



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *HABRANTHUS CONCOLOR* Y
HABRANTHUS AFF. CONCOLOR EN LA RESERVA ECOLÓGICA
DEL PEDREGAL DE SAN ÁNGEL, D.F.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

MARÍA DE JESÚS XÓCHITL DAMIÁN DOMÍNGUEZ



DIRECTOR DE TESIS:
DR. ZENÓN CANO SANTANA

2010



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Damián
Domínguez
María de Jesús Xóchitl
21 64 22 94
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
301167879

2. Datos del tutor

Dr.
Zenón
Cano
Santana

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Efraín
Tovar
Sánchez

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Abisaí Josué
García
Mendoza

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Iván Israel
Castellanos
Vargas

6. Datos del sinodal 4

Dra.
Karina
Boege
Paré

7. Datos del trabajo escrito

Fenología reproductiva de *Habranthus concolor* y *H. aff. concolor* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D. F.
59 p
2010

A Enrique y Felicitas,
mis padres.

A Cynthia Isabel,
mi hermana.

La naturaleza de las cosas no es sino que nacen
en ciertos tiempos y bajo ciertas circunstancias,
las cuales siempre que son las mismas, de
ellas las mismas y no otras cosas nacen.

Giambattista Vico, § 147, *Principios de Ciencia Nueva*

What is a scientist after all?

It is a curious man looking through a keyhole,
the keyhole of nature, trying to know what's going on.

Jacques Yves Cousteau

AGRADECIMIENTOS

Mi eterno agradecimiento a Zenón Cano, es suya la concepción de este trabajo de investigación y fue él quien, con mucho cuidado, revisó versiones preliminares de este texto. La admiración que le tengo como biólogo y mi afecto por él como persona son infinitos.

A Iván Castellanos, por su apoyo durante el desarrollo de esta tesis y las charlas de asesoría en las que este trabajo fue tomando forma, así como por la exhaustiva revisión de cada uno de los manuscritos precedentes a este.

A los integrantes de mi jurado: Efraín Tovar, Abisaí García y Karina Boege, cuyo compromiso e interés se volvieron valiosos comentarios y sugerencias que mejoraron el escrito que hoy sostienen en sus manos.

Mi especial agradecimiento a Mariano Ordano, por sus consejos provenientes de lejanas tierras argentinas.

Al profesor Francisco Hernández y al maestro Benito, por proporcionar los registros climáticos de la REPSA.

A Cynthia, Fika, Mauricio, Maritza, Vania y Bernardo, quienes con paciencia y mucha resignación colaboraron en el extenuante trabajo de campo en la REPSA y en la elaboración de las bases de datos. En especial agradezco el apoyo y amistad de Fika, quien bien sabe lo que implicó la culminación de esta tesis.

A los amigos del grupo de Ecología de Artrópodos Terrestres, quienes llegaron a conocer este trabajo en cada una de sus etapas.

A los amigos, quienes también forman parte de este camino: Oscar, Bartolo, Olivia, Rubén, Laura, Chayito, Judith, Mónica, Gaby, Vladimir (los dos), Mario, María Elena, Citlalli, Elda, Miguel, Juan Luis, Betty, Mauricio, Maritza; Lupita, Ángel, Caro, y a todos los que no menciono por falta de espacio.

A mis papás y mi hermana, cuyo esfuerzo y amor son mi motor.

ÍNDICE

	<u>Pág.</u>
RESUMEN vii
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 La fenología	1
1.2 Fenología floral	2
1.2.1 Patrones de fenología floral	2
1.2.2 Sincronía y asincronía de la floración en poblaciones	3
1.2.3 Factores que modelan la fenología floral	5
1.3 Fenología de los frutos	8
1.4 Hibridación	9
1.5 La Familia Amaryllidaceae	11
1.6 Justificación: las amarilidáceas de la REPSA	12
2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	14
3. MATERIALES Y MÉTODOS	
3.1 Sitio de estudio	15
3.2 Especies de estudio	16
3.3 Fenología reproductiva	19
3.4 Fenología de <i>H. concolor</i> y <i>H. aff. concolor</i> y relación con los factores ambientales	19
3.5 Variabilidad morfológica de <i>H. concolor</i> , <i>H. aff. concolor</i> y <i>Z. fosteri</i>	20
4. RESULTADOS	
4.1 Fenofases de las estructuras reproductivas y su duración	21
4.2 Patrones de fenología reproductiva de <i>H. concolor</i> y <i>H. aff. concolor</i>	23
4.3 Fenología reproductiva y factores ambientales	27
4.4 Observaciones de historia natural	31
4.5 Morfología de <i>H. concolor</i> , <i>H. aff. concolor</i> y <i>Z. fosteri</i>	32
5. DISCUSIÓN	
5.1 Ciclo reproductivo de <i>H. concolor</i> y <i>H. aff. concolor</i>	37

5.2 Fenofases de las estructuras reproductivas y su duración	38
5.3 La fenología reproductiva de <i>H. concolor</i> y <i>H. aff. concolor</i> en la REPSA	39
5.4 Morfología de <i>H. concolor</i> , <i>H. aff. concolor</i> y <i>Z. fosteri</i>	43
6. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	45
LITERATURA CITADA	47
GLOSARIO	59

Damián-Domínguez, M.J.X. 2010. Fenología reproductiva de *H. concolor* y *H. aff. concolor* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. Tesis Profesional de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 59 pp.

Resumen

Este trabajo se describe el patrón de fenología reproductiva de *Habranthus concolor* y *H. aff. concolor*, las fenofases de las estructuras reproductivas de ambos taxones y se determina el factor ambiental que promueve el crecimiento del escapo a partir del bulbo. Además, se exploró el fenómeno de hibridación a través del análisis morfológico de las flores, los frutos y las estructuras somáticas de las plantas. Las estructuras reproductivas de ambas especies pasan por nueve fenofases: brote, botón joven, botón maduro, flor joven, flor madura, flor senil, fruto temprano, fruto joven y fruto maduro. La duración del botón joven, la flor madura y el fruto maduro fue significativamente mayor en *H. concolor* que en *H. aff. concolor*. La mayor diferencia se encontró en la duración promedio de la flor madura, que es de 2.8 días en *H. concolor* y de 1 día en *H. aff. concolor*. Los patrones fenológicos de floración de ambos taxones pueden describirse como masivos o *big bang*, debido a la alta sincronía y corto periodo de floración en la población. Asimismo, se registró alta sincronía en los picos de floración, en 2006 ocurrió el 30 de abril en ambas especies, y en 2007 el 30 de abril en *H. concolor* y el 20 de abril en *H. aff. concolor*, con alta variación en el número de individuos en flor en las temporadas 2006 y 2007. El disparador ambiental que promueve la aparición de brotes en ambos taxones tiene una estrecha relación con eventos de precipitación: *H. concolor* parece requerir niveles de al menos 30 mm de precipitación para iniciar el desarrollo del escapo, en tanto que *H. aff. concolor* requiere de niveles menores. El experimento de riego mostró que hay un promedio de 3.5 días en la aparición de brotes en *H. concolor* después de una lluvia intensa. La evaluación morfológica de *H. concolor*, *H. aff. concolor* y *Zephyranthes fosteri* por el Análisis de Componentes Principales y por el Método de Conteo de Caracteres mostró que los individuos de *H. aff. concolor* tienen caracteres intermedios y pueden considerarse híbridos. Este trabajo es la primera evidencia de que los patrones fenológicos de estas especies en la REPSA se

caracterizan por una floración masiva de corto término, y se sugiere que este patrón puede estar relacionado con el mecanismo fisiológico de aprovechamiento de pequeños pulsos de agua, además la variación anual en la producción de flores puede estar relacionada con el almacenamiento de recursos en el bulbo, así como con la estrategia de latencia prolongada y la presencia de incendios. Finalmente, se muestra que hay suficiente evidencia morfológica para considerar que *H. aff. concolor* es un híbrido.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 La fenología

