

Ciencia Nicolaita 89

ISSN: 2007-7068



Universidad
Michoacana
de San Nicolás
de Hidalgo

Cambio de color en las flores y producción asexual de semillas en *Fuchsia thymifolia* (Onagraceae)

Floral color change and asexual seed production in *Fuchsia thymifolia* (Onagraceae)

Cinthy Indira Cervantes Díaz y Eduardo Cuevas García*

Para citar este artículo: Cervantes Díaz Cinthy Indira y Cuevas García Eduardo, 2023. Cambio de color en las flores y producción asexual de semillas en *Fuchsia thymifolia* (Onagraceae). Ciencia Nicolaita no. 89, 44-52. DOI: <https://doi.org/10.35830/cn.vi89.706>



Historial del artículo:

Recibido: 7 de febrero de 2023

Aceptado: 4 de junio de 2023

Publicado en línea: diciembre de 2023



Ver material suplementario



Correspondencia de autor: eduardo.cuevas@umich.mx



Términos y condiciones de uso: <https://www.cic.cn.umich.mx/cn/about/privacy>



Envíe su manuscrito a esta revista: <https://www.cic.cn.umich.mx/cn/about/submissions>



Cambio de color en las flores y producción asexual de semillas en *Fuchsia thymifolia* (Onagraceae)

Floral color change and asexual seed production in *Fuchsia thymifolia* (Onagraceae)

Cinthya Indira Cervantes Díaz y Eduardo Cuevas García*

Laboratorio de Evolución de Sistemas Reproductivos en Plantas. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, Morelia, Michoacán, México.

Resumen

El cambio de color de las flores y la producción asexual de semillas (apomixis), son dos fenómenos poco estudiados en las angiospermas. En este trabajo estudiamos ambos fenómenos en *Fuchsia thymifolia*, una especie ginodioica en donde coexisten plantas hembra que únicamente producen flores femeninas y plantas con flores hermafroditas, en dos poblaciones naturales de Michoacán. Para estudiar el cambio de color de las flores, se marcaron botones florales en plantas hembra y hermafroditas, los cuales fueron censados y fotografiados desde el primero hasta el último día de vida de cada flor. Para determinar la producción de semillas por apomixis, se utilizaron plantas hembra donde se excluyeron botones florales de los polinizadores y posteriormente se evaluó la producción de frutos. Encontramos que el cambio de color de las flores ocurre tanto en flores femeninas como hermafroditas y este cambio ocurre independientemente de la polinización. La coloración de las flores fue de blanco, cuando las flores abren a rosa durante el tercer y cuarto día y finalmente guinda en los últimos días de vida de las flores (día 5 a 7-8). Además, las flores femeninas fueron más longevas que las hermafroditas. En cuanto a la apomixis, en ambas poblaciones estudiadas y durante dos años, entre el 16 y 20% de las flores embolsadas produjeron frutos maduros. El cambio de color es similar al detectado en otras especies y en general la mayor coloración coincide con la ausencia de recompensas florales en las flores hermafroditas o con la pérdida de receptividad del estigma en las flores femeninas. En cuanto a la apomixis, se requiere de estudios moleculares que confirmen que las semillas obtenidas son genéticamente idénticas a las plantas hembra, como es de esperarse en este fenómeno.

Palabras clave: Apomixis, ginodioicismo, polinización.

Abstract

Floral color change and the asexual seed production (apomixis) are two phenomena rarely studied in angiosperms. In this study, we assess both phenomena in *Fuchsia thymifolia*, a gynodioecious species where female plants that only produce female flowers, and hermaphroditic plants coexist.

To explore the floral color change, flower buds were marked on female and hermaphrodite plants, which were daily censused and photographed. To determine seed production by apomixis, in two natural populations from Michoacán, flower buds from female plants were excluded from pollinators and fruit production was subsequently evaluated. We found that floral color change occurs in both female and hermaphroditic flowers regardless of pollination. When the flowers open manifest a white color, which changed to pink during the third and fourth day and finally to deep reddish by 5 to 7-8 days, at the end of its life cycle. In addition, female flowers lived more than hermaphrodite ones. Regarding apomixis, in both studied populations and during two years, between 16 and 20% of the bagged flowers produced ripe fruits. The floral color change is similar to the reported in other species where dark coloration coincides with the absence of floral rewards in the hermaphrodite flowers or with the loss of stigma receptivity in the female flowers. Regarding apomixis, molecular studies are required to confirm that the seeds obtained are genetically identical to the female plants, as expected in this phenomenon.

