self-incompatibility locus in Brassicaceae genus *Leavenworthia*. *PLOS Biology* 11:1-16.
- Chase, M. W., Cameron, K. M., Freudenstein, J. V., Pringeeon, A. M., Salazar, G., Van Den Berg, C., Schuiteman, A. (2015) An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 177:151-174.
- Chen, L-J, Liu, Z-W. (2014) Orchid mating: the anther steps onto the stigma. *Plants signaling & Behavior* 9: e976484-1-e976484-3.
- Chen, L-J., Liu, Z-W., Xiao, X-J., Tsai, W-C., Hsiao, Y-Y., Huang, J., Liu, Z-J. (2012) The anther steps onto the stigma for self-fertilization in a Slipper orchid. *PLoS ONE* 7: 1-6.
- Chinga, J., Pérez, F. (2016) Ontogenetic integration in two species of *Schizanthus* (Solanceae): A comparison with static integration patterns. *Flora* 221: 75-81.
- Citerne, H., Jabbour, F., Nadot, S., Damerval, C. (2010) The evolution of floral symmetry. *Advances in Botanical Research* 54: 85-137.
- Claessens, J., Kleynen, J. (2018) The pollination of European orchids. Autogamy: *Neotinea maculate* and *Corallorhiza trifida*. *Journal of the Hardy Orchid Society* 88: 50-55.
- Coen, E. S., Nugent, J. M., Luo, D., Bradley, D., Cubas, P., Chadwick, M., Copsey, L., Carpenter, R. (1995) Evolution of floral symmetry. *Philosophical Transactions of Royal Society B: Botanical Sciences* 350: 35-38.
- Conner, J. K., Lande, R. (2014) Raissa L. Berg's contributions to the study of phenotypic integration, with a professional biographical sketch. *Philosophical Transactions of Royal Society B: Botanical Sciences* 369: 1-4.

- Cozzolino, S., Widmer, A. (2005) Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? *TRENDS in Ecology and Evolution* 20:487- 494.
- Cribb, P. J., Whistler, W. A. (2011) The orchids of Tonga, Niue, and Cook Islands. *Lankesteriana* 11: 99-177.
- Cruden, R. W. (1977) Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Delgado-Dávila, R., Martín-Rodríguez, S., Huerta-Ramos, G. (2016) Variation in floral morphology and plant reproductive success in four *Ipomoea* species (convolvulaceae) with contrasting breeding systems. *Plant Biology* 18: 903-912.
- DeNittis, A. M., Meyer, S. E. (2021) Reproductive Success of an Endangered Plant after Invasive Bees Supplant Native Pollinator Services. *Diversity* 14: 1-23.
- Dole, J. A. (1992) Reproductive assurance mechanisms in three taxa of the *Mimulus guttatus* complex (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 79: 650-659.
- Dressler, R. L. (1993). *Phylogeny and classification of the orchid family*. Cambridge University Press, Portland, Oregon, Estados Unidos de América.
- Elle, E., Hare, J. D. (2002) Environmentally induced variation in floral traits affects the mating system in *Datura wrightii*. *Functional Ecology* 16: 79-88.
- Emeterio-Lara, A., García-Franco, J. G., Hernández-Apolinar, M., Mora-Herrera, M. E., Toledo-Hernández, V. H., Valencia-Díaz, S., Flores-Palacios, A. (2018) Endogamy costs and reproductive biology of *Laelia autumnalis*, an endemic orchid of Mexico. *Plant Ecology* 219: 1423-1434.
- Endress, P. K. (2001) Evolution of floral symmetry. *Current Opinion in Plant Biology* 4: 86-91.
- Espejo-Serna, A., García-Cruz, J., López-Ferrari, A. R., Jiménez-Machorro, R., Sánchez-Saldaña, L. (2002) *Orquídeas del Estado de Morelos*. Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México.
- Evans, L. T. (1959) Inflorescence initiation in *Lolium temulentum* L. *Australian Journal of Biological Sciences* 13: 123-131.
- Fenster, C. B. (1991) Selection on floral morphology by hummingbirds. *Biotropica* 23: 98-101.

- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., Thomson, J. D. (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 375–403.
- Fenster, C. B., Galloway, L. F. (2000) Inbreeding and outbreeding depression in natural populations of *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae). *Conservation Biology* 14: 1406-1412.
- Figuerola-Castro, D. M., Holtsford, T. P. (2010) Floral traits and mating system in sister species of *Nicotiana*: interpopulational variability and sympatry effects. *Plant Ecology* 211:119-132.
- Fornoni, J., Boege, K., Domínguez, C. A., Ordano, M. (2008) How little is too little? The adaptative value of floral integration. *Communicative and Integrative Biology* 1: 56-58.
- Fornoni, J., Ordano, M., Boege, K., Domínguez, C. (2009) Phenotypic integration: between zero and how much is too much. *New Phytologist* 183:247-248.
- Fornoni, J., Ordano, M., Pérez-Ishiwara, R., Boege, K., Domínguez, C. A. (2016) A comparison of floral integration between selfing and outcrossing species: a meta-analysis. *Annals of Botany* 117: 299-306.
- Franklin-Tong, V. E. (2008) Self-Incompatibility in *Papaver Rhoeas*: Progress in Understanding Mechanisms Involved in Regulating Self-Incompatibility in Papaver. Pp. 237-255. En: Franklin-Tong (Ed.) *Self-Incompatibility in flowering plants: Evolution, diversity, and mechanisms*. Springer. Birmingham, Reino Unido.
- Freudenstein, J. V. (1997) A monograph of *Corallorhiza* (Orchidaceae). *Harvard Papers in Botany* 1:5-51.
- Gale, S. (2007) Autogamous seed set in a critically endangered orchid in Japan: pollination studies for the conservation of *Nervilia nipponica*. *Plant Systematics and Evolution* 268:59-73.
- Galen, C. (1999) Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *BioScience* 49: 631-640.

- Gamisch, A., Fischer, G. A., Comes, H. P. (2015) Multiple interdependent origins of auto-pollination in tropical orchids (*Bulbophyllum*) in light of the hypothesis of selfing as an evolutionary dead end. *Evolutionary Biology* 15: 1-18.
- Gamisch, A., Fischer, G. A., Comes, H. P. (2014) Recurrent polymorphic mating type variation in Madagascan *Bulbophyllum* species (Orchidaceae) exemplifies a high incidence of auto-pollination in tropical orchids. *Botanical Journal of the Linnean Society* 175:242-258.
- Gan, X., Cao, L., Zhang, X., Li, H. (2013) Floral biology, breeding system and pollination ecology of an endangered tree *Tetracentron sinense* Oliv. (Trochodendraceae). *Botanical studies* 54: 1-9.
- García-Cruz, J., Sánchez, L. M., Jiménez, R., Solano, R. (2003) Orchidaceae, tribu Epidendreae. Flora del Bajío y regiones adyacentes. Fascículo 119. Instituto de Ecología, A. C. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- García-Cruz, J., Sosa, V. (1998) Orchidaceae. Fascículo 106. Pp. 1-182. En: Rzedowski, J., Rzedowski, G. (Ed.). Flora de Veracruz. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, México.
- Garnier, E., Navas, M. L., Grigulis, K. (2015) A functional approach to biological diversity. P.p. 1 – 8. En: Garnier, E., Navas, M. L., Grigulis, K. (Aut.) Plant functional diversity: organisms traits, community structure, and ecosystem properties. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.
- Gigant, R. L., De Bruyn, A., M'sa, T., Viscardi, G., Gigord, L., Gauvin-Bialecki, A., Pailler, T., Humeau, L., Grisoni, M., Besse, P. (2016) Combining pollination ecology and fine-scale spatial genetic structure analysis to unravel the reproductive strategy of an insular threatened orchid. *South African Journal of Botany* 105:25-35.
- Givnish, T. J., Spalink, D., Ames, M., Lyon, S. P., Hunter, S. J., Zuluaga, A., Iles, W. J. D., Clements, M. A., Arroyo, M. T. K., Leebens-Mack, J., Endara, L., Kriebel, R., Neubig, K. M., Whitten, M. W., Williams, N. H., Cameron, K. M. (2015) Orchid phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification. *Proceedings of the Royal Society B* 282: 1-10.