La fenología es el estudio de los eventos periódicos en las comunidades bióticas influenciados por el ambiente (Schwartz, 2003); estacionalidad, por su parte, es un término estrechamente relacionado que se refiere a eventos abióticos que ocurren periódicamente a lo largo del año, como lo son el rompimiento del hielo en lagos congelados o el aumento del caudal de los ríos (Schwartz, 2003). El análisis de la fenología vegetal implica el reconocimiento de eventos claramente distinguibles del desarrollo, llamados fenofases (Loomis y Connor, 1992), como la presencia de las yemas florales, el desarrollo de las hojas, la floración, fructificación y dispersión de frutos o semillas. La velocidad a la que aparecen las fenofases se denomina tasa de desarrollo (Loomis y Connor, 1992). Se llama estación de crecimiento al periodo de tiempo en un año en el cual las plantas completan su ciclo de vida: germinan, crecen, florecen, fructifican y las semillas maduran (Chmielewski, 2003). Los disparadores fenológicos, por su parte, son los interruptores que rompen la latencia de las yemas e inician los procesos del desarrollo (Bowers y Dimmitt, 1994).

El estudio de la fenología ha sido de gran importancia para la agricultura y la horticultura, ya que el conocimiento de la presencia y variabilidad de las fenofases en el año mejora el manejo de los cultivos y permite obtener mayores cosechas y elevar la calidad de los productos (Chmielewski, 2003). Las observaciones fenológicas juegan un papel importante en aspectos como la siembra, el riego, la fertilización y la protección de cultivos (Chmielewski, 2003).

Los estudios fenológicos de plantas silvestres permiten conocer la influencia de los cambios ambientales a distintos niveles, desde individuos hasta comunidades (White *et al.*, 2003), también permiten reconocer los patrones fenológicos y las interacciones con los animales que dependen de ellas (Smith-Ramírez y Armesto, 1994) y con otras poblaciones vegetales (Augspurger, 1983).

El registro de las fases fenológicas es probablemente la forma más simple de observar cambios en la ecología de las especies en respuesta al cambio climático a escala local, regional y global (Menzel, 2003).

1.2 Fenología floral

La floración es un evento crucial en el ciclo de vida de las plantas. Para alcanzar el éxito reproductivo los individuos deben mantener una sincronía entre su actividad reproductiva y la disponibilidad de recursos bióticos y abióticos (Boulter *et al.*, 2006). Por ello, la fecha en que se llevan a cabo los procesos de reproducción es afectada por factores genéticos y ambientales (Fitter *et al.*, 1995; Ausín *et al.*, 2005). En una población, los eventos en el ciclo de vida ocurren en un periodo de tiempo que puede describirse y cuantificarse en parámetros tales como (1) la frecuencia de ocurrencia, (2) el tiempo de ocurrencia, que incluye la fecha de inicio y del pico de actividad, (3) la duración del evento, (4) la magnitud y (5) el grado de sincronía (Rathcke y Lacey, 1985), en particular, el tiempo de floración como característica fenotípica resulta en patrones característicos de duración y sincronía (Gentry, 1974; Rathcke y Lacey, 1985).

1.2.1 Patrones de fenología floral. Gentry (1974) identificó los patrones de floración de acuerdo a su duración en: (1) *estado estable*, en el que una planta produce pocas flores cada día, sobre un periodo de tiempo largo; (2) *cornucopia*, en el que las plantas producen un gran número de flores con un tiempo de vida de varias semanas; (3) *estrategia "big bang" o floración masiva*, que muestra una alta sincronización en la producción de flores a nivel individual y poblacional, con periodos de floración muy cortos cada año; y (4) *floración múltiple*, que hace alusión a numerosos periodos de floración cortos, distribuidos a lo largo del año (Fig. 1).

La variación en los patrones fenológicos generalmente ha sido atribuida a respuestas plásticas en el ambiente, y a las interacciones bióticas; sin embargo, parte de esta variación es heredable y está regulada genéticamente en alguna proporción (Elzinga *et al.*, 2007). Una consecuencia de la variación fenológica es que ésta afecta a las interacciones intraespecíficas, de forma que influye sobre la estructura genética de una población, la cual, afecta las respuestas potenciales de selección (Elzinga *et al.*, 2007). La estación durante la que una planta florece, madura y dispersa las semillas determina el ambiente estacional que las semillas experimentan durante la maduración y después de la dispersión. A las condiciones maternas que influyen el ambiente y los atributos de la progenie se les llama **efectos maternos**¹ (Donohue, 2005).

¹ Todos los conceptos en negritas pueden consultarse en el Glosario.

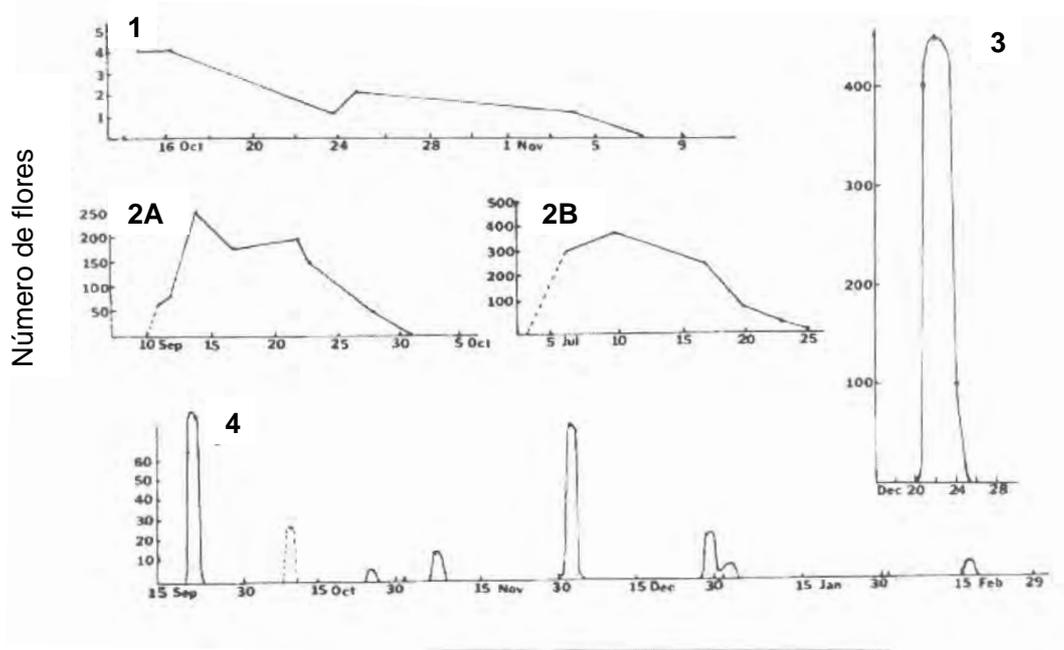


Figura 1. Patrones representativos de floración. 1. Estado estable, *Stizophyllum riparium*. 2A. Cornucopia, *Arrabidaea florida*. 2B. Cornucopia, *Arrabidaea pasellifera*. 3. Masiva, *Tabebuia ochraea* ssp. *neochrysantha*. 4. Múltiple, *Phryganocydia corymbosa* (Tomado de Gentry, 1974).