Keywords: Apomixis, gynodioecy, pollination.

Introducción

La reproducción es uno de los eventos claves en el ciclo de vida de cualquier ser vivo. Mientras que en la mayoría de los animales vertebrados la reproducción sexual es la única alternativa, las plantas que producen flores o angiospermas presentan distintos mecanismos reproductivos como la exocruza, la autofertilización y la asexualidad (Richards, 2003; Barrett, 2010). Si bien alrededor del 80% de las especies de angiospermas dependen de polinizadores para su reproducción (Ollerton *et al.*, 2011), algunas plantas presentan propagación vegetativa, ya sea por medio de bulbos, chupones (como en el caso de los agaves), yemas, brotes, etc. De esta manera, se producen individuos “nuevos” que son menos costosos para la planta madre, pero con la desventaja de que son clones, es decir, que son genéticamente idénticos a la planta madre. Se ha estimado que el 68% de las herbáceas perennes en Gran Bretaña presentan algún tipo de reproducción vegetativa (Fenner y Thompson, 2005). Quizá el mecanismo más conocido de reproducción sexual de las angiospermas es la producción de semillas, la cual se puede dar por autofecundación (en el caso de algunas especies hermafroditas) o por exocruza entre distintas plantas de la misma especie (Schemske y Lande, 1985).

Un proceso poco conocido es la producción de semillas “asexuales”, es decir sin meiosis ni fertilización, lo que se conoce como agamosperma o apomixis. Este fenómeno se ha descrito en al menos 34 familias

de angiospermas y es especialmente frecuente en géneros como *Taraxacum*, conocido comúnmente como diente de león (Van Dijk, 2003). De manera similar a lo que ocurre con la propagación vegetativa, las semillas apomícticas son una copia idéntica del genotipo materno, por lo que en términos evolutivos la apomixis estricta puede considerarse un callejón sin salida. Sin embargo, si los clones apomícticos, se reproducen con líneas sexuales se puede incrementar la diversidad genética. En algunos casos, se ha documentado que las líneas apomícticas presentan una distribución más amplia que las líneas sexuales, lo que sugiere que la apomixis puede ayudar a la colonización de ciertos ambientes. A pesar de ser este un aspecto relevante, ha sido muy poco estudiado en las angiospermas (Hojsgaard y Horandl, 2019).

Otro aspecto poco estudiado, pero común en las angiospermas, es el relacionado con el cambio de color de las flores, que implica la ganancia o pérdida de pigmentos que van desde antocianinas, carotenoides y flavonoides, hasta la aparición de betalainas o un cambio de pH vacuolar (Niesenbaum, 1999). Existen por lo menos 33 órdenes, 78 familias y 253 géneros de angiospermas con especies cuyas flores cambian de color a lo largo de su vida (Weiss, 1995). Este proceso ha evolucionado de manera independiente en varias ocasiones, probablemente en respuesta a la selección por reconocimiento visual de los polinizadores, reflejando una convergencia funcional generalizada dentro de las plantas con flores (Oberrat y Böhning-Gaese, 1999).