- Gómez, J. M. (2003) Herbivory reduces the strength of pollinator-mediated selection in the Mediterranean herb *Erysimum mediohispanicum*: Consequences for plant specialization. *The American Naturalist* 162: 242-256.
- González, A. V., Murúa, M. M., Pérez, F. (2015) Floral integration and pollinator diversity in the generalized plant-pollinator system of *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). *Evolutionary Ecology* 29: 63-75.
- González, J. R., Hernández, L. (2010) Las orquídeas del occidente de México: Vol. I. Coecytjal. Jalisco, México.
- Goodwillie, C., Weber, J. J. (2018) The best of both worlds? A review of delayed selfing in flowering plants. *American Journal of Botany* 105: 641-655.
- Hágsater, E., Salazar, G. A. (1990) Icones Orchidacearum, Fascicle I. Asociación Mexicana de Orquideología A.C. Instituto Chinoín. Ciudad de México, México.
- Hágsater, E., Soto, M. (2008) ICONES ORCHIDACEARUM fascículo 10. Herbario AMO, México D.F., México.
- Hágsater, E., Soto, M., Greenwood, E., Dressler, R., Cribb, P. J., Rzedowski, J., Catling, P., Sheviak, C. J., Chiang, F. (1992) Orquídea (Mex.) Volumen 12, número 2. Distrito Federal, México.
- Hágsater, E., Soto-Arenas, M. A., Salazar-Chávez, G. A., Jiménez-Machorro, R., López-Rosas, M. A., Dressler, R. L. (2005) Las orquídeas de México. Instituto Chinoín, México.
- Hainsworth, F. R., Wolf, L. L., Mercier, T. (1984) Pollination and pre-dispersal seed predation: net effects on reproduction and inflorescence characteristics in *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 63: 405-409.
- Halbinger, E., Soto, M. (1997) Laelias of Mexico. Herbario AMO, Mexico City, Mexico.
- Harder, L. D., Jordan, C. Y., Gross, W. E., Routley, M. B. (2004) Beyond floricism: The pollination function of inflorescence. *Plant Species Biology* 19: 137-148.
- Hernández, J. D, Espinoza, J. F., Peñaloza, M. E., Rodríguez, J. E., Chacón, J. E., Toloza, C. A., Arenas, M. K., Carrillo, S. M., Bermúdez, V. J. (2018) Sobre el uso adecuado del coeficiente de correlación de Pearson: definición, propiedades y suposiciones. *Archivos Venezolanos de Farmacología y Terapéutica* 37:587-595.

- Herrera, C. M. (2001) Deconstructing a floral phenotype: do pollinators select for corolla integration in *Lavandula latifolia*? *Journal of Evolutionary Biology* 14: 574-584.
- Herrera, C. M., Cerdá, X., García, M. B., Guitián, J., Medrano, M., Rey, P. J., Sánchez-Lafuente, A. M. (2002a) Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 108-121.
- Herrera, C. M., Medrano, M., Rey, P. J., Sánchez-Lafuente, A. M., García, M. B., Guitián, J., Manzaneda, A. J. (2002b) Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism- and antagonism-related traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 16823-16828.
- Hill, S. R. (2007) Conservation for the crested coral-root orchid (*Hexalectria spicata* (Walter) Barnhart). Technical report. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois, Estados Unidos de América.
- Hrycan, W. C., Davis, A. R. (2005) Comparative Structure and Pollen Production of the Stamens and Pollinator-deceptive Staminodes of *Commelina coelestis* and *C. dianthifolia* (Commelinaceae). *Annals of Botany* 95: 1113-1130.
- Hutchings, M. J. (2010) The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* Mill. III. Demography over three decades. *Journal of ecology* 98: 867-878.
- Ishii, H. S., Harder, L. D. (2012) Phenological associations of within- and among plant variation in gender with floral morphology and integration in protandrous *Delphinium glaucum*. *Journal of ecology* 100: 1029-1038.
- Itagaki, T., Misaki, A., Sakai, S. (2020) Selection for floral integration and trait variation in zygomorphic flowers of *Aconitum japonicum* ssp. *subcuneatum* (Ranunculaceae). *Plant Ecology* 221: 347-359.
- Jaimes, I., Ramírez, N. (1999) Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: The importance of life form, habitat, and pollination specificity. *Plant Systematics and Evolution* 215: 23-36.
- Jiménez, R., Sánchez, L., García-Cruz, J. (1998) Familia Orchidaceae. Pp. 1-3. En: Rzedowski, J., Hernández, P. (Eds.). *Flora del bajío y de regiones adyacentes*.

Fascículo 67. Instituto de Ecología, A. C. Centro Regional del bajío Pátzcuaro, Michoacán, México.

- Johnson, S. D., Steiner, K. E. (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *TREE* 15: 140-143.
- Johri, B. M., Srivastava, P. S., Singh, N. (2001) Reproductive biology of angiosperms. Pp 237-272. En: Johri, B. M., Srivastava, P. S. (Eds.). Reproductive biology of plants. Narosa Publishing House, Nueva Deli, India.
- Jordan, C. Y., Harder, L. D. (2006) Manipulation of bee behavior by inflorescence architecture and its consequences for plants mating. *The American Naturalist* 167: 496-509
- Juan, G. A. (2002) Estudio sobre la morfología, variabilidad molecular y biología reproductiva de *Medicago citrina* (Font Quer) Greuter (Leguminosae). Bases para su conservación. Tesis Doctoral, Universidad de Alicante, Alicante.
- Kallunki, J. A. (1981) Reproductive Biology of mixed-species populations of *Goodyera* (Orchidaceae) in northern Michigan. *Brittonia* 33:137-155.
- Kassambara, A. (2019) Visualization of a correlation Matrix using ggplot2. Version 0.1.3
- Kocyan, A., Endress, P. K. (2001) Floral structure and development of *Apostasia* and *Neuwiedia* (Apostasioideae) and their relationships to other Orchidaceae. *International Journal of Plant Sciences* 162:847-867.
- Krahl, A. H., de Holanda, A. S. S., Martucci, M. E. P., Gobbo-Neto, L., Webber, A. C., Pansarin, E. R. (2019) Study of the reproductive biology of an Amazonian *Heterotaxis* (Orchidaceae) demonstrates the collection of resin-like material by stingless bees. *Plant Systematics and Evolution* 305:281-291.
- Kudo, G., Harder, L. D. (2005) Floral and inflorescence effects on variation in pollen removal and seed production among six legume species. *Functional Ecology* 19: 245-254.
- Lacey, E. P. (1986) Onset of Reproduction in Plants: size-versus age-dependency. *TREE* 1: 72-75.
- Liu, K-W., Liu, Z-J., Huang, L., Li, L-Q., Chen, L-J., Tang, G-D. (2006) Self-fertilization strategy in an orchid. *Nature* 441: 945.

- Lu, Y., Huang, S. (2010) Higher dimorphism and lower phenotypic integration in reproductive traits compared with vegetative traits in a gynodioecious orchid. *Evolutionary Ecology Research* 12: 269-278.
- Lucas-Barbosa, D. (2016) Integrating studies on plant-pollinator and plant-herbivore interactions. *Trends in Plant Science* 21: 125-133.
- Meeus, S., Jacquemyn, H., Honnay, O., Pailler, T. (2011) Self-incompatibility and pollen limitation in the rare tristylous endemic *Hugonia serrata* on La Réunion Island. *Plant Systematic and Evolution* 292: 143-151.
- Meier, C., Holderegger, R. (1998) Breeding system, germination, and phenotypic differences among populations of *Saxifraga aizoides* (Saxifragaceae) at the periphery of its alpine distribution. *Nordic Journal of Botany* 18: 681-688.
- Mena-Ali, J. I., Stephenson, A. G. (2007) Segregation analyses of partial self-incompatibility in self and cross progeny of *Solanum coralense* reveal a leaky S-allele. *Genetic* 177:501-510.
- Méndez, V. (2011) Integración floral fenotípica en plantas con sistemas de polinización especializados. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Milet-Pinheiro, P., Ferraz, D. M. A., Dötterl, S., Torres, A., Pinto, C. E., Ayasse, M., Schlindwein, C. (2015) Pollination biology in the dioecious orchid *Catasetum uncatum*: How does floral scent influence the behaviour of pollinators? *Phytochemistry* 116:149-161.
- Morgan, M. T., Barrett, S. C. H. (1989) Reproductive correlates of mating system variation in *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms (Pontederiaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 2: 183-203.
- Müller, N., Schneller, J. J., Holderegger (2000) Variation in breeding system among populations of the common woodland herb *Anemone nemorosa* (Ranunculaceae). *Plant Systematics and Evolution* 221: 69-76.
- Murren, C. J. (2002) Phenotypic integration in plants. *Plant Species Biology* 17: 89-99.
- NCSS 12 Statistical Software (2018) NCSS, LLC. Kaysville, Utah, USA, ncss.com/software/ncss.