1.2.2 *Sincronía y asincronía de la floración en poblaciones.* En una población cuya fecha de floración tiene una distribución de frecuencias normal, los individuos que florecen antes y después que la mayoría tienen menores cruza potenciales en su vecindario inmediato que los que florecen cerca de la fecha modal (Elzinga *et al.*, 2007; Fig. 2). De acuerdo a este modelo, el patrón de floración sincrónica descrito por Gentry (1974) sería el más exitoso en una población, y la selección sobre un alto grado de sincronía podría explicarse por un incremento en el potencial para polinización cruzada (Ollerton y Lack, 1992). El corto periodo de floración masiva puede ser una respuesta a la competencia por polinizadores: se piensa que la superabundancia de recursos puede atraer muchos tipos de polinizadores oportunistas con un comportamiento de forrajeo densodependiente (Janzen, 1967; Gentry, 1974).

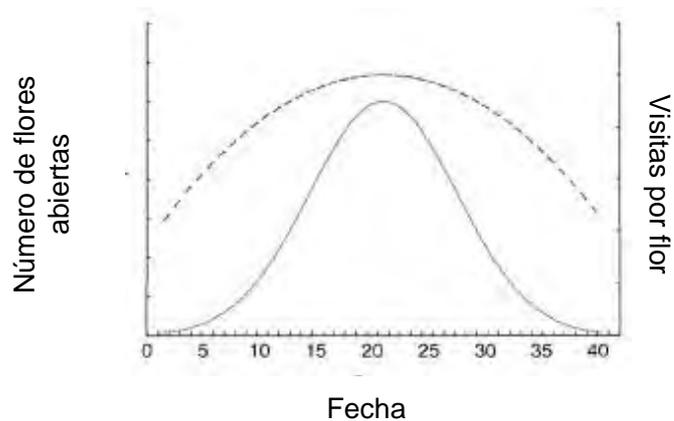


Figura 2. Relación entre las visitas de polinizadores (líneas punteadas) y la abundancia de flores en una población (Tomado de Elzinga *et al.*, 2007).

Numerosas evidencias apoyan el rol de la selección estabilizadora en el tiempo de floración para este patrón fenológico (Augspurger, 1981; Dieringer, 1991); sin embargo, también se han documentado casos en los que existen fuerzas selectivas opuestas. Por ejemplo, en el arbusto *Vaccinium hirtum* (Ericaceae) la disponibilidad de polinizadores es más favorable para los individuos que florecen hacia la mitad y el final del periodo de floración; en contraposición, los frutos de los individuos que florecen tardíamente son depredados con mayor intensidad (Mahoro, 2000). Por otra parte, las plantas del arbusto *Erythroxylum havanense* (Erythroxylaceae) que florecen sincrónicamente tienen mayor probabilidad de producir semillas que las plantas que florecen antes o después del pico de floración; sin embargo la selección favorece a individuos sincrónicos dependiendo de la variación del umbral de humedad requerido para florecer (Domínguez y Dirzo, 1995).

La floración sincrónica confiere ventajas como el incremento en el número de visitas por polinizadores, la incidencia de altas tasas de donación-deposición de polen, el incremento en la probabilidad de encontrar cruza y de llevar a cabo una polinización cruzada, y el escape de frutos y semillas a la depredación (Domínguez y Dirzo, 1995). Sin embargo, es raro que todos los individuos de una población florezcan con exacta sincronía. Una ventaja de la floración asincrónica es que los individuos que florecen temprana y tardíamente pueden recibir polen de individuos de poblaciones distantes, lo cual reduce la endogamia biparental (Goodwillie *et al.*, 2005; Kitamoto *et al.*, 2006).

White y Boshier (2000) han reportado una menor frecuencia de flujo de polen de vecinos cercanos debido a la floración asincrónica en árboles de *Swietenia humilis* (Meliaceae). Por su parte, en *Primula sieboldii* (Primulaceae) la distancia promedio del flujo de polen de varias flores aumenta más de 10 m como resultado de la variabilidad en las fechas de floración; además de predecir un cambio en la estructura genética de la siguiente generación (Kitamoto *et al.*, 2006). Las consecuencias negativas de la floración asincrónica son más significativas en poblaciones de especies **dicogámicas**; en el caso más extremo, en una población con individuos autocompatibles que florecen en total asincronía, una variante autoincompatible no tiene oportunidad de sobrevivir debido a que no es capaz de liberar su polen, o recibir polen de otros individuos de la población (Medan y Bartoloni, 2000).

1.2.3 Factores que modelan la fenología floral. Fenner (1998) discute que las causas próximas de un evento fenológico corresponden a la detección de los factores ambientales que disparan respuestas en el desarrollo. Según este autor, las causas últimas responden a la presión de selección que resulta de la evolución de la fenología de la especie, e incluye restricciones bióticas y abióticas.

La actividad fenológica de las plantas se relaciona con la variación estacional predecible en los factores limitantes (Boulter *et al.*, 2006), en general, se considera que la temperatura, la precipitación y el fotoperiodo son los disparadores de la floración de las plantas (Rathcke y Lacey, 1985; Loomis y Connor, 1992).

En latitudes medias y altas, los climas se caracterizan por su alta estacionalidad (Spano *et al.*, 2003), la comunidad vegetal permanece en **latencia** durante el invierno y el periodo de crecimiento se restringe al verano. En estos sitios la temperatura es el factor que ejerce mayor influencia sobre la fenología floral (Fitter *et al.*, 1995). Por otro lado, los climas mediterráneos presentan un pronunciado ritmo estacional donde la acumulación de las unidades de calor es el principal factor que afecta la fenología floral, seguido en importancia por la sequía y la disponibilidad de recursos (Spano *et al.*, 2003).

En las regiones tropicales y subtropicales, la fenología floral es regulada principalmente por la precipitación, el fotoperiodo, o por la combinación de ambos factores (Sanchez-Azofeifa *et al.*, 2003; Marques *et al.*, 2004; Borchert *et al.*, 2005; Díaz

y Granadillo, 2005; Boulter *et al.*, 2006). En las regiones áridas los periodos de sequía y cambios anticipados en la precipitación son factores selectivos muy fuertes que modelan la fenología floral (Beatley, 1974; Kemp, 1983; Abd El-Ghani, 1997; Vidiella *et al.*, 1999; Franks *et al.*, 2007).

El periodo de floración también puede estar relacionado con las diferencias microclimáticas (Wielgolaski, 2001; Dalhgren *et al.*, 2007) o el hábito de crecimiento. Beatley (1974) y Windauer *et al.* (2004) muestran que algunos arbustos y hierbas perennes tienen un mejor desempeño reproductivo y vegetativo; ya que son oportunistas en su capacidad de tomar ventaja de las lluvias de baja intensidad o que se presentan fuera de la estación lluviosa.

El **sistema de cruza** es otra de las características que pueden determinar la variabilidad de la fecha de floración: en especies leñosas se han reportado altas tasas de autocruza, además de que su tamaño las hace más susceptibles a cruza por **geitonogamia**, que se compensan por la evolución de mecanismos como el **dioicismo** y la autoincompatibilidad (Augspurger, 1983; Barrett *et al.*, 1996). Las especies con sistemas mixtos pueden depender de la autocruza para mantener características ventajosas en la población, y de la entrecruza para mantener la variabilidad genética (Richards, 1986).