De acuerdo con Weiss (1995) y Nuttman *et al.* (2006) antes de cambiar de color, las flores emiten una señal que indica la existencia de una recompensa como néctar y/o polen, en el momento en que presentan estigmas receptivos, mientras que las flores donde ya ha ocurrido el cambio de color son generalmente no gratificantes y/o sexualmente inviables. Por lo tanto, una hipótesis propone que el cambio de color en las flores se ha asociado con una disminución en las recompensas florales para los polinizadores, sin embargo, se ha propuesto que en ocasiones las plantas conservan las flores que han cambiado de color para mantener un despliegue floral mayor con la finalidad de atraer polinizadores a larga distancia por engaño, pero una vez que están cerca de las flores, estos podrán identificar y elegir solo aquellas que realmente ofrecen las recompensas esperadas de acuerdo al aprendizaje asociativo con los colores florales (Niesenbaum, 1999; Erickson y Pessoa, 2022). De esta forma, las plantas pueden ser polinizadas más eficientemente y los polinizadores pueden ahorrar tiempo y energía mientras se alimentan. En algunas especies, se ha identificado que el cambio de color es inducido por la fertilización de los óvulos, como en *Lupinus al-bifrons*, *L. pilosus*, *Lotus scoparius* y *Viola cornuta*; mientras que en especies como *Lupinus argenteus*, *Fuchsia excorticata* y *Pulmonaria* sp. el cambio de color está simplemente relacionado con las fases de maduración de las flores (Nuttman *et al.*, 2006).

Existen dos hipótesis para explicar el por qué las plantas conservan flores post-reproductivas, no funcionales, que cambian de color en lugar de simplemente tirarlas. La primera propone que el atractivo de la planta se ve reforzado por la retención de las flores senescentes. La segunda hipótesis se refiere al tiempo necesario para que los procesos fisiológicos de la senescencia o la abscisión de las estructuras atractivas ocurran (Delph y Lively, 1989). Por lo tanto, si la pérdida de estructuras atractivas no se da rápidamente o si se retrasa debido al tiempo requerido para otros procesos fisiológicos (por ejemplo, el crecimiento del tubo polínico), las visitas de polinizadores a flores post reproductivas podrían evitarse a través de un cambio de color asociado a la ausencia de recompensas (Delph y Lively, 1989). El objetivo de este trabajo es evaluar si *Fuchsia thymifolia* presenta producción ase-

xual de semillas y describir el patrón de cambio del color de las flores femeninas y hermafroditas a lo largo de su tiempo de vida.

Materiales y métodos

El estudio se desarrolló en el Parque Nacional de Cerro Garnica, situado a 50 km al este de la ciudad de Morelia, Michoacán. El parque se encuentra a una altitud de entre 2, 900 y 3, 020 msnm y presenta una vegetación de pino-encino, donde el estrato arbustivo está representado por géneros como *Salvia*, *Lupinus* y *Bacharis*. La población de San José de la Cumbre se encuentra a una distancia de 4 km de Garnica y presenta el mismo tipo de vegetación, pero una menor altitud (2, 800 msnm).

El género *Fuchsia* (Onagraceae) comprende 110 especies agrupadas en 12 secciones (Berry *et al.*, 2004). *Fuchsia thymifolia* pertenecen a la sección Encliandra en la que se ha propuesto que su centro de origen y diversificación es el centro de México (Breedlove, 1969). *Fuchsia thymifolia* es un arbusto de 0.5 a 5 m de alto, densamente ramoso, morfológicamente ginodioico, en el que coexisten individuos hermafroditas y hembra en la misma población. Las flores femeninas son pequeñas (0.4-0.6 cm) de diámetro y presentan reminiscencias de anteras muy pequeñas y sin granos de polen (**Fig. 1**), mientras que las flores hermafroditas son más grandes (0.8-1.2 cm) con anteras con granos viables y estigma desarrollado (Arroyo y Raven, 1975; **Fig. 2**). Los polinizadores de esta especie son dípteros y abejas del género *Bombus* (Cervantes *et al.*, 2018).

Longevidad de flores y cambio de color

Durante el año 2013, en la población de Garnica se marcaron 15 plantas hembra y 15 hermafroditas, las cuales estaban separadas entre sí por al menos 5 m. En cada planta se marcaron 10 botones florales próximos a abrir, cada uno de ellos se aisló (con bolsas de tela fina), para evitar su polinización. Se registró el día de apertura de cada flor para fotografiar las flores en sus diferentes días de vida. Después se utilizaron las fotografías para elaborar una clasificación visual del color de la corola en tres categorías: blanco, rosado y guinda (**Figs. 1 y 2**) de acuerdo al día de vida de las flores.