- Neal, P. R., Dafni, A., Giurfa, M. (1998) Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: terminology, distribution, and hypotheses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 345-373.
- Nilsson L.A., Rabakonandrianina E., Razananaivo R., Randriamanindry J-J (1992) Long pollinia on eyes: hawk-moth pollination of *Cynorkis uniflora* Lindley (Orchidaceae) in Madagascar. *Botanical Journal of the Linnean Society* 109:145–160.
- Ohara, M., Higashi, S. (1994) Effects of inflorescence size on visits from pollinators and seed set of *Corydalis ambigua* (Papaveraceae). *Oecologia* 98: 25-30.
- Ollerton, J., Armbruster, W. S., Vázquez, D. P. (2006) The ecology and evolution of specialized and generalized pollination. Pp. 19-22. En: Waser, N. M., Ollerton, J. (Ed.). *Plant-Pollinator interactions: from specialization to generalization*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, Estados Unidos de América.
- Olson, E. C., Miller, R. L. (1958) *Morphological Integration and Evolution. I. Empirical studies*. En: Olson, E. C., Miller, R. L. *Morphological Integration*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, Estados Unidos de América. Pp. 210-259.
- Ordano, M., Fornoni, J., Boege, K., Domínguez, C. (2008) The adaptative value of phenotypic floral integration. *New Phytologist* 179: 1183-1192.
- Ornduff, R. (1971) The reproductive system of *Jesponia heterandra*. *Evolution* 25: 300-311.
- Ortiz-Barney, E., Ackerman, J. D. (1999) The cost of selfing in *Encyclia cochleata* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution* 219: 55-64.
- Pang, C., Saunders, R. M. K. (2015) Floral biology and pollination ecology of *Desmos chinensis* (annonaceae): assessing the efficacy of floral synchrony for promoting xenogamy. *International Journal of Plant Science* 176: 333-345.
- Parachnowitsch, A. L., Raguso, R. A., Kessler, A. (2012) Phenotypic selection to increase floral scent emission, but not flower size or colour in bee-pollinated *Penstemon digitalis*. *New Phytologist* 195:667-675.
- Parraguirre, F. (2018) Evolución de los caracteres florales de cuatro especies del género *Ipomoea* (Convolvulaceae). Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

- Peña, M. (2001) Orchidaceae. Pp. 340-341. En: Rzedowski, J., Rzedowski, G. (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío, Michoacán, México.
- Pérez, F., Arroyo, M. T. K., Medel, R. (2007) Phylogenetic analysis of floral integration in *Schizanthus* (Solanaceae): does pollination truly integrate corolla traits? *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1730-1738.
- Pérez-Barrales, R., Arroyo, J., Armbruster, W. S. (2007) Differences in pollinator faunas may generate geographic differences in floral morphology and integration in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Oikos* 116: 1904-1918.
- Peter, C. I., Johnson, S. D. (2009) Autonomous self-pollination and pseudo-fruit set in South African species of *Eulophia* (Orchidaceae). *South African Journal of Botany* 75: 791-797.
- Pinto, M., Yepes, D. (2015) Estudio taxonómico de la familia Orchidaceae Juss. en la cuenca del río Gaira, Santa Marta, Colombia. Tesis de Licenciatura, Universidad de Magdalena, Santa Marta, Colombia.
- Ramírez-Parada, T., Cabrera, D., Diaz-Martin, Z., Browne, L., Karubian, J. (2020) Resource-related variables drive individual variation in flowering phenology and mediate population-level flowering responses to climate in an asynchronously reproducing palm. *Association for tropical biology and conservation* 00: 1-12.
- Ramos, S. E., Schiestl, F. P. (2020) Herbivory and pollination impact on the evolution of herbivore-induced plasticity in defense and floral traits. *Evolution Letters* 4: 556-569.
- Ramsey, M., Prakash, N., Cairns (1993) Breeding Systems of Disjunct populations of Christmas Bells (*Blandfordia grandiflora* R. Br., Liliaceae): variation in self-fertility and an ovular mechanism regulating self-fertilisation. *Australian Journal of Botany* 41: 35-47.
- Ramsey, M., Seed, L., Vanghton, G. (2003) Delayed selfing and low levels of inbreeding depression in *Hibiscus trionum* (Malvaceae). *Australian Journal of Botany* 51: 275-281.
- Ray, H. A., Stuhl, C. J., Kane, M. E., Ellis, J. D., Daniels, J. C., Gillett-Kaufman, J. L. (2019) Aspects of the pollination biology of *Encyclia tampensis*, the commercially

- exploited butterfly orchid, and *Prosthechea cochleata*, the endangered clamshell orchid, in South Florida. *The Florida Entomologist* 102: 154-160.
- Ren, M. X., Tang, J. Y. (2012) Up and down: stamen movements in *Ruta graveolens* (Rutaceae) enhance both outcrossing and delayed selfing. *Annals of Botany* 110: 1017-1025.
- Richards, A. J. (1997) Plant breeding systems. Springer, Londres, Reino Unido.
- Roberts, D. L., Dixon, K. W. (2008) Orchids. *Current Biology* 18: R325-R329.
- Rodriguez, J. F., Van den Berg, C., Abreu, A. G., Novello, G., Veasey, E. A., Oliveira, G. C. X., Koehler, S. (2015) Species delimitation of *Cattleya coccinea* and *C. mantiqueirae* (Orchidaceae): insights from phylogenetic and population genetics analyses. *Plants Systematics and Evolution* 5: 1345-1359.
- Rodríguez, M. I., González, R. (2005). Una especie nueva de *Hexalectris* (Orchidaceae) del occidente de México. *Ibugana* 12: 17:21.
- Ronse, L. P. (2010) Introduction to flower morphology. Pp 3-34. En: Ronse, L. P (Aut.). *Floral diagrams: an aid to understanding flower morphology and evolution*. Cambridge University Press, Nueva York, Estados Unidos de América.
- Rosas-Guerrero, V., Quesada, M., Armbruster, W. S., Pérez-Barrales, R. (2011) Influence of pollination specialization and breeding system on floral integration and phenotypic variation in *Ipomoea*. *Evolution* 65: 350-364.
- Ruan, C. J., Teixeira, J. A. (2012) Evolutionary Assurance vs. Mixed Mating. *Critical Reviews in Plant Sciences* 31: 290-302.
- Rumsey, D. J. (2013) Buscar vínculos: correlación y regresión. Pp. 199-203. En: Rumsey, D. J. (Aut.), García, A. (Trad.). *Estadística para Dummies*. Editorial Planeta, Ciudad de México, México. Obra original publicada en 2003.
- Sabat, A. M., Ackerman, J. D. (1996) Fruit set in a deceptive orchid: The effect of flowering phenology, display size, and local floral abundance, *American Journal of Botany* 9: 1181-1186.
- Sahli, H. F., Conner, J. K. (2006) Characterizing ecological generalization in plant-pollination systems. *Oecologia* 148: 365-372.

- Santiago, L. R. (2018) Contribución al conocimiento de la familia Orchidaceae Juss. de los bosques templados de Ixtlán de Juárez. Tesis de licenciatura, Universidad de la Sierra Juárez, Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México.
- Scopece, G., Juillet, N., Lexer, C., Cozzolino, S. (2017) Fluctuating selection across years and phenotypic variation in food-deceptive orchids. *Peer J* 5: 1-18.
- Seed, L., Vaughton, G., Ramsey, M. (2006) Delayed autonomous selfing and inbreeding depression in the Australian annual *Hibiscus trionum* var. *vesicarius* (Malvaceae). *Australian Journal of Botany* 54: 27-34.
- Sen, S. (2001) Cytology and genetics of reproduction. Pp. 273-303. En: Johri, B. M., Srivastava, P. S. (Eds.). *Reproductive biology of plants*. Narosa Publishing House, Nueva Delhi, India.
- Singer, R. B., Sazima, M. (2001) Flower Morphology and pollination mechanism in three sympatric Goodyerinae orchids from Southeastern Brazil. *Annals of Botany* 88: 989-997.
- Siopa, C., Dias, M. C., Castro, M., Loureiro, J., Castro, S. (2020) Is selfing a reproductive assurance promoting polyploid establishment? Reduced fitness, leaky self-incompatibility and lower inbreeding depression in neotetraploids. *American Journal of Botany* 107: 526-538.
- Smidt, E. C., Silva-Pereira, V., Borba, E. L. (2006) Reproductive biology of two *Cattleya* (Orchidaceae) species endemic to north-eastern Brazil. *Plant Species Biology* 21: 85-91.
- Smith, S. D. (2016) Pleiotropy and the evolution of floral integration. *New phytologist* 209: 80-85.
- Snow, A. A., Whigham, D. F. (1989) Costs of flower and fruit production in *Tipularia discolor*. *Ecology* 5: 1286-1293.
- Stebbins, G. L. (1970) Variation and evolution in plants: progress during the past twenty years. Pp. 173-208. En: Levene, H., Ehrman, L., Richmond, R. (Aut.). *Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky*. Springer, Boston, Massachusetts, Estados Unidos de América.
- Stebbins, G. L. (1973) Evolutionary trends in the inflorescence of angiosperms. *Flora* 162: 501– 528.

- Strauss, S. Y., Whittall, J. B. (2006) Non-pollinator agents of selection on floral traits. Pp. 120- 138. En: Harder, L. D., Barret, S. C. H. (Eds) Ecology and Evolution of Flowers. Oxford University Press. Oxford, Inglaterra, Reino Unido.
- Suetsugu, K. (2013) Autogamous fruit set in a mycoheterotrophic orchid *Cyrtosia septentrionalis*. Plant Systematics and Evolution 299:481-486.
- Suetsugu, K. (2015) Autonomous self-pollination and insect visitors in partially and fully mycoheterotrophic species of *Cymbidium* (Orchidaceae). Journal of Plant Research 128:115-125.
- Sugiura, N., Yamaguchi, T. (1997) Pollination of *Goodyera foliosa* var. *maximowicziana* (Orchidaceae) by the bumblebee *Bombus diversus diversus*. Plant Species Biology 12:9-14.
- Sun, M. (1999) Cleistogamy in *Scutellaria indica* (Labiatae): effective mating system and population genetic structure. Molecular Ecology 8: 1285-1295.
- Swarts, N. D., Dixon, K. W. (2009b). Perspectives on orchid conservation in botanic gardens. Trends in Plant Science 14: 590-598.
- Takebayashi, N., Morrell, P. L. (2001) Is self-fertilization an evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macro evolutionary approach. American Journal of Botany 88:1143-1150.
- Talałaj, I., Brzosko, E. (2008) Selfing potential in *Epipactis palustris*, *E. helleborine* and *E. atrorubens* (Orchidaceae). Plant Systematics and Evolution 276:21-29.
- Thien, L. B., Marcks, B. G. (1972) The floral biology of *Arethusa bulbosa*, *Calopogon tuberosus* and *Pogonia ophioglossoides* (Orchidaceae). Canadian Journal of Botany 50:2319-2325.
- Thompson, J. D. (2001). How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? Oecologia 126:386–394.
- Tremblay, R. L. (1992) Trends in pollination biology of the Orchidaceae: evolution and systematics. Canadian Journal of Botany 70: 642–650.
- Tremblay, R. L., Ackerman, J. D., Zimmerman, J. K., Calvo, K. N. (2005) Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. Biological Journal of the Linnean Society 84:1–54.