Los polinizadores no son los únicos agentes bióticos que afectan los patrones fenológicos y la reproducción de una especie vegetal, pues las plantas también mantienen interacciones con antagonistas, como los herbívoros, los depredadores de semillas y los patógenos, la estrategia resultante puede reflejar un compromiso evolutivo de respuestas a varias fuerzas selectivas (Zimmerman, 1980; Brody, 1997; Elzinga *et al.*, 2007). Elzinga *et al.* (2007) reúnen evidencias que indican que los polinizadores tienden a favorecer un periodo de floración temprana, mientras que los depredadores de semillas en las etapas previas a la dispersión tienden a favorecer la floración tardía o a los individuos que florecen asincrónicamente en la población. Las moscas del género *Hylemya* que comen las semillas de *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae) ejercen presión de selección para el retraso de la floración de esta especie (Brody, 1997). En el caso de *Silene alba* (Caryophyllaceae), la presencia del hongo *Microbotryum violaceum* favorece la selección sobre los individuos que inician su

floración tardíamente, ya que la proporción de plantas infectadas por el patógeno disminuye al final del periodo de floración, reduciendo el contacto de los polinizadores con las esporas (Biere y Antonovics, 1996).

A nivel de comunidad, Levin y Anderson (1970) sugieren que la coexistencia de especies vegetales puede promoverse por un desplazamiento de caracteres fenológicos, originando una comunidad fenológicamente escalonada donde la competencia por los polinizadores lleva a la exclusión competitiva. De forma alternativa Thomson (1978) y Rathcke (1983) proponen que la facilitación es más importante que la competencia y que al tener tiempos de floración similares las especies que coexisten pueden generar una ganancia neta de óvulos fertilizados para cada una.

Los patrones de floración también están restringidos por la filogenia, como resultado de ello, especies taxonómicamente relacionadas presentan periodos de floración similares (Endress, 1994; Bolmgren *et al.*, 2003; Boulter *et al.*, 2006). Las restricciones filogenéticas (*sensu* Kochmer y Handel, 1986) denotan propiedades compartidas por los miembros de un grupo monofilético debido a su ancestría común, y éstas limitan la respuesta de esas taxa a la selección sobre los tiempos de floración (Kochmer y Handel, 1986; Johnson, 1992).

Los tiempos de floración han sido conservados dentro de los linajes evolutivos, por lo que raramente son utilizados como carácter taxonómico (Kochmer y Handel, 1986; Johnson, 1992). El trabajo de Johnson (1992) en El Cabo, Sudáfrica, muestra que las monocotiledóneas poseen periodos de floración más cortos que las dicotiledóneas, aunque la estacionalidad de la floración en ambos grupos es similar. En Sudáfrica las familias de monocotiledóneas tienen una clara secuencia de floración: Iridaceae en primavera, Orchidaceae al comienzo de verano y Amaryllidaceae en otoño (Johnson, 1992). Johnson (1992) considera que en las monocotiledóneas la floración es más rápida debido a que el tallo reducido produce sólo una inflorescencia con pocas yemas, en tanto que las dicotiledóneas poseen un tallo altamente ramificado y con muchas yemas florales que permiten que la floración tenga periodos muy largos.

La similitud en el patrón fenológico de la floración también se ha descrito en diferentes familias de las floras de Carolina del Norte y Carolina del Sur, en Estados Unidos, y de Japón (Kochmer y Handel, 1986). Se encontró que los patrones

fenológicos, y el orden de floración de familias como Brassicaceae, Ranunculaceae, Liliaceae, Apiaceae, Rubiaceae, Fabaceae, Orchidaceae, Lamiaceae y Asteraceae son prácticamente idénticos en ambos países; además de descartar la competencia por polinizadores como un factor que afecta el tiempo de floración más allá de los límites impuestos por las restricciones filogenéticas. Kochmer y Handel (1986) concluyen que los efectos de la competencia sobre los patrones de floración están limitados a pequeños reajustes temporales de las relaciones fenológicas de los competidores. El trabajo de Wright y Calderon (1995) y de Boulter *et al.* (2006) indica que en los climas tropicales los tiempos de floración se han conservado entre especies del mismo género, y aún dentro de la misma familia pero no hay consistencia en niveles taxonómicos superiores.

1.3. Fenología de los frutos

La fructificación incluye eventos como la fecundación de los óvulos, el crecimiento, maduración y presentación de los frutos a los dispersores (Rathcke y Lacey, 1985). En general, los patrones de fructificación suelen presentarse paralelamente, pero desfasados, a los patrones de floración (Lieberman, 1982; Abd El-Ghani, 1997; Ramírez, 2002). El tiempo de producción de los frutos responde principalmente a la disponibilidad de recursos, la presencia de dispersores de frutos y semillas, y las condiciones favorables para la germinación y establecimiento de las semillas (Rathcke y Lacey, 1985).

Jordano (1992) discute que los picos de fructificación generalmente ocurren durante periodos de baja actividad fotosintética o después de periodos de altas tasas de acumulación de reservas, generando dos patrones de fructificación de acuerdo al ecosistema. En regiones templadas la fructificación tiene un pico unimodal al final del verano y comienzos del otoño, con una duración promedio de menos de un mes y medio. En las regiones tropicales los periodos de fructificación tienen un promedio de cuatro meses, y hay especies que pueden producir frutos durante todo el año.

Aunque la tasa de desarrollo de los frutos depende fundamentalmente de factores intrínsecos (Larcher, 2003), los factores ambientales pueden influir en las tasas de madurez al retrasar o acelerar el metabolismo (Kudo, 1993). Al igual que ocurre con

los patrones fenológicos de floración, los factores limitantes dependen del ecosistema, por ejemplo, en ambientes áridos la fructificación se extiende desde el verano hasta el invierno, mostrando alta correlación con la temperatura máxima mensual (Abd El-Ghani, 1997) y el tiempo de fructificación puede estar bajo presión de selección al dispersar las semillas al comienzo de la estación lluviosa para facilitar la germinación (Beatley, 1974).

Castro-Díez *et al.* (2003) llevaron a cabo un estudio con 22 especies de plantas leñosas en el Mediterráneo y encontraron que la presencia de frutos grandes requiere de mayores periodos de fructificación y un alto grado de solapamiento entre el periodo de crecimiento vegetativo y la formación de yemas florales. Si estas especies inician su desarrollo tardíamente durante la estación de crecimiento, sus frutos tienen una alta probabilidad de congelarse, o pueden estar sujetos a competencia intraindividual por la maduración de los frutos. Por otra parte, Ramírez (2002) encontró que la relación entre la forma de vida y el hábitat es un componente importante del patrón fenológico de la fructificación, y discute que las epífitas, los arbustos y los árboles poseen un pico en la fructificación durante la estación lluviosa relacionada con la presencia de dispersores bióticos en la sabana y los bosques tropicales, en comparación del periodo de fructificación de las lianas y los árboles en los bosques secos, el cual abarca la estación seca y se relaciona con la dispersión por viento.

1.4 Hibridación

La **hibridación** es un fenómeno natural que ocurre frecuentemente en plantas (Harrison, 1993). Este proceso produce nuevas combinaciones genéticas por la introducción de genes semicompatibles en un genotipo sobre el que la interacción de la variación genética y ambiental puede aislar un nuevo taxón de los tipos parentales (Tovar y Oyama, 2004).