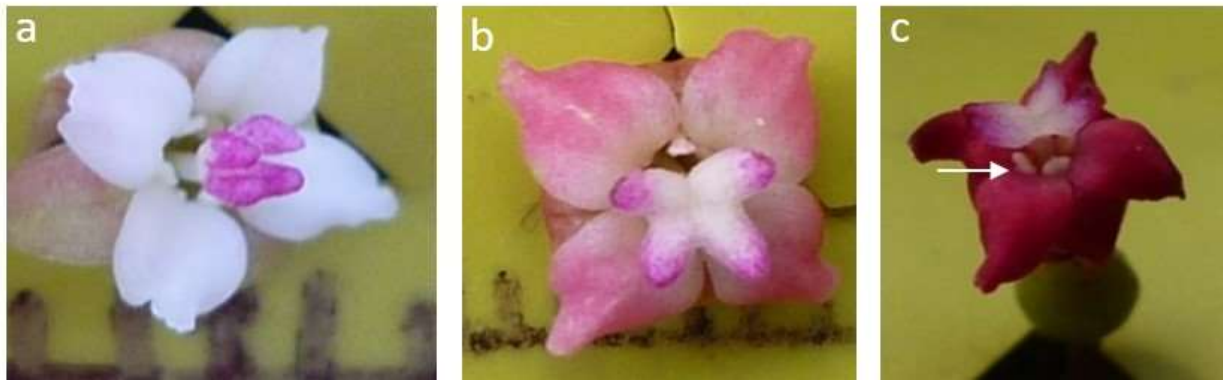


Figura 1. Se muestran ejemplos de las tres categorías de colores observados en las flores hembra de *Fuchsia thymifolia*: a) blanca, b) rosa, y c) guinda. Se puede apreciar al centro de las flores el estigma y la manera en que se abre conforme las flores maduran. La flecha señala las reminiscencias de las anteras.



Figura 2. Colores observados en las flores hermafroditas de *Fuchsia thymifolia*, a) flor blanca, b) flor rosada, y c) flor guinda.

Producción de frutos por apomixis

En julio de 2013 en la población de Garnica se marcaron 30 plantas hembra distintas a las antes mencionadas y en cada una se embolsaron tres botones florales próximos a abrir (90 botones en total). En el 2014, en Garnica y en San José de la Cumbre, se seleccionaron 10 plantas hembra por población. En cada planta se aislaron en promedio 6 botones florales próximos a abrir utilizando bolsas de malla muy fina. En total en Garnica se aislaron 58 botones y 64 en San José de la Cumbre. Posteriormente, fueron monitoreados periódicamente, con la finalidad de registrar si llegaban a producir frutos maduros. Debido a que las flores hembra carecen de anteras con granos de polen, si se registra una producción de frutos, se asume que es por apomixis, ya que no puede haber autofecundación en este tipo de flores por definición.

Resultados

Longevidad de flores y cambio de color

En total se clasificaron 189 fotografías de flores, siendo 109 de hembra y 80 de hermafroditas (**Tabla 1**). El menor número de flores hermafroditas se debe a que en promedio viven menos días (4-5 días) que las flores hembra (6-7 días).

Las fotografías de las flores hembra muestran un cambio de coloración, en donde el primero y segundo día de vida predomina el color blanco con un 88 y un 77%, respectivamente. Para el tercer día, un 61% presenta colores rosados y en el cuarto día un 50% presenta tanto colores rosados como guindas. En el día cinco, el color rosado prevaleció con un 69%. Los días seis y siete, con un color guinda del 61 y 65%, respectivamente. En comparación con las flores hermafroditas, una mayor cantidad de flores hembra permanecieron abiertas hasta el séptimo día, e incluso algunas flores hembra vivieron hasta 10 días (**Figs. 3 y 4**).



Tabla 1
Número de fotografías de flores por morfo por día de vida de *F. thymifolia*.