- Van Kleunen, M., Ritland, K. (2004) Predicting evolution of floral traits associated with mating system in a natural plant population. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 1389-1399.
- Van Valen, L. (1965) The study of morphological integration. *Evolution* 19: 347-349.
- Vogler, D. W., Kalisz, S. (2001) Sex among the flowers: the distribution of plant mating systems. *Evolution* 55: 202-204.
- Vogler, D. W., Stephenson, A. G. (2001) The potential for mixed mating in a self-incompatible plant. *International Journal of plant Sciences* 162: 801-805.
- Wagner, G. P. (1984) On the eigenvalue distribution of genetic and phenotypic dispersion matrices: evidence for a nonrandom organization of quantitative character variation. *Journal of Mathematical Biology* 21:77-95.
- Waller, D. M. (1990) Plant morphology and reproduction. Pp.203-227. En: Lovett, J., Lovett, L. (Eds.) *Plant reproductive ecology*. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos de América.
- Waser, N. M. (2006) Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: a historical perspective. Pp 3-18. En: Waser, N. M., Ollerton, J. (Eds.) *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. The University of Chicago Press, Coppel, Texas. Estados Unidos de América.
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., Ollerton, J. (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.
- Willmer, P. (2011) *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press. Nueva Jersey, Estados Unidos de América.
- Wilson, P., Castellanos, M. C., Wolfe, A. D., Thomson, J. D. (2006). Shifts between bee and bird pollination in *Penstemon*. Pp. 47-68. En: Waser, N. M., Ollerton, J. (Eds.). *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. The University of Chicago Press, Coppel, Texas. Estados Unidos de América.
- Wolfe, L. M., Krstolic, J. L. (1999) Floral symmetry and its influence on variance in flower size. *The American Naturalist* 154: 484-488.
- Wyatt, R. (1982) Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set. *American Journal of Botany* 69: 585–594.

- Xiong, Y., Fang, Q., Huang, S. (2013) Pollinator scarcity drives the shift to delayed selfing in Himalayan mayapple *Podophyllum hexandrum* (Berberidaceae). *AoB PLANTS* 5: 1-8.
- Zar, J. H. (2010) Data transformations. Pp. 291-294. En: Zar, J. H. (Aut.) Biostatistical analysis. Quinta edición. Pearson. New Jersey, Estados Unidos de América.
- Zhou, T., Ning, K., Zhang, W., Chen, H., Lu, X., Zhang, D., El-kassaby, Y. A., Bian, J. (2021) Phenotypic variation of floral organs in flowering crabapples and its taxonomic significance. *BioMed Central Plant Biology* 21: 1-15.
- Zhou, X., Lin, H., Fan, X-L., Gao, J.-Y. (2012) Autonomous self-pollination and insect visitation in a saprophytic orchid, *Epipogium roseum* (D.Don) Lindl. *Australian Journal of Botany* 60: 154-159.

11. Anexos

Anexo 1. Lista de las especies utilizadas para la estimación del nivel de integración floral en rasgos de atracción a nivel taxonómico de familia, así como su comparación entre especies con sistema reproductivo contrastante (SR). Autogamia (A), Xenogamia (X).

Subfamilia	Tribu	Especie	SR
Epidendroideae	Arethuseae	<i>Arethusa bulbosa</i> L.	A
		<i>Calopogon barbatus</i> Ames	X
		<i>Calopogon multiflorus</i> Lindl.	X
		<i>Calopogon pallidus</i> Chapman	X
		<i>Calopogon tuberosus</i> (L.) Britton, Sterns & Poggenb.	X
	Calypsoeae	<i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes	A
	Collabiinae	<i>Calanthe discolor</i> Lindl.	X
	Cymbidieae	<i>Aganisia cyanea</i> (Lindl.) Rchb. f.	A
		<i>Aspasia epidendroides</i> Lindl.	A
		<i>Brassia caudata</i> (L.) Lindl.	A
		<i>Cyanaeorchis arundinae</i> Barb. Rodr.	A
		<i>Eulophia graminea</i> Lindl.	A
		<i>Oncidium ensatum</i> Lindl.	A
		<i>Trichocentrum biorbiculare</i> (Balam & Cetzal) R. Jiménez y Solano	X
	Dendrobinae	<i>Dendrobium anosmum</i> Lindl.	A
		<i>Dendrobium nobile</i> Lindl.	A
	Epidendreae	<i>Barkeria skinneri</i> Paxton	X
		<i>Barkeria uniflora</i> (La Llave & Lex.) Dressler & Halb	A
		<i>Bletia campanulata</i> Lex.	A
		<i>Bletia purpurea</i> (Lam.) D.C.	A
		<i>Bletia reflexa</i> Lindl.	A
		<i>Brassavola subulifolia</i> Lindl.	A
		<i>Brassavola tuberculata</i> Hook	A
		<i>Cattleya coccinea</i> Lindl.	X
		<i>Cattleya labiata</i> (Linden) Schltr.	X
		<i>Cattleya violacea</i> (Kunth) Rolfe	A
		<i>Encyclia acutifolia</i> Schltr.	X
		<i>Encyclia adenocarpa</i> Schltr.	X
		<i>Encyclia adenocaula</i> (La Llave & Lex.) Schltr.	X
		<i>Encyclia altissima</i> Schltr.	A
		<i>Encyclia candollei</i> Schltr.	X
		<i>Encyclia tampensis</i> Small	A
		<i>Epidendrum magnoliae</i> Muhl.	X
		<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	X
		<i>Guarianthe aurantiaca</i> (Bateman) Dressler & W. E. Higgins	A
		<i>Hexalectris spicata</i> (Walter) Barnhart	X
		<i>Laelia anceps</i> Lindl.	X
		<i>Laelia autumnalis</i> Lindl.	X
		<i>Prosthechea cochleata</i> (L.) W. E. Higgins	A

Anexo 1. Continuación.

Subfamilia	Tribu	Especie	Rostelo
Epidendroideae	Epidendreae	<i>Prosthechea concolor</i> (La Llave & Lex.) W. E. Higgins	X
		<i>Prosthechea mariae</i> (Ames) W. E. Higgins	X
		<i>Prosthechea michuacana</i> (La Llave & Lex.) W. E. Higgins	X
		<i>Tolumnia bahamensis</i> (Nash ex Britton & Millsp.) Braem	A
		<i>Tolumnia variegata</i> (Sw.) Braem	X
		<i>Tipularia discolor</i> (Pursh) Nutt.	A
Orchidoideae	Diuridae	<i>Diuris pedunculata</i> R. Br.	A
	Orchidae	<i>Platanthera psycodes</i> (L.) A. Gray	X
Vanilloideae	Pogoniinae	<i>Cleisteslopsis divaricata</i> (L.) Pansarin & F. Barros	X
		<i>Cleisteslopsis oricamporum</i> P. M. Br.	A
		<i>Pogonia ophioglossoides</i> (L.) Ker Gawl.	X

Anexo 2. Lista de las especies utilizadas para la estimación del nivel de integración floral en rasgos de atracción de la tribu Epidendreae, así como su comparación entre especies con sistema reproductivo contrastante. X= xenogamia, A= autogamia.