El porcentaje de híbridos, en relación al número total de especies en cinco floras, alcanza valores de 5.8 a 22 % (Ellstrand *et al.*, 1996), suponiendo una frecuencia similar mundial, se ha sugerido un total de 27,500 híbridos entre las 250,000 especies vegetales descritas (Rieseberg, 1997). Se ha reportado la presencia de híbridos en 16 a 34% de las familias de plantas y en 6 a 16% de los géneros (Ellstrand *et al.*, 1996). Características asociadas con los géneros con híbridos incluyen hábito perenne,

sistemas reproductivos de entrecruza y propagación asexual (Rieseberg, 1997). Los mecanismos que permiten la existencia de híbridos en forma natural son la duplicación de un complemento cromosómico (Soltis y Soltis, 1993), la especiación recombinacional o presencia de **híbridos homoploides** (Rieseberg, 1997) y la introgresión (la transferencia de genes entre especies por retrocruza) (Rieseberg y Carney, 1998).

A pesar de que suele considerarse a los híbridos de plantas como estériles, hay suficiente evidencia que señala que la viabilidad y la fertilidad es altamente variable en diferentes generaciones (Rieseberg y Carney, 1998). Sin embargo, se ha establecido como regla general que los híbridos de la primera generación (F_1), particularmente los provenientes de cruza entre razas geográficas o especies filogenéticamente relacionadas, tienden a exceder a sus padres en vigor vegetativo o robustez (Grant, 1975). Este fenómeno, llamado vigor híbrido o heterosis, explica el éxito de **especies aloploides** y de linajes de híbridos clonales (Grootjans *et al.*, 1987). Algunos modelos que explican la evolución de la heterosis incluyen la dominancia (enmascara los deletéreos recesivos), la sobredominancia (heterosis de un locus) y la **epistasia** (mejora del desempeño de características derivadas de diferentes linajes) (Mitchell-Olds, 1995).

Las zonas híbridas constituyen las regiones en las cuales poblaciones genéticamente distintas tienen cruza y producen híbridos, pueden constituir regiones de algunos cientos de metros hasta varios kilómetros cuadrados (Barton y Hewitt, 1985). En ellas pueden imponerse barreras físicas, de adecuación y por asociación entre alelos que limitan el flujo genético a través de los patrones de visita de los polinizadores (Barton y Hewitt, 1985). En algunos casos, los híbridos pueden actuar como un puente entre las especies parentales (Floate y Whitham, 1993) o bien, adquirir síndromes de polinización que los aislan de éstas (Campbell y Aldridge, 2006).

Rieseberg y Ellstrand (1993) señalan que los híbridos F_1 frecuentemente son un mosaico de caracteres morfológicos parentales e intermedios, y que una gran proporción de los híbridos de la primera (64%) y las últimas generaciones (89%) exhiben caracteres extremos o novedosos. Frecuentemente la especie A y B difieren en caracteres químicos y como regla general, los híbridos A x B y B x A tienen un patrón "aditivo" para una clase particular de compuestos químicos secundarios, como terpenos, alcaloides o fenoles (Briggs y Walters, 1997). Estos químicos secundarios

pueden conferir resistencia a herbívoros y patógenos, y juegan un papel fundamental en la sobrevivencia de las poblaciones híbridas (Orians, 2000). Briggs y Walters (1997) reconocen que además de la evidencia morfológica es necesario evaluar a través de métodos genómicos y cromosómicos si la hibridación interespecífica está involucrada.

La hibridación puede tener severas consecuencias evolutivas, incluyendo el incremento de la diversidad genética, el origen y transferencia de adaptación genética, el origen de nuevos ecotipos o especies y el reforzamiento o rompimiento de las barreras reproductivas (Rieseberg, 1997).

1.5 La Familia Amaryllidaceae

La familia Amaryllidaceae comprende alrededor de 59 géneros y 870 especies de monocotiledóneas clasificadas en el Orden Asparagales (Bremer *et al.*, 2003), y se distribuye en regiones templadas y tropicales (Judd *et al.*, 2002). Son plantas herbáceas, bulbosas, con hojas concentradas basalmente, la inflorescencia se encuentra en el ápice o en las porciones laterales del escapo (Judd *et al.*, 2002). Poseen flores bisexuales trímeras, con simetría radial o bilateral y con un ovario ínfero, el fruto es una cápsula loculicida (Judd *et al.*, 2002). La familia incluye géneros de importancia económica y ornamental como *Crinum*, *Galanthus*, *Hippeastrum*, *Hymenocallis*, *Narcissus*, *Zephyranthes* y *Amaryllis* (Judd *et al.*, 2002).

La monofilia de la familia está apoyada por la química de sus alcaloides, el ovario ínfero y por la secuenciación de las regiones *rbcL* y *trnL-F* (Meerow *et al.*, 1999) e ITS (Meerow *et al.*, 2000). Meerow *et al.* (1999) consideran la división de la familia en cuatro tribus: Amaryllideae, Haemanthae, Calostemmatae e Hippeastreae, ésta última agrupa las especies nativas del continente americano.

Las flores de las amarilidáceas son polinizadas por abejas, abejorros, mariposas polillas, moscas, escarabajos y aves (Eisikowitch y Galil, 1971; Herrera, 1995; Johnson y Bond, 1997; Arroyo *et al.*, 2002; Pitts-Singer *et al.*, 2002; Balmford *et al.*, 2006), cuya actividad de forrajeo se ve afectada negativamente por el viento (Eisikowitch y Galil, 1971), la temperatura (Herrera, 1995) y la fragmentación del hábitat (Pitts-Singer *et al.*, 2002).

El sistema de cruce puede ser de entrecruza o autocruza (Herrera, 1995, Pitts-Singer *et al.*, 2002), aunque algunas especies presentan limitación por polen (Johnson y Bond, 1997). En el género *Zephyranthes* se ha encontrado un sistema de autocompatibilidad asociado con la longitud del estilo, lo cual permite un sistema de cruce mixto (Raina y Khoshoo, 1972; Broyles y Wyatt, 1991).

Holdsworth (1961) demostró que en varias especies de Amaryllidaceae en Ghana el incremento en la humedad del suelo asociado con las tormentas rompe la latencia de los bulbos y provoca la floración. Las semillas de la familia son carnosas y no tienen latencia (Johnson, 1992), son dispersadas por viento (Balmford *et al.*, 2006), lo que restringe la floración y dispersión durante el otoño, antes de las lluvias de invierno en la zona de El Cabo, en Sudáfrica (Johnson, 1992).

Se ha reportado que en las amarilidáceas, orquídeas e iridáceas de Sudáfrica la floración es estimulada por incendios que ocurren a intervalos de 5 a 30 años (Johnson y Bond, 1997; Ruiters *et al.*, 1993), y en *Harperocallis flava* la ausencia de incendios reduce el tamaño de la población (Pitts-Singer *et al.*, 2002).

1.6. Justificación: Las amarilidáceas de la REPSA

Dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria (en lo sucesivo REPSA) se han registrado tres especies de amarilidáceas: *Sprekelia formosissima* (L.) Herb., *Zephyranthes concolor* (Lindl.) Benth. et Hook F. y *Z. longifolia* (Baker ex Donn. Sm.) Standl. (Castillo-Argüero *et al.*, 2004). A. García-Mendoza (com. pers.) ha señalado que la identificación de *Z. concolor* es errónea y ha sugerido que debiera tratarse como *Habranthus concolor*.