Flores/Día	1	2	3	4	5	6	7
Hembra	17	13	13	10	16	23	17
Hermafroditas	16	10	17	20	12	5	0

En las flores hermafroditas, se puede apreciar que en los dos primeros días de vida, el color blanco predomina con un 62% y 70%, respectivamente, y para el tercer día, la categoría de color rosado domina con un 59%. Entre los días 4, 5 y 6 ocurrió una proporción de 65, 75 y 100% de flores guindas, respectivamente. Cabe señalar que el color guinda en las flores de este morfo fue visible desde el segundo día con un 10% y el tercer día con un 23%. En este morfo las flores vivieron entre 5 y 6 días (**Figs. 3 y 4**).

Producción de frutos por apomixis

En el 2013 en la población de Garnica, el 19% de las flores femeninas excluidas de polinizadores produjeron frutos y en el 2014 en Garnica y San José, el 16%

y el 20% de las flores, produjeron frutos, respectivamente.

Discusión

El cambio de color por lo general coincide con un cambio en la recompensa floral, actuando como una señal visual para los visitantes, que se alimentan preferentemente en la fase de color gratificante (Nuttman, 2006; Weiss, 1995). En las flores hermafroditas el cambio de color de blanco a guinda ocurre más rápido, porque estas flores viven menos comparadas con las flores hembra. Fue notorio, que las flores hermafroditas presentan colores rosados desde la antesis, y para el segundo día pueden ser de color guinda. Por el contrario, las flores hembra suelen ser blancas

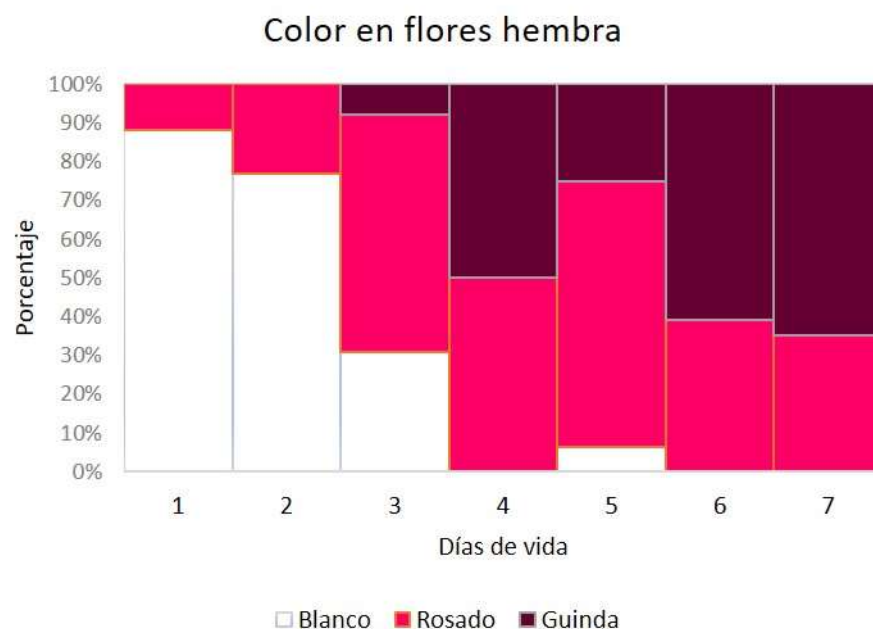


Figura 3. Se muestra el cambio de color de las flores hembra de acuerdo a las tres categorías propuestas (blanco, rosa y guinda) y el día de vida de las flores. De manera general se aprecia que al abrir las flores son blancas y conforme pasan los días el color cambia a rosa y finalmente a guinda (N = 109 flores).