Especie	Sistema reproductivo
<i>Barkeria skinneri</i> Paxton	X
<i>Barkeria uniflora</i> (La Llave & Lex.) Dressler & Halb	A
<i>Bletia campanulata</i> Lex.	A
<i>Bletia purpurea</i> (Lam.) D.C.	A
<i>Bletia reflexa</i> Lindl.	A
<i>Brassavola subulifolia</i> Lindl.	A
<i>Brassavola tuberculata</i> Hook	A
<i>Cattleya coccinea</i> Lindl.	X
<i>Cattleya labiata</i> (Linden) Schltr.	X
<i>Cattleya violacea</i> (Kunth) Rolfe	A
<i>Encyclia acutifolia</i> Schltr.	X
<i>Encyclia adenocarpon</i> Schltr.	X
<i>Encyclia adenocaula</i> (La Llave & Lex.) Schltr.	X
<i>Encyclia altissima</i> Schltr.	A
<i>Encyclia bractescens</i> (Lindl.) Hoehne	X
<i>Encyclia candollei</i> Schltr.	X
<i>Encyclia chloroleuca</i> Neumann	A
<i>Encyclia gravida</i> Schltr	A
<i>Encyclia tampensis</i> Small	A
<i>Epidendrum magnoliae</i> Muhl.	X
<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	X
<i>Guarianthe aurantiaca</i> (Bateman) Dressler & W. E. Higgins	A
<i>Hexalectris spicata</i> (Walter) Barnhart	X
<i>Laelia anceps</i> Lindl.	X
<i>Laelia autumnalis</i> Lindl.	X
<i>Prosthechea cochleata</i> (L.) W. E. Higgins	A
<i>Prosthechea concolor</i> (La Llave & Lex.) W. E. Higgins	X
<i>Prosthechea mariae</i> (Ames) W. E. Higgins	X
<i>Prosthechea michuacana</i> (La Llave & Lex.) W. E. Higgins	X
<i>Tolumnia bahamensis</i> (Nash ex Britton & Millsp.) Braem	A
<i>Tolumnia variegata</i> (Sw.) Braem	X
<i>Tipularia discolor</i> (Pursh) Nutt.	A

Anexo 3. Lista de las especies utilizadas para la estimación del nivel de integración floral en rasgos de atracción entre especies con sistema de compatibilidad contrastante de la tribu Epidendreae. AC= autocompatible, AI= autoincompatible.

Especie	Sistema de compatibilidad
<i>Cattleya coccinea</i> Lindl.	AC
<i>Encyclia tampensis</i> Small	AI
<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	AI
<i>Laelia autumnalis</i> Lindl.	AC
<i>Prosthechea cochleata</i> (L.) W. E. Higgins	AC
<i>Tolumnia variegata</i> (Sw.) Braem	AI
<i>Tipularia discolor</i> (Pursh) Nutt.	AC

Anexo 4. Lista de las especies utilizadas para la estimación del nivel de integración floral en rasgos de atracción del género *Encyclia* (Epidendreae), así como su comparación entre especies con sistema reproductivo contrastante. X= xenogamia, A= autogamia.

Especie	SR
<i>Encyclia acutifolia</i> Schltr.	X
<i>Encyclia adenocarpa</i> Schltr.	X
<i>Encyclia adenocaula</i> (La Llave & Lex.) Schltr.	X
<i>Encyclia altissima</i> Schltr.	A
<i>Encyclia bractescens</i> (Lindl.) Hoehne	X
<i>Encyclia candollei</i> Schltr.	X
<i>Encyclia chloroleuca</i> Neumann	A
<i>Encyclia grvida</i> Schltr	A
<i>Encyclia tampensis</i> Small	A

Anexo 5. Valor promedio ($\pm$ e.e.) de los rasgos de atracción medidos en 50 especies de la familia Orchidaceae con sistema reproductivo autógeno y xenógeno. LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia.

Especie	LSD (mm)	ASD (mm)	LSL (mm)	ASL (mm)	LP (mm)	AP (mm)	LL (mm)	AL (mm)	LI (mm)
Especies autogámicas									
<i>Arethusa bulbosa</i> L.	28.07 ± 1.97	4.17 $\pm$ 0.24	28.90 $\pm$ 6.85	4.79 $\pm$ 4.17	26.31 $\pm$ 21.8	4.83 $\pm$ 4.03	21.60 $\pm$ 17.76	9.56 $\pm$ 7.88	140.3 $\pm$ 124.9
<i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes	12.25 $\pm$ 0.59	2.02 $\pm$ 0.08	11.83 $\pm$ 0.43	1.83 $\pm$ 0.19	12.01 $\pm$ 0.46	2.31 $\pm$ 1.87	14.89 $\pm$ 13.83	10.4 $\pm$ 8.72	73.79 $\pm$ 76.59
<i>Aganisia cyanea</i> (Lindl.) Rchb. f.	25.52 $\pm$ 0.87	15.50 $\pm$ 1.23	24.34 $\pm$ 1.02	15.67 ± 0.60	22.10 $\pm$ 0.50	17.8 $\pm$ 0.40	19.62 $\pm$ 0.92	17.35 ± 1.17	184.9 $\pm$ 205.2
<i>Aspasia epidendroides</i> Lindl.	12.66 $\pm$ 1.13	3.51 $\pm$ 0.17	12.14 $\pm$ 0.84	3.37 $\pm$ 2.99	13.25 $\pm$ 12.04	3.83 $\pm$ 3.43	12.45 $\pm$ 13.76	7.41 $\pm$ 7.98	140.0 $\pm$ 82.60
<i>Brassia caudata</i> (L.) Lindl.	67.11 $\pm$ 8.70	3.8 $\pm$ 2.87	101.6 $\pm$ 84.52	3.74 $\pm$ 3.27	32 $\pm$ 39.73	4.26 $\pm$ 3.64	17.99 $\pm$ 18.24	7.25 $\pm$ 8.15	254.22 ± 282
<i>Cyanaeorchis arundinae</i> Barb. Rodr.	15.60 $\pm$ 3.06	5.99 $\pm$ 0.50	16.62 $\pm$ 3.90	6.27 $\pm$ 0.56	12.30 $\pm$ 2.13	3.57 $\pm$ 0.44	10.42 $\pm$ 1.09	4.6 $\pm$ 1.17	498 $\pm$ 81.65
<i>Eulophia graminea</i> Lindl.	8.02 $\pm$ 0.47	1.34 $\pm$ 0.14	6.83 $\pm$ 7.46	1.17 $\pm$ 1.29	60.7 $\pm$ 0.95	1.52 $\pm$ 1.57	6.92 $\pm$ 7.15	2.97 $\pm$ 3.21	405.6 $\pm$ 281.4
<i>Oncidium ensatum</i> Lindl.	9.29 $\pm$ 0.98	1.97 $\pm$ 0.37	8.76 $\pm$ 0.80	1.88 $\pm$ 0.29	7.77 $\pm$ 0.55	2.61 $\pm$ 0.39	7.57 $\pm$ 0.40	4.95 $\pm$ 0.13	958.03 ± 98.45
<i>Dendrobium anosmum</i> Lindl.	61.23 $\pm$ 3.44	13.45 $\pm$ 0.86	65.30 $\pm$ 4.12	13.19 ± 0.72	62.43 $\pm$ 4.25	23.36 ± 2.79	58.43 $\pm$ 4.43	39.17 ± 6.67	698.18 ± 117.5
<i>Dendrobium nobile</i> Lindl.	47.87 $\pm$ 47.86	10.03 $\pm$ 13.68	43.15 $\pm$ 46.83	10.33 ± 1.18	48.03 $\pm$ 2.24	23.82 ± 2.01	37.71 $\pm$ 4.62	29.67 ± 2.28	219.39 ± 70.73
<i>Barkeria uniflora</i> (La Llave & Lex.) Dressler & Halb	17.04 $\pm$ 1.31	7.75 $\pm$ 6.78	19.55 $\pm$ 19.93	7.94 $\pm$ 6.04	18.7 $\pm$ 18.36	10.7 $\pm$ 10.07	15.76 $\pm$ 17.82	8.84 $\pm$ 11.35	298.86 ± 42.60

Anexo 5. Continuación.