Recientemente, se han identificado algunas poblaciones de *Z. fosteri* establecidas en áreas verdes de Ciudad Universitaria adyacentes al Estadio de Prácticas, la Escuela Nacional de Trabajo Social, el Instituto de Biomédicas, el estacionamiento de estudiantes de la Facultad de Derecho, así como en las Zonas de Amortiguamiento A2, A8, A9 y A10 de la REPSA sin que hasta ahora hayan sido incluidas en el listado florístico. En el estacionamiento de estudiantes de la Facultad de Derecho las poblaciones de *Z. fosteri* se encuentran muy cercanas a otras poblaciones de *H. concolor* y a poblaciones de una morfoespecie con características morfológicas

intermedias entre *H. concolor* y *Z. fosteri* por lo que García-Mendoza lo ha considerado como posible híbrido bajo el nombre de *H. aff. concolor*.

Existen registros que indican que la floración de *H. concolor* en la REPSA se da durante la estación seca, aunque no se sabe cuál es la razón de que se presente tan desacoplada con el pico de floración de la comunidad vegetal, ni a qué factor responde la aparición de flores. Tampoco existe información disponible sobre el patrón fenológico de floración ni sus visitantes florales, por lo que este trabajo pretende contribuir con los aspectos básicos de la fenología reproductiva.

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo es conocer el patrón de fenología reproductiva de *Habranthus concolor* y *H. aff. concolor* en una comunidad xerofítica altamente estacional del Distrito Federal. En tanto que los objetivos particulares son los siguientes:

1. Describir la duración de las fenofases del ciclo de vida de ambos taxones.
2. Determinar si la aparición de brotes y flores está relacionada con factores ambientales como la precipitación y la temperatura.
3. Determinar mediante un ensayo de riego el tiempo que tarda en producir flores *H. concolor* después de las primeras lluvias.
4. Evaluar la variación morfométrica de las características vegetativas, florales y del fruto de *H. concolor*, *Zephyranthes fosteri* y *H. aff. concolor*.

Las hipótesis que se plantean en esta investigación son las siguientes:

- a. Si *H. concolor* y *H. aff. concolor* tienen un patrón de floración masiva se espera que muestren alta sincronización en la producción de flores a nivel poblacional y que su periodo de floración sea muy corto.
- b. Si la precipitación es el disparador fenológico que rompe la latencia de las yemas, se espera que haya una relación positiva entre la presencia de brotes y la precipitación diaria.
- c. Si la hibridación es un fenómeno que ocurre entre *H. concolor* y *Z. fosteri* se espera que las características morfométricas de *H. aff. concolor* sean intermedias entre las dos especies parentales, aunque se requerirán más evidencias para probar hibridación.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Sitio de estudio

Este estudio fue realizado en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, en el Distrito Federal. Tiene una extensión de 237.3 ha y está ubicada en los terrenos de Ciudad Universitaria al suroeste de la ciudad de México, a una altitud de 2,200 a 2,277 m s.n.m. Posee un clima templado subhúmedo con lluvias en verano (García, 1988), una temperatura media anual de 15.7°C y precipitación promedio anual de 838.2 mm (Gómez y Sánchez, 2004). La lluvia se distribuye de manera diferencial, con una época seca que abarca de noviembre a mayo, y una época de lluvias que va de junio a octubre (Soberón *et al.*, 1991).

La REPSA está ubicada al norte del derrame de lava conocido como Pedregal de San Ángel, producto de la erupción del volcán Xitle y conos adyacentes, ocurrida hace 1670 ± 35 años (Siebe, 2000), el cual está localizado en la provincia del Eje Neovolcánico Transmexicano (Morrone y Márquez, 2003). En la zona correspondiente a la REPSA predomina la roca madre expuesta; el suelo es somero, con alto contenido de materia orgánica, y arenas finas derivadas de cenizas, lo que lo hace afín a los andosoles (Castellanos-Vargas, 2001). El suelo está poco desarrollado (4.5 ± 0.27 cm) y se acumula en grietas, fisuras y depresiones (Cano-Santana y Meave, 1996). El tipo de vegetación es matorral xerófilo (Rzedowski, 1978) con tres estratos: el arbustivo, el herbáceo y el rasante (Rzedowski, 1954).

En relación a la diversidad vegetal Castillo-Argüero *et al.* (2004) han registrado un total de 337 especies pertenecientes a 74 familias y 193 géneros. Entre las especies vegetales más importantes por su aporte a la Productividad Primaria Neta Aérea se encuentran *Verbesina virgata*, *Muhlenbergia robusta*, *Buddleia cordata* y *Dahlia coccinea* (Cano-Santana, 1994).

César-García (2002) reporta que la fenología floral de la comunidad vegetal de la REPSA es afectada principalmente por la precipitación, y secundariamente por la temperatura. En su trabajo se registraron los menores porcentajes de floración entre noviembre y marzo, coincidiendo con los niveles bajos de precipitación y bajas temperaturas, en tanto que el pico de floración ocurrió en septiembre.

3.2 Especies de estudio

El género *Habranthus* comprende aproximadamente 30 especies herbáceas, con bulbos tunicados, distribuidas desde el sur de Estados Unidos a Sudamérica (Traub, 1963). De acuerdo al trabajo de Meerow *et al.* (1999, 2000) los géneros *Habranthus*, *Zephyranthes* y *Sprekellia* forman la subtribu Zephyranthinae, dentro de la tribu Hippeastreae, aunque las relaciones al interior de la subtribu aún no están del todo esclarecidas. Las flores de *Zephyranthes* poseen seis estambres de dos longitudes diferentes y simetría actinomorfa, las flores de *Habranthus* se distinguen por la inserción de los estambres en la base del tubo de la corola, los filamentos de diferentes longitudes, la presencia de un paraperigonio o corona y ligera simetría zigomorfa (Alvarado-Cárdenas y García-Mendoza, 2008). En México se han registrado siete especies: *Habranthus immaculatus*, *H. mexicanus*, *H. medinae*, *H. howardii*, *H. oaxacanus*, *H. vittatus* y *H. concolor* (Alvarado-Cárdenas y García-Mendoza, 2008).

Habranthus concolor Lindl. ha sido señalado como sinónimo de *Zephyranthes concolor* Lindl. por el International Plant Names Index. La descripción que se transcribe a continuación corresponde a *Z. concolor* (Rzedowski *et al.*, 2005). Hierba hasta de 50 cm de alto, posee un bulbo ovoide, de 1.5 a 4.5 cm de diámetro con uno o dos tallos, de 10 a 40 cm de longitud, de color verde oscuro, ligeramente glaucos, con tonos rojizos sobre todo hacia el tercio inferior, estriados. Las hojas **histerantas**, con láminas de 10 a 40 cm de largo por 2.5 a 5.5 mm de ancho, vainas membranosas, formando una cubierta externa hasta de 9 cm de longitud. El pedúnculo tiene hasta 7 cm de largo, con una bráctea de 2.5 a 5 cm de longitud, membranosa, de color verde o rojizo, con lóbulos de 1 a 2 cm de largo (Fig. 3). Sus flores son persistentes, de 4 a 5 cm de largo, de color blanco, con tintes verdosos y/o rosados, especialmente distribuidos en la porción media y apical de la cara exterior de los segmentos del perianto. Tiene un tubo inconspicuo, de 3.5 a 5 mm de longitud. Los tépalos de la serie externa son oblanceolados, de 4.2 a 5 cm de largo por 12 a 22 mm de ancho, con ápice agudo y piloso, cuneados en la base, los de la serie interna son similares, de 8.5 a 16 mm de ancho. El ovario es ínfero, trilobular, con los óvulos dispuestos en dos series en cada lóbulo. Las anteras son lineares, de 7 a 10 mm de longitud, el estilo es trífido (Fig. 3b). El fruto es una cápsula de 1.3 a 1.7 cm de longitud, trilobada, verde, a menudo con tonos rojizos, de color paja