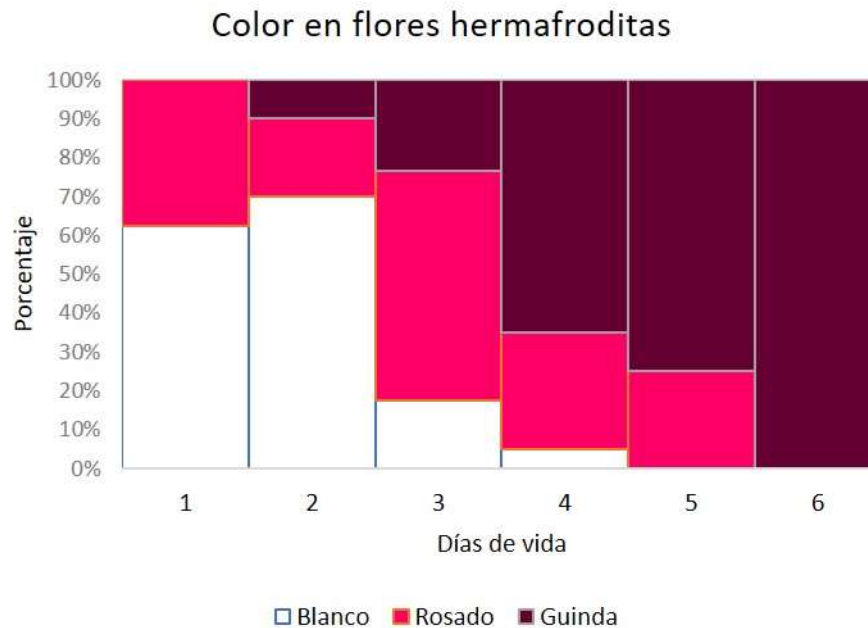


Figura 4. Se muestra el cambio de color de las flores hermafroditas de acuerdo a las tres categorías propuestas (blanca, rosa y guinda) y el día de vida de las flores. Se aprecia que al abrir las flores son blancas y conforme pasan los días el color cambia a rosa y finalmente a guinda.

durante los primeros tres días y después van cambiando su tonalidad de rosada a guinda, y en ocasiones, llega a ser un color guinda muy oscuro. Por otro lado, en trabajos complementarios con la misma especie, se ha descrito que la producción de néctar es mayor entre el tercer y quinto día de vida de las flores, además, durante estos días, las flores reciben significativamente más visitas florales (Cervantes *et al.*, 2018). Por lo tanto, existe una correlación entre el color de las flores, la recompensa floral (néctar) y las visitas de los polinizadores.

El hecho de que la longevidad de las flores femeninas de *F. thymifolia* fuera mayor que el de las hermafroditas, parece ser una situación común en especies dimórficas. Por ejemplo, en *Myracrodruon urundeuva*, un árbol dioico polinizado por abejas, las flores femeninas fueron tres veces más longevas que las flores masculinas (Calaças *et al.*, 2022). En el arbusto ginodioico *Geranium sylvaticum*, también se encontró que las flores femeninas viven más y presentan un mayor tamaño de estigma en comparación con las flores hermafroditas (Elzinga y Varga, 2017). Es posible que la mayor longevidad de las flores femeninas y el mayor tamaño de estigma, pueden aumentar las probabilidades de que sus óvulos sean fecundados, a diferencia de las flores masculinas en donde la dispersión de polen generalmente ocurre en menor tiempo

(Ashman, 1994). Es relevante mencionar, que el cambio de coloración ocurrió independientemente de que las flores no fueran fertilizadas, ya que las flores estudiadas estuvieron embolsadas. Por lo tanto, el cambio de color en las flores de *F. thymifolia*, ocurre en ambos sexos y de manera independiente a la polinización, por lo que puede estar dado por los procesos propios de la senescencia (Delph y Lively, 1989).

Respecto a la apomixis, ésta generalmente se infiere cuando hay producción espontánea de semillas bajo condiciones de aislamiento de los polinizadores, muchas veces acompañado de la emasculación (Van der Hulst *et al.*, 2000; Peng-fei *et al.*, 2006). En *F. thymifolia*, durante los dos años de estudio y en ambas poblaciones hubo producción de frutos en las flores femeninas aisladas de los polinizadores. Sin embargo, no sabemos qué tan frecuente sea este fenómeno en otras poblaciones. Un estudio reciente ha demostrado que esta especie ha hibridado con *F. microphylla* en ambas poblaciones de estudio (Cervantes *et al.*, en preparación). Es posible que la hibridación esté relacionada con la producción asexual de semillas, como se ha documentado en otros géneros (Dobes *et al.*, 2007; Sarhanov *et al.*, 2017), pero hasta la fecha es tan solo una hipótesis. Otra posibilidad es que las semillas apomíticas faciliten la colonización