Especie	LSD (mm)	ASD (mm)	LSL (mm)	ASL (mm)	LP (mm)	AP (mm)	LL (mm)	AL (mm)	LI (mm)
<i>Bletia campanulata</i> Lex.	23.66± 3.14	4.86± 0.82	21.36± 3.16	4.86± 0.50	21.30± 3.14	5.26± 0.77	21.2± 3.81	8.33± 1.90	312.89 ± 40.85
<i>Bletia purpurea</i> (Lam.) D.C.	18.07± 0.76	8.31± 0.40	18.71± 1.03	7.03± 0.35	19.37± 1.54	9.21± 0.75	17.95± 1.36	10.87 ± 0.93	466.12 ± 140.5
<i>Bletia reflexa</i> Lindl.	21.51± 1.65	4.84± 0.41	21.29± 1.44	5.17± 0.31	21.85± 1.48	6.52± 0.20	22.48± 1.15	10.8± 1.22	296.93 ± 31.3
<i>Brassavola subulifolia</i> Lindl.	30.85± 3.29	1.88± 0.07	29.53± 2.38	1.93± 0.19	28.24± 1.91	1.69± 0.14	25.66± 2.91	12.08 ± 1.05	124.66 ± 53.9
<i>Brassavola tuberculata</i> Hook	50.85± 5.37	4.69± 4.58	50.1± 5.93	2.67± 4.38	29.3± 50.54	3.78± 4.92	25.96± 38.83	22.6± 1.97	109.21 ± 26.58
<i>Cattleya violacea</i> (Kunth) Rolfe	73.19± 6.31	20.21± 19.52	66.77± 5.21	21.74 ± 1.60	65.48± 3.49	27.70 ± 1.60	59.62± 2.75	33.30 ± 2.98	574.62 ± 103.6
<i>Encyclia altissima</i> Schltr.	15.07± 0.9	4.63± 0.47	14.85± 0.71	4.21± 0.40	14.29± 0.57	4.42± 3.81	16.96± 1.18	12.73 ± 1.21	568.89 ± 87.92
<i>Encyclia chloroleuca</i> Neumann	11.76± 0.54	2.80± 0.17	11.59± 0.57	2.76± 0.20	11.53± 0.23	2.58± 0.39	10.69± 0.42	4.66± 0.50	210.21 ± 41.72
<i>Encyclia tampensis</i> Small	19.51± 3.16	5.07± 0.80	19.11± 3.21	4.41± 0.84	18.77± 3.10	4.48± 0.78	9.36± 0.88	6.58± 0.46	358.8± 94
<i>Encyclia gravida</i> Schltr	13.93± 0.98	3.33± 0.48	13.00± 1.76	3.05± 0.33	14.00± 0.77	3.51± 0.38	12.36± 0.55	4.58± 0.24	399.55 ± 41.40
<i>Guarianthe aurantiaca</i> (Bateman) Dressler & W. E. Higgins	18.13± 2.39	3.36± 0.30	17.34± 2.50	3.19± 0.30	16.87± 2.3	3.70± 0.38	14.53± 2.46	7.12± 0.80	125.98 ± 20.85
<i>Protheschea cochleata</i> (L.) W. E. Higgins	38.92± 2.99	2.77± 0.11	36.31± 2.45	2.67± 0.14	41.36± 3.68	3.61± 0.29	20.44± 1.28	39.2± 16.60	252.78 ± 29.94
<i>Tolumnia bahamensis</i> (Nash ex Britton & Millsp.) Braem	3.09± 0.42	1.05± 0.12	3.51± 0.67	1.03± 0.13	4.45± 0.53	2.33± 0.40	8.20± 0.97	9.40± 0.97	378.37 ± 54.42
<i>Tipularia discolor</i> (Pursh) Nutt.	4.86± 0.40	1.26± 0.13	4.58± 0.60	1.29± 0.12	5.0± 0.54	0.76± 0.1	3.4± 0.21	0.86± 0.12	321.31 ± 29.20
<i>Diuris pedunculata</i> R. Br.	9.45± 0.97	3.41± 0.39	9.0± 1	3.23± 0.34	12.82± 1.38	1.01± 0.19	8.72± 0.80	5.23± 0.54	163.58 ± 16.28

Anexo 5. Continuación.

Especie	LSD (mm)	ASD (mm)	LSL (mm)	ASL (mm)	LP (mm)	AP (mm)	LL (mm)	AL (mm)	LI (mm)
<i>Cleistesiosopsis oricamporum</i> P. M. Br.	22.56± 1.45	1.88± 0.20	22.50± 1.32	2.46± 0.19	15.43± 1.05	4.20± 0.34	18.60± 1.1	6.97± 0.34	224.87 ± 18.67
Especies xenogámicas									
<i>Calopogon barbatus</i> Ames	20.02± 1.16	5.83± 0.29	18.44± 1.04	5.29± 0.29	16.15± 1.17	7.07± 0.24	17.69± 5.40	11.17 ± 1.25	353.63 ± 47.88
<i>Calopogon multiflorus</i> Lindl.	7.91± 0.51	4.32± 0.54	7.70± 0.56	4.80± 0.33	10.32± 0.40	2.80± 0.17	5.43± 0.47	5.08± 0.22	198.63 ± 13.23
<i>Calopogon pallidus</i> Chapman	11.14± 0.66	3.40± 0.45	9.98± 0.53	3.16± 0.57	11.06± 1.18	3.62± 0.60	7.74± 0.17	4.94± 0.34	319.11 ± 37.47
<i>Calopogon tuberosus</i> (L.) Britton, Sterns & Poggenb	11.95± 0.70	6.55± 0.18	11.13± 0.76	6.02± 0.39	12.42± 0.72	3.97± 0.36	9.93± 0.81	5.76± 0.69	247.30 ± 18.44
<i>Calanthe discolor</i> Lindl.	7.27± 0.28	1.17± 0.16	6.93± 0.50	1.64± 0.23	7.00± 0.44	1.61± 0.12	7.00± 0.25	3.55± 0.49	172.57 ± 26.6
<i>Trichocentrum biorbicular</i> (Balam & Cetzal) R. Jiménez y Solano	7.46± 1.40	1.92± 0.44	7.15± 1.32	1.83± 0.40	6.14± 0.70	1.78± 0.25	9.07± 1.17	12.87 ± 2.57	422.07 ± 32.79
<i>Barkeria skinneri</i> Paxton	11.69± 1.42	3.10± 0.40	11.86± 1.16	3.64± 0.25	12.45± 0.66	4.19± 0.40	11.51± 0.40	5.61± 0.53	288.94 ± 9.27
<i>Cattleya coccinea</i> Lindl.	21.78± 1.08	6.89± 0.27	20.58± 1.77	5.93± 0.26	23.71± 0.52	14.94 ± 0.40	14.83± 0.13	14.29 ± 0.29	120.61 ± 25.79
<i>Cattleya labiata</i> (Linden) Schltr.	81.88± 2.32	17.21± 1.23	74.62± 2.51	16.88 ± 0.41	81.23± 2.84	48.50 ± 2.37	74.20± 1.09	5.43± 0.89	NA
<i>Encyclia acutifolia</i> Schltr.	29.02± 8.46	6.64± 1.97	27.93± 6.47	6.20± 1.82	27.79± 5.88	6.60± 1.52	20.53± 4.99	7.61± 1.19	658.3± 471.5
<i>Encyclia adenocarpa</i> Schltr.	12.27± 0.21	2.70± 0.10	11.70± 0.43	2.66± 0.31	11.05± 0.44	2.50± 0.32	9.95± 0.56	6.69± 1.34	341.67 ± 85.72
<i>Encyclia adenocaula</i> (La Llave & Lex.) Schltr.	66.10± 7.15	7.13± 0.87	58.46± 5.98	6.39± 0.76	63.08± 6.68	7.95± 0.74	49.21± 4.92	25.7± 1.60	570.76 ± 78.90
<i>Encyclia bractescens</i> (Lindl.) Hoehne	27.48± 2.58	3.94± 0.32	24.94± 1.84	2.83± 0.20	28.19± 1.81	3.86± 0.28	22.23± 2.11	16.10 ± 3.12	320± 31.98

Anexo 5. Continuación.

Especie	LSD (mm)	ASD (mm)	LSL (mm)	ASL (mm)	LP (mm)	AP (mm)	LL (mm)	AL (mm)	LI (mm)
<i>Encyclia candollei</i> Schltr.	22.05± 1.48	5.69± 0.21	21.63± 0.45	5.78± 0.32	20.67± 1.02	6.83± 0.55	17.12± 0.44	8.80± 0.87	367.27 ± 81.38
<i>Epidendrum magnoliae</i> Muhl.	8.16± 0.61	1.66± 0.18	8.16± 0.74	1.47± 0.11	7.87± 0.64	1.0± 0.14	8.49± 0.90	4.75± 0.53	102.85 ± 25.09
<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	31.82± 3.78	2.14± 0.35	32.60± 3.17	1.93± 0.25	32.23± 3.62	2.99± 1.50	20.73± 2.96	10.95 ± 1.29	43.97± 2.23
<i>Hexalectris spicata</i> (Walter) Barnhart	14.53± 0.54	3.43± 0.37	14.27± 0.67	3.47± 0.22	13.80± 0.47	4.12± 0.31	13.14± 0.48	7.77± 0.36	412.1± 60.61
<i>Laelia anceps</i> Lindl.	43.96± 2.82	7.73± 0.78	44.61± 1.70	7.90± 0.51	42.90± 1.35	13.44 ± 0.79	35.62± 1.86	21.02 ± 2.10	581.71 ± 89.9
<i>Laelia autumnalis</i> Lindl.	36.19± 0.44	7.55± 0.72	34.09± 1.30	5.62± 0.34	30.69± 1.60	12.28 ± 0.32	26.39± 0.62	15.34 ± 1.40	866.65 ± 227
<i>Prosthechea concolor</i> (La Llave & Lex.) W. E. Higgins	7.27± 0.29	1.72± 0.16	6.93± 0.5	1.64± 0.23	7.00± 0.44	1.61± 0.12	7.00± 2.25	3.55± 0.49	172.57 ± 26.6
<i>Prosthechea mariae</i> (Ames) W. E. Higgins	49.57± 3.27	10.36± 0.85	47.39± 2.11	10.64 ± 0.85	48.20± 2.40	6.82± 0.73	75.0± 5.60	54.87 ± 4.70	190.85 ± 15.12
<i>Prosthechea michuacana</i> (La Llave & Lex.) W. E. Higgins	8.28± 0.66	2.09± 0.24	7.84± 0.65	2.12± 0.26	7.15± 0.58	1.63± 0.20	6.49± 1.06	3.63± 0.66	501.24 ± 95.17
<i>Tolumnia variegata</i> (Sw.) Braem	3.42± 0.23	1.52± 0.15	3.47± 0.14	1.13± 0.14	4.95± 0.22	2.97± 0.27	9.7± 0.47	11.22 ± 0.88	151.94 ± 18.37
<i>Platanthera psycodes</i> (L.) A. Gray	5.70± 0.87	1.79± 0.19	6.43± 0.98	2.15± 0.34	6.68± 1.02	4.13± 0.70	9.93± 1.89	12.80 ± 1.66	622.99 ± 26.03
<i>Cleistesiopsis divaricata</i> (L.) Pansarin & F. Barros	33.83± 2.50	2.50± 2.27	32.83± 2.12	2.69± 0.40	25.89± 1.60	6.14± 0.77	27.47± 2.52	13.02 ± 1.32	274.49 ± 40.32
<i>Pogonia ophioglossoides</i> (L.) Ker Gawl.	15.55± 0.29	3.59± 0.05	14.28± 0.16	3.16± 0.10	13.93± 0.06	4.18± 0.17	15.11± 0.16	6.24± 0.31	177.17 ± 24.08

Anexo 6. Coeficiente de variación (%) de rasgos de atracción medidos en 50 especies de la familia Orchidaceae con sistema reproductivo contrastante (autogamia y xenogamia). LSD= longitud del sépalo dorsal, ASD= ancho del sépalo dorsal, LSL= longitud de los sépalos laterales, ASL= ancho de los sépalos laterales, LP= longitud de los pétalos, AP= ancho de los pétalos, LL= longitud del labelo, AL= ancho del labelo, LI= longitud de la inflorescencia.