al tiempo de la dehiscencia, las semillas son semicirculares, de 7 a 9 mm de largo por 4 a 5.5 mm de ancho, son planas (Fig. 3c). Se ha registrado dentro del Valle de México en Tezontepec, Tepeapulco, Coyoacán, Tlalpan y Tláhuac, y en los estados de Guanajuato y San Luis Potosí, en zonas de matorral xerófilo y altitudes de 2250 a 2 500 m. Debido a que las flores aparecen después de lluvias intensas en el mes de mayo se le conoce como mayito, flor de mayo, cebolla de mayo, atzcalxóchitl, lirio céfiro, lirio de lluvia, lirio atamasco; en Estados Unidos se le conoce como “rain lily”, “zephyr lily” o “fairy lily” (O’Gorman, 1963).



Figura 3. Individuos de *Habranthus concolor* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México. a) Hábito. b) Detalle de una flor. c) Detalle de una cápsula con semillas listas para la dispersión. Fotos V. Chagoya-Lizma.

Recientemente A. García-Mendoza (com. pers.) identificó algunos ejemplares de una morfoespecie no registrada con anterioridad en la REPSA. Por sus flores rosado pálido con tintes rojizos o verdes en la punta exterior de los tépalos y características morfológicas intermedias entre *H. concolor* y *Z. fosteri* (Fig. 4), García-Mendoza lo ha considerado como híbrido bajo el nombre de *H. aff. concolor*. Es una planta herbácea de hasta 23 cm de altura, con un bulbo de 3 a 6 cm de diámetro, y flores de 4 cm de diámetro, en las que se han observado trips y actividad de forrajeo de la abeja *Dialictus* sp. (V. Chagoya-Lizama, com. pers.).



Figura 4. Arriba. De izquierda a derecha detalle de las flores de *H. concolor*, *H. aff. concolor* y *Z. fosteri*. Abajo. Vista del hábito. Fotos: X. Damián-Domínguez.

Como otras **geofitas** *H. concolor* y *H. aff. concolor* son únicamente visibles durante su etapa reproductiva y vegetativa ya que durante el invierno permanecen en latencia. César-García (2002) ha registrado que en la REPSA *H. concolor* (referida como *Z. concolor*) florece durante los meses de marzo y abril, la fructificación se da en junio y que las semillas son dispersadas por el viento.

3.3 Fenología reproductiva

Con el fin de determinar la fenología de *H. concolor* y *H. aff. concolor*, en marzo de 2006 se establecieron siete cuadros permanentes de 10 × 10 m en los que abundaban brotes. Cinco de estos cuadros se establecieron en la Zona Núcleo Oriente de la REPSA y estuvieron sujetos a un incendio en febrero de 2006. Se situaron dos cuadros en los camellones del Circuito Exterior de Ciudad Universitaria, y un cuadro a un costado del edificio de Programas Universitarios.

En cada cuadro se marcaron todos los individuos por medio de la ubicación de los brotes. Con la observación de los primeros individuos que florecieron se realizó la descripción de las fenofases y se realizaron registros diarios señalando la fecha de su aparición. Para conocer si existían diferencias en la duración de las fenofases de *H. concolor* y *H. aff. concolor* se aplicó una prueba de *t* para muestras independientes (Zar, 1999).

3.4 Fenología de *H. concolor* y *H. aff. concolor* y su relación con los factores ambientales

Se obtuvieron los datos de precipitación y temperatura (máxima, mínima, promedio) de los meses de marzo, abril, mayo y junio de los años de estudio registrados en la estación meteorológica del Colegio de Geografía de la Facultad de Filosofía y Letras de la UNAM. Para determinar el tiempo transcurrido entre la primera lluvia del año y la producción de flores de *H. concolor*, en 2006, se simuló una lluvia intensa de 31.8 mm, aplicando 10 L de agua en un radio de 10 cm a 50 bulbos localizados en las áreas verdes adyacentes al estacionamiento de estudiantes de la Facultad de Contaduría y Administración, el 28 de marzo de 2006. Se registró el número de días en los que se inició la floración de estas plantas. En 2007 se registró la primera lluvia (de 1.9 mm) el

13 de marzo, y se registró el número de días en que tardaron en producir flores los bulbos de *H. concolor* marcados para el ensayo de riego de 2006. Para evaluar la diferencia entre el tiempo de aparición de cada fenofase en los dos años de estudio, se aplicó una prueba de *t* para muestras independientes (Zar, 1999).

3.5 Variabilidad morfológica de *H. concolor*, *H. aff. concolor* y *Z. fosteri*

Morfológicamente las especies híbridas exhiben un gran número de caracteres intermedios comparados con las especies parentales. Para corroborar si esto se presenta en *H. aff. concolor*, un total de 32 caracteres morfológicos (Sección 4.5, Tablas 3 y 4) fueron cuantificados y 31 de ellos se utilizaron para aplicar un Análisis de Componentes Principales (ACP) con el programa Statistica versión 7.0. Los caracteres continuos se corrigieron con $\sqrt{(x + 0.5)}$ (Zar, 1999). El ACP fue complementado con el Procedimiento de Conteo de Caracteres (Wilson, 1992), basado en análisis de Comparaciones Múltiples de Tukey.

4. RESULTADOS

4.1 Fenofases de las estructuras reproductivas y su duración

Las estructuras reproductivas de las especies de estudio atraviesan por nueve fenofases (Fig. 5): (1) *brote*, que se caracteriza porque sólo son visibles las dos brácteas que cubren el botón; (2) *botón joven*, en el que los tépalos tienen tintes verdosos; (3) *botón maduro*, es la fase en la que las brácteas se abren para dejar ver los tépalos, en *H. concolor* los tépalos son de color blanco, mientras que en *H. aff. concolor* los tépalos son de color rosa pálido con líneas rojizas; (4) *flor joven*, en el que la flor está semiabierta sin polen en las anteras; (5) *flor madura* es la etapa en la que la flor se encuentra en anthesis, con polen en las anteras; (6) *flor senil*, que ocurre cuando los tépalos se cierran y adquieren tintes rosados en la punta; (7) *fruto temprano* es el fruto en el que no se distinguen los tres lóbulos de la cápsula; (8) *fruto joven*, se distingue cuando se diferencian los tres lóbulos y termina cuando el fruto se torna color paja; y (9) *fruto maduro*, en el que la cápsula es dehiscente y dispersa las semillas.

En general, se encontraron diferencias en la duración de cinco de las nueve fenofases reconocidas entre especies. La duración del botón joven, flor madura y fruto maduro fue significativamente más prolongada en *H. concolor* que en *H. aff. concolor*, en tanto que la duración del botón maduro y del fruto temprano fue significativamente más corto en *H. concolor* (Tabla 1). De hecho, la duración de las flores en anthesis de *H. concolor* es de 2.8 días en promedio, pero puede alcanzar valores de dos a cuatro días, en tanto que en *H. aff. concolor*, la duración es de un día.