de otras poblaciones en donde exista una baja disponibilidad de polinizadores. También es necesario complementar lo anterior con estudios moleculares para confirmar que las semillas producidas son genéticamente idénticas a las plantas maternas como se ha demostrado en otras especies (Pangsuban *et al.*, 2009; Heenan, 2010). Se ha reportado que los frutos apomícticos producen pocas semillas y más pequeñas comparadas con las semillas de frutos de exocruza natural o artificial (Pangsuban *et al.*, 2009; Heenan, 2010; De Farias, 2022). La mayoría de los frutos de *F. thymifolia* poseen semillas de diferentes tamaños sin importar si son de origen apomíctico o no (datos no publicados).

La apomixis es una estrategia efectiva en la evolución de ciertos grupos de plantas, ayudando a mantener linajes híbridos, o citotipos con desbalance cromosómico, al permitir su persistencia y dispersión a largo plazo. Así mismo, las especies apomícticas muestran una mayor capacidad adaptativa y una mayor habilidad de colonización al ocupar nichos ecológicos extremos o hábitats con disturbios (partenogénesis geográfica; Hajrudinovic-Bogunic, 2023). En especial la apomixis disminuye la dependencia de las hembras hacia el polen de sus conespecíficos (Heenan, 2010). En el caso de las poblaciones estudiadas de *F. thymifolia*, se sabe que solo las flores hembra producen néctar y tienen una preferencia de visita por parte de los polinizadores en sus fases de color rosado y guinda, en comparación con las flores hermafroditas (Cervantes *et al.*, 2018), por lo que la apomixis podría estar contribuyendo ampliamente en su éxito reproductivo, es necesario un estudio molecular para confirmar que las semillas producidas son genéticamente idénticas a las plantas maternas como es de esperarse en la apomixis.

Referencias

Arroyo, M.T.K., Raven, P.H., 1975, The evolution of subdioecy in morphologically gynodioecious species of *Fuchsia* sect. *Encliandra* (Onagraceae). *Evolution*, 500-511.

Ashman, T.L., Schoen, D.J., 1994, How long should flowers live?. *Nature*, 371(6500), 788-791.

Barrett, S.C., 2010, Understanding plant reproductive diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1537), 99-109 <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0199>.

Berry, P.E., Hahn, W.J., Sytsma, K.J., Hall, J.C., Mast, A., 2004, Phylogenetic relationships and biogeography of *Fuchsia* (Onagraceae) based on noncoding nuclear and chloroplast DNA data. *American Journal of Botany*, 91(4), 601-614. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.4.601>.

Breedlove, D.E., 1969, The systematics of *Fuchsia* section *Encliandra* (Onagraceae). *Univ. Calif. Publ. Bot.* 53, 1-69.

Calaça, P., de Freitas, L.D., Schlindwein, C., 2022, Strongly unbalanced gender attractiveness in a dioecious mass flowering tropical tree pollinated by stingless bees. *Plant Biology*, 24(3), 473-481 <https://doi.org/10.1111/plb.13398>.

Cervantes, C., Alvarez, A., Cuevas, E., 2018, Small but attractive: female-biased nectar production and floral visitors in a dimorphic shrub. *Plant Biology*, 20(1), 160-164 <https://doi.org/10.1111/plb.12653>.

De Farias, L.F., 2022, Floral biology and reproductive system of physic nut (*Jatropha curcas* L., Euphorbiaceae) in 'Recôncavo da Bahia', Brazil. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 94(3).

Delph, L.F., Lively, C.M., 1989, The evolution of floral color change: pollinator attraction versus physiological constraints in *Fuchsia excorticata*. *Evolution*, 43(6), 1252-1262.

Dobeš, C., Sharbel, T.F., Koch, M., 2007, Towards understanding the dynamics of hybridization and apomixis in the evolution of the genus *Boechera* (Brassicaceae). *Systematics and Biodiversity*, 5(3), 321-331. <https://doi.org/10.1017/S1477200007002423>.