Especie	LSD	ASD	LSL	ASL	LP	AP	LL	AL	LI
Especies autogámicas									
<i>Arethusa bulbosa</i> L.	15.7	12.7	53.0	9.5	12.7	12.5	18.4	15.3	18.7
<i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes	10.7	9.3	8.1	23.0	8.6	19.5	7.6	18.4	16.8
<i>Aganisia cyanea</i> (Lindl.) Rchb. f.	7.6	17.8	9.4	8.3	5.1	4.6	10.4	15.2	29
<i>Aspasia epidendroides</i> Lindl.	20.0	10.6	15.5	10.7	12.13	8.8	23.8	15.7	42.8
<i>Brassia caudata</i> (L.) Lindl.	29.0	29.4	15.2	12.9	33.5	24.0	8.7	40.9	45.0
<i>Cyanaeorchis</i> <i>arundinae</i> Barb. Rodr.	19.7	8.0	23.4	9.0	17.4	12.5	10.0	25.4	16.4
<i>Eulophia graminea</i> Lindl.	13.2	22.5	14.5	17.8	10.5	15.5	11.6	10.6	54.4
<i>Oncidium ensatum</i> Lindl.	23.7	41.7	20.4	34.9	15.8	33.6	10.5	6.0	23.0
<i>Dendrobium anosmum</i> Lindl.	12.6	14.4	14.1	12.2	15.2	26.7	17.0	38.1	37.6
<i>Dendrobium nobile</i> Lindl.	9.5	23.4	7.4	25.5	10.4	18.9	27.4	17.2	72.1
<i>Barkeria uniflora</i> (La Llave & Lex.) Dressler & Halb	17.1	28.3	16.6	31.6	22.1	22.7	18.5	27.6	31.8
<i>Bletia campanulata</i> Lex.	29.6	37.7	33.1	22.0	32.9	32.8	40.1	50.9	29.2

Anexo 6. Continuación

Especie	LSD	ASD	LSL	ASL	LP	AP	LL	AL	LI
<i>Bletia purpurea</i> (Lam.) D. C.	9.4	11.0	12.3	11.0	17.8	18.1	17.0	19.2	67.4
<i>Bletia reflexa</i> Lindl.	17.2	18.9	15.12	13.4	15.2	6.9	11.5	25.1	23.6
<i>Brassavola subulifolia</i> Lindl.	23.8	8.6	18.0	21.8	15.1	18.1	25.3	19.4	96.7
<i>Brassavola tuberculata</i> Hook	38.6	43.0	46.4	30.2	45.5	31.0	41.7	26.3	41.0
<i>Cattleya violacea</i> (Kunth) Rolfe	19.3	14.7	17.5	16.5	11.9	12.9	10.3	20.0	40.3
<i>Encyclia altissima</i> Schltr.	13.4	22.7	10.7	20.7	9.0	19.8	15.6	21.4	34.6
<i>Encyclia tampensis</i> Small	36.2	34.6	37.6	42.7	36.9	39.0	20.9	15.7	58.6
<i>Guarianthe aurantiaca</i> (Bateman) Dressler & W. E. Higgins	29.5	20.1	32.3	19.3	31.0	23.2	37.9	25.0	37.0
<i>Protheschea cochleata</i> (L.) W. E. Higgins	17.2	8.6	15.1	11.7	20.0	18.1	14.0	89.0	26.5
<i>Tolumnia bahamensis</i> (Nash ex Britton & Millsp.) Braem	30.5	24.7	42.9	28.3	26.6	36.0	26.4	23.1	32.2
<i>Tipularia discolor</i> (Pursh) Nutt.	18.6	23.1	29.5	21.2	24.1	22.4	13.7	31.9	20.3
<i>Diuris pedunculata</i> R. Br.	22.9	25.4	24.8	23.5	24.2	41.3	20.7	23.0	22.3
<i>Cleistesiopsis</i> <i>oricamporum</i> P. M. Br.	14.4	23.4	13.2	17.5	15.1	17.9	12.7	10.8	18.6

Anexo 6. Continuación

Especie	LSD	ASD	LSL	ASL	LP	AP	LL	AL	LI
Especies xenogámicas									
<i>Calopogon barbatus</i> Ames	13	11.1	12.6	12.4	16.1	7.6	68.3	25	30.3
<i>Calopogon multiflorus</i> Lindl.	14.4	28	16.2	15.4	8.8	13.8	19.4	9.6	14.9
<i>Calopogon pallidus</i> Chapman	13.2	29.5	11.8	40.2	26.2	35.3	4.9	15.6	26.3
<i>Calopogon tuberosus</i> (L.) Britton, Sterns & Poggenb	13.1	6.2	15.2	14.4	13.0	20.0	18.3	26.7	16.7
<i>Calanthe discolor</i> Lindl.	13.4	19.6	8.5	13.3	5.8	11.7	9.5	20.2	19.0
<i>Trichocentrum</i> <i>biorbiculare</i> (Balam & Cetzal) R. Jiménez y Solano	42.0	50.8	41.4	48.5	25.3	34.4	44.7	55.3	17.4
<i>Barkeria skinneri</i> Paxton	27.2	29.0	21.9	15.2	11.8	19.0	7.8	21.2	7.2
<i>Cattleya coccinea</i> Lindl.	11.1	8.9	19.3	9.8	4.9	6.0	1.9	4.5	47.8
<i>Cattleya labiata</i> (Linden) Schltr.	6.3	16.0	7.5	5.4	10.9	10.9	3.3	3.6	0
<i>Encyclia acutifolia</i> Schltr.	29.1	29.7	23.1	29.4	21.2	23.1	24.3	15.6	71.6
<i>Encyclia adenocarpa</i> Schltr.	3.8	8.2	8.2	26.4	9.0	28.5	12.6	45.0	56.1

Anexo 6. Continuación

Especie	LSD	ASD	LSL	ASL	LP	AP	LL	AL	LI
<i>Encyclia adenocaula</i> (La Llave & Lex.) Schltr.	29.1	29.7	23.1	29.4	21.1	23.1	24.3	15.6	71.6
<i>Encyclia candollei</i> Schltr.	15.1	8.3	4.6	12.7	11.0	18.0	5.8	22.13	50.0
<i>Epidendrum magnoliae</i> Muhl.	16.6	24.8	20.4	16.6	18.2	30.4	23.8	25.4	54.5
<i>Epidendrum</i> <i>nocturnum</i> Jacq.	26.6	37.4	21.7	28.6	25.1	100	32.0	26.4	11.4
<i>Hexalectris spicata</i> (Walter) Barnhart	8.4	23.9	10.5	13.9	7.6	17.0	8.1	10.4	32.9
<i>Laelia anceps</i> Lindl.	14.3	22.6	8.5	14.4	7.0	13.1	11.7	22.2	34.6
<i>Laelia autumnalis</i> Lindl.	2.7	21.3	8.5	16.0	11.5	5.9	5.3	20.5	58.8
<i>Prosthechea concolor</i> (La Llave & Lex.) W. E. Higgins	8.7	21.2	16.2	31.8	14.0	16.7	8.0	30.9	34.5
<i>Prosthechea mariae</i> (Ames) W. E. Higgins	14.7	18.4	10.0	18.0	11.0	24.1	16.6	19.2	17.7
<i>Prosthechea</i> <i>Michuacana</i> (La Llave & Lex.) W. E. Higgins	17.7	25.5	18.6	27.6	16.3	27.3	36.4	100	42.5
<i>Tolumnia variegata</i> (Sw.) Braem	14.8	22.2	9.1	27.4	9.7	20.7	10.8	17.3	27.0
<i>Platanthera psycodes</i> (L.) A. Gray	34.0	24.1	34.0	35.4	34.4	37.5	42.6	29.0	9.3

Anexo 6. Continuación

Especie	LSD	ASD	LSL	ASL	LP	AP	LL	AL	LI
<i>Cleistesiospis</i> <i>divaricata</i> (L.) Pansarin & F. Barros	16.5	24.0	14.5	33.7	13.8	27.9	20.5	22.7	32.8
<i>Pogonia</i> <i>ophioglossoides</i> (L.) Ker Gawl.	0.04	3.1	2.6	7.2	1.0	8.8	2.4	11.0	30.4

Anexo 7. Coeficiente de integración floral (CV %) promedio de los nueve rasgos de atracción estudiados, de 50 especies de la familia Orchidaceae con sistema reproductivo (SR) contrastante: autogamia (A) y xenogamia (X).