Elzinga, J.A., Varga, S., 2017, Prolonged stigma and flower lifespan in females of the gynodioecious plant *Geranium sylvaticum*. *Flora*, 226, 72-81.

Erickson M.F., Pessoa D.M.A., 2022, Determining factors of flower coloration. *Acta Botanica Brasilica*, 36: e2021abb0299.

Fenner, M., Thompson, K., 2005, *The ecology of seeds*. Cambridge university press.

Hajrudinovic-Bogunic A., Frajman B., Schönschwetter P., Siljak-Yakovlev S., Bogunic F., 2023, Apomictic mountain whitebeam (*Sorbus austriaca*, Rosaceae) comprises several genetically and morphologically divergent lineages. *Biology*, 12,380. <https://doi.org/10.3390/biology12030380>

Heenan P.B., Dawson M.I., Bicknell R.A., 2010, Evidence for apomictic seed formation in *Coprosma waima* (Rubiaceae). *New Zealand Journal of Botany*, 40(3), 347-355. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2002.9512795>

- Hojsgaard, D., Hörandl, E., 2019, The rise of apomixis in natural plant populations. *Frontiers in Plant Science*, 10, 358.
- Niesenbaum R.A., Patselas M.G., Weiner S.D., 1999, Does flower color change in *Aster vimineus* cue pollinators?. *The American Midland Naturalist*, 141(1), 59-68. [http://dx.doi.org/10.1674/00030031\(1999\)141\[0059:D FCCIA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1674/00030031(1999)141[0059:D FCCIA]2.0.CO;2)
- Nuttman, C.V., Semida, F.M., Zalut, S., Willmer, P.G., 2006, Visual cues and foraging choices: bee visits to floral colour phases in *Alkanna orientalis* (Boraginaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 87(3), 427-435.
- Oberrath, R., Böhning-Gaese, K., 1999, Floral color change and the attraction of insect pollinators in lungwort (*Pulmonaria collina*). *Oecologia*, 121, 383-391.
- Ollerton, J., Winfree, R., and Tarrant, S. 2011, How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, 120(3), 321-326.
- Pangsuban S., Bamroongrugsu N., Kanchanapoom. K, Nualsri C., 2009, Facultative apomixis in *Garcinia atrovirens* (Clusiaceae) and effects of different pollination regimes on reproductive success. *Tropical Life Sciences Research*, 20(2), 89-108.
- Peng-fei, Z., Yang Jun-qiang, Y., Yu-qin, S., Guo-Liang, W., Yan-hui, C., 2006, Apomixis and new selections of walnut. In XXVII International Horticultural Congress-IHC2006: II International Symposium on Plant Genetic Resources of Horticultural Plants 760 (pp. 541-548).
- Richards, A., J., 2003, Apomixis in flowering plants: an overview. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 358:1085-1093.
- Schemske, D.W., Lande, R., 1985, The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. *Evolution*, 39:41-52.
- Šarhanová, P., Sharbel., T.F., Sochor., M., Vašut, R. J., Dančák, M., Trávníček, B., 2017, Hybridization drives evolution of apomicts in *Rubus subgenus Rubus*: evidence from microsatellite markers. *Annals of Botany*, 120:317-328.
- Sun, S.-G; K. Liao; J. Xia, Y.H. Guo., 2005, Floral colour change in *Pedicularis monbeigiana* (Orobanchaceae). *Plant Systematics Evolution* 255:77-85.
- Van der Hulst., R.G.M., Mes, T.H., Den Nijs, J. C. M., Bachmann, K., 2000, Amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers reveal that population structure of triploid dandelions (*Taraxacum officinale*) exhibits both clonality and recombination. *Molecular Ecology*, 9:1-8.
- Van Dijk, P.J., 2003, Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 358(1434), 1113-1121. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1302>.
- Weiss, M. R., 1995, Floral color change: a widespread functional convergence. *American Journal of Botany*, 82(2), 167-185.