Subfamilia	Tribu	Especie	SR	CV (%)
Epidendroideae	Arethuseae	<i>Arethusa bulbosa</i> L.	A	48.83
		<i>Calopogon barbatus</i> Ames	X	35.67
		<i>Calopogon multiflorus</i> Lindl.	X	43.48
		<i>Calopogon pallidus</i> Chapman	X	40.00
		<i>Calopogon tuberosus</i> (L.) Britton, Sterns & Poggenb.	X	40.66
	Calypsoeae	<i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes	A	49.03
	Collabieae	<i>Calanthe discolor</i> Lindl.	X	38.93
	Cymbidieae	<i>Aganisia cyanea</i> (Lindl.) Rchb. f.	A	28.93
		<i>Aspasia epidendroides</i> Lindl.	A	30.74
		<i>Brassia caudata</i> (L.) Lindl.	A	29.56
		<i>Cyanaeorchis arundinae</i> Barb. Rodr.	A	43.21
		<i>Eulophia graminea</i> Lindl.	A	56.53
		<i>Oncidium ensatum</i> Lindl.	A	37.67
		<i>Trichocentrum biorbiculare</i> (Balam & Cetzal) R. Jiménez y Solano	X	43.18
	Dendrobieae	<i>Dendrobium anosmum</i> Lindl.	A	38.59
		<i>Dendrobium nobile</i> Lindl.	A	39.83
	Epidendreae	<i>Barkeria skinneri</i> Paxton	X	30.71
		<i>Barkeria uniflora</i> (La Llave & Lex.) Dressler & Halb	A	63.03
		<i>Bletia campanulata</i> Lex.	A	68.72
		<i>Bletia purpurea</i> (Lam.) D.C.	A	49.26
		<i>Bletia reflexa</i> Lindl.	A	39.52
		<i>Brassavola subulifolia</i> Lindl.	A	48.08
		<i>Brassavola tuberculata</i> Hook	A	70.08
		<i>Cattleya coccinea</i> Lindl.	X	30.26
		<i>Cattleya labiata</i> (Linden) Schltr.	X	60.12
		<i>Cattleya violacea</i> (Kunth) Rolfe	A	43.12
		<i>Encyclia acutifolia</i> Schltr.	X	59.33
		<i>Encyclia adenocarpa</i> Schltr.	X	42.40
		<i>Encyclia adenocaula</i> (La Llave & Lex.) Schltr.	X	51.18
		<i>Encyclia altissima</i> Schltr.	A	51.31
		<i>Encyclia candollei</i> Schltr.	X	37.97
		<i>Encyclia tampensis</i> Small	A	62.35
		<i>Epidendrum magnoliae</i> Muhl.	X	56.92
		<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	X	38.17
		<i>Guarianthe aurantiaca</i> (Bateman) Dressler & W. E. Higgins	A	61.83
		<i>Hexalectris spicata</i> (Walter) Barnhart	X	52.72
		<i>Laelia anceps</i> Lindl.	X	38.10
		<i>Laelia autumnalis</i> Lindl.	X	34.10
		<i>Prosthechea cochleata</i> (L.) W. E. Higgins	A	27.95

Anexo 7. Continuación.

Subfamilia	Tribu	Especie	SR	Coefficiente (%)
Epidendroideae	Epidendreae	<i>Prosthechea concolor</i> (La Llave & Lex.) W. E. Higgins	X	29.58
		<i>Prosthechea mariae</i> (Ames) W. E. Higgins	X	74.74
		<i>Prosthechea michuacana</i> (La Llave & Lex.) W. E. Higgins	X	63.87
		<i>Tolumnia bahamensis</i> (Nash ex Britton & Millsp.) Braem	A	64.91
		<i>Tolumnia variegata</i> (Sw.) Braem	X	31.85
		<i>Tipularia discolor</i> (Pursh) Nutt.	A	62.60
Orchidoideae	Diurideae	<i>Diuris pedunculata</i> R. Br.	A	44.44
	Orchideae	<i>Platanthera psycodes</i> (L.) A. Gray	X	59.06
Vanilloideae	Pogoniinae	<i>Cleistesiosis divaricata</i> (L.) Pansarin & F. Barros	X	60.50
		<i>Cleistesiosis oricamporum</i> P. M. Br.	A	42.03
		<i>Pogonia ophioglossoides</i> (L.) Ker Gawl.	X	22.73

Anexo 7. Participación en congresos y cursos.



El Centro de Desarrollo Regional y Científico

Otorga la presente

Constancia

Arelee Estefanía Muñoz Hernández

Por haber concluido el curso “Mondays Night R”

Temas selectos de Estadística

Impartido en línea en el mes de julio 2021,

con un total de 10 horas



Dra. Cristina Alejandra Domínguez Mendoza
No. RENIECYT 2000272



Registro:
DGEC - BUAP - Fac. Cs. Biol. - L / CT - 032 / 21
Folio: 3, Foja 398
Del libro de Registros 01/21

La Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

A través de la Facultad de Ciencias Biológicas
otorga la presente

CONSTANCIA DE ACTUALIZACIÓN

A: **Arelee Estefanía Muñoz Hernández**

Por haber asistido y acreditado el Curso - Taller en Línea

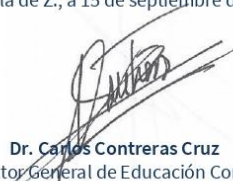
Introducción de Estadística en R

Realizado del 26 de julio al 06 de agosto 2021

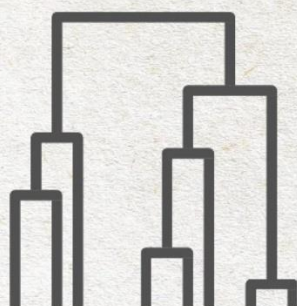
Valor Curricular: 30 horas

“Pensar bien, para vivir mejor”

H. Puebla de Z., a 15 de septiembre de 2021


Dr. Carlos Contreras Cruz
Director General de Educación Continua





La Sociedad Botánica de México, A.C.,
otorga el presente reconocimiento a:



Arelee Estefanía Muñoz Hernández

Por haber concluído exitosamente el curso "Análisis
filogenético utilizando datos morfológicos", del 17
al 19 de noviembre de 2021, en formato virtual
y con una duración de 12 h.



Dra. Heike Vibrans
Presidenta

Dr. Pablo Carrillo Reyes
Vicepresidente



Dr. Gilberto Ocampo
Instructor del curso



BUAP

Registro:
DGEC-BUAP-Fac. Cs. Biol. -H / CT-E- 022/22
Folio: 1, Foja 346
Del libro de Registros 01/22

La Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

A través de la Facultad de Ciencias Biológicas
otorga la presente

CONSTANCIA DE ACTUALIZACIÓN

A: **Arelee Estefanía Muñoz Hernández**

Por haber concluído de manera satisfactoria el Curso - Taller

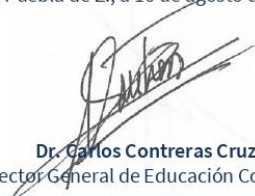
Análisis de las Comunidades Biológicas

Realizado del 01 al 28 de Junio de 2022

Valor Curricular: 40 horas

“Pensar bien, para vivir mejor”

H. Puebla de Z., a 16 de agosto de 2022


Dr. Carlos Contreras Cruz
Director General de Educación Continua





BUAP



Los retos de la Botánica
en el Antropoceno

La Benemérita Universidad Autónoma de Puebla y
la Sociedad Botánica de México A.C.

otorgan la presente

CONSTANCIA

A: Arelee Estefanía Muñoz Hernández

Por haber asistido al curso pre-congreso

Montaje de ejemplares de herbario

Puebla 2022
Atentamente

H. Puebla de Zaragoza, a 30 de septiembre de 2022

Dra. Heike Vibrans

Presidenta de la Sociedad Botánica de México

Dra. Etelvina Gándara

Presidenta del XXII Congreso Mexicano de Botánica



BUAP



Los retos de la Botánica
en el Antropoceno

La Benemérita Universidad Autónoma de Puebla y
La Sociedad Botánica de México A.C.
otorgan la presente

CONSTANCIA

A: Arelee Estefanía Muñoz Hernández

Por su participación como ponente en la modalidad de Cartel
con el trabajo titulado: **Integración intra-floral de rasgos de atracción en
especies de la tribu Epidendreae (Orchidaceae) con sistemas reproductivos
contrastantes.**

y en coautoría con: **Dulce María Figueroa Castro, Carlos Castañeda Posadas**

Atentamente

H. Puebla de Zaragoza, a 30 de septiembre de 2022

Dra. Heike Vibrans

Presidenta de la Sociedad Botánica de
México

Dra. Etelvina Gándara

Presidenta del XXII Congreso Mexicano de
Botánica