La mayor parte de los individuos desarrollan sólo una flor durante la estación de crecimiento, pero durante 2007 se registró que el 10% de los individuos de *H. concolor* ($n= 12$) y el 17.4% de los individuos de *H. aff. concolor* ($n= 17$) incluidos en el muestreo desarrollaron dos flores. Sólo tres individuos de *H. concolor* tuvieron las dos flores en anthesis de forma simultánea, mientras que los restantes comenzaron el desarrollo de su segundo brote mientras las semillas se encontraban en la fenofase de fruto maduro, este patrón fue el mismo que siguieron los individuos de *H. aff. concolor*.

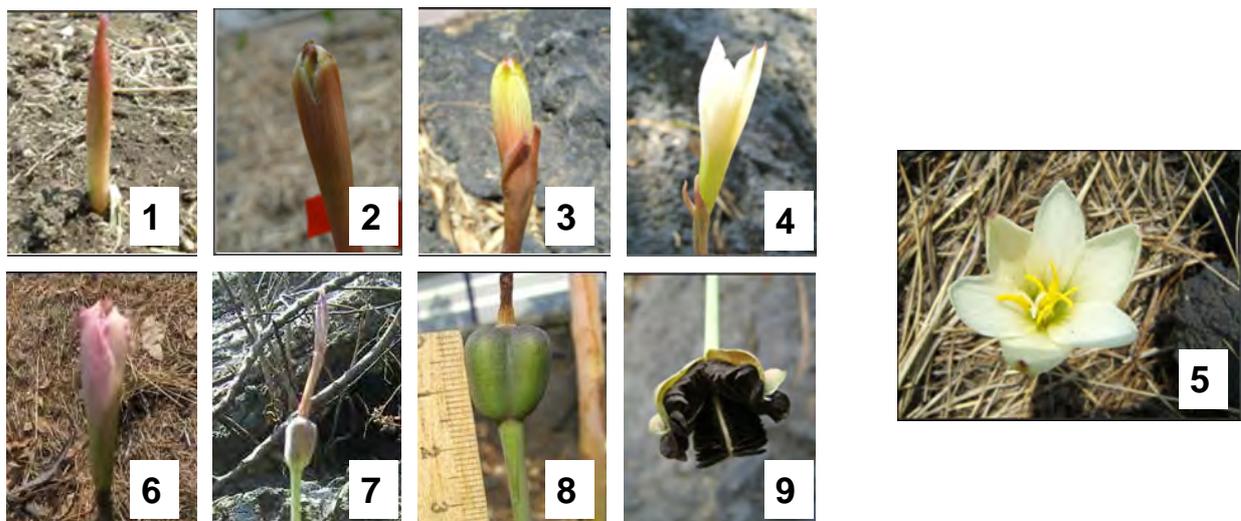


Figura 5. Fenofases de las estructuras reproductivas de *H. concolor*. 1) brote, 2) botón joven, 3) botón maduro, 4) flor joven, 5) flor madura, 6) flor senil, 7) fruto temprano, 8) fruto joven y 9) fruto maduro. Fotos: V. Chagoya-Lizama.

Tabla 1. Duración \pm error estándar (intervalo) de cada fenofase de la estructuras reproductivas de *H. concolor* y *H. aff. concolor*, $N= 20$ individuos en ambos casos. Los datos corresponden a la temporada 2007. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de t para muestras independientes, g.l. = 38).

ETAPA	DURACIÓN EN DÍAS	
	<i>H. concolor</i>	<i>H. aff. concolor</i>
Brote	1.05 \pm 0.05 (1 – 2) ^a	1.00 \pm 0 (1 – 1) ^a
Botón joven	1.20 \pm 0.09 (1 – 2) ^a	1.00 \pm 0 (1 – 1) ^b
Botón maduro	1.18 \pm 0.09 (1 – 2) ^b	1.50 \pm 0.12 (1 – 2) ^a
Flor joven	1.00 \pm 0 (1 – 1) ^a	1.00 \pm 0 (1 – 1) ^a
Flor madura	2.80 \pm 0.16 (2 – 4) ^a	1.00 \pm 0 (1 – 1) ^b
Flor senil	2.55 \pm 0.17 (1 – 4) ^a	2.70 \pm 0.11 (2 – 3) ^a
Fruto temprano	2.06 \pm 0.21 (1 – 4) ^b	3.00 \pm 0.13 (2 – 5) ^a
Fruto joven	11.30 \pm 0.13 (10 – 12) ^a	11.35 \pm 0.65 (8 – 18) ^a
Fruto maduro	9.10 \pm 0.56 (6 – 14) ^a	6.33 \pm 0.80 (3 – 10) ^b

4.2 Patrones de fenología reproductiva de *H. concolor* y *H. aff. concolor*

En 2006 *H. concolor* experimentó tres días de producción de brotes: el 1o. de abril, el 27 de abril y el 3 de mayo (Fig. 6a). A los dos primeros picos siguieron periodos en los que las flores maduras constituyeron más del 50% de las estructuras reproductivas de la población, del 5 al 7 de abril y del 28 al 30 de abril. Después del tercer pico de producción de brotes, las flores maduras constituyeron un bajo porcentaje, debido a que muchos individuos de la población pasaron a la fenofase de flores seniles, aunque la proporción de flores maduras del 3 al 5 de mayo fue similar a la del periodo del 5 al 7 de abril. Los frutos jóvenes de *H. concolor* dominaron en dos periodos: del 13 al 21 de abril y del 8 al 30 de mayo. La dispersión de semillas se registró del 23 de abril al 12 de mayo para los individuos que florecieron tras el primer pico de floración, y del 27 de mayo al 8 de junio, para los individuos que florecieron tardíamente.

En 2007 (Fig. 6b) los brotes y botones de *H. concolor* se detectaron en baja frecuencia durante todo el periodo reproductivo, sin embargo, la aparición masiva de brotes ocurrió el 26 y 27 de abril. Las flores maduras tuvieron baja dominancia del 9 al 13 de abril, y se encontraron en mayor proporción del 28 al 2 de mayo. Los frutos jóvenes constituyeron alrededor del 50% de las estructuras reproductivas a partir del 7 de mayo, en tanto que la dispersión pudo realizarse en un periodo posterior que no fue registrado por término de muestreo.

En 2006 *H. aff. concolor* (Fig. 7a) presentó dos eventos de producción de brotes, el primero ocurrió del 30 de marzo al 1o. de abril, y el segundo tuvo lugar el día 27 de abril. Las flores maduras se registraron del 30 de marzo al 6 de abril, y el 30 de abril constituyeron más del 50% de las estructuras reproductivas en la población. La mayor sincronización a nivel poblacional se presentó en dos fenofases: como frutos tempranos del 8 al 10 de abril, y como frutos jóvenes del 12 al 23 de abril y del 8 al 19 de mayo. La dispersión de las semillas dio inicio el 27 de abril, y finalizó el 8 de mayo para los individuos del primer periodo de floración. El segundo periodo de dispersión de semillas inició después del 18 de mayo, fecha del término de muestreo.

En 2007, la temporada reproductiva de *H. aff. concolor* inició 12 días antes que en 2006 (Fig. 7b), se distinguieron cuatro eventos de producción de brotes: del 13 al 17 de marzo, del 3 al 6 de abril, del 26 y 27 de abril, y el 7 de mayo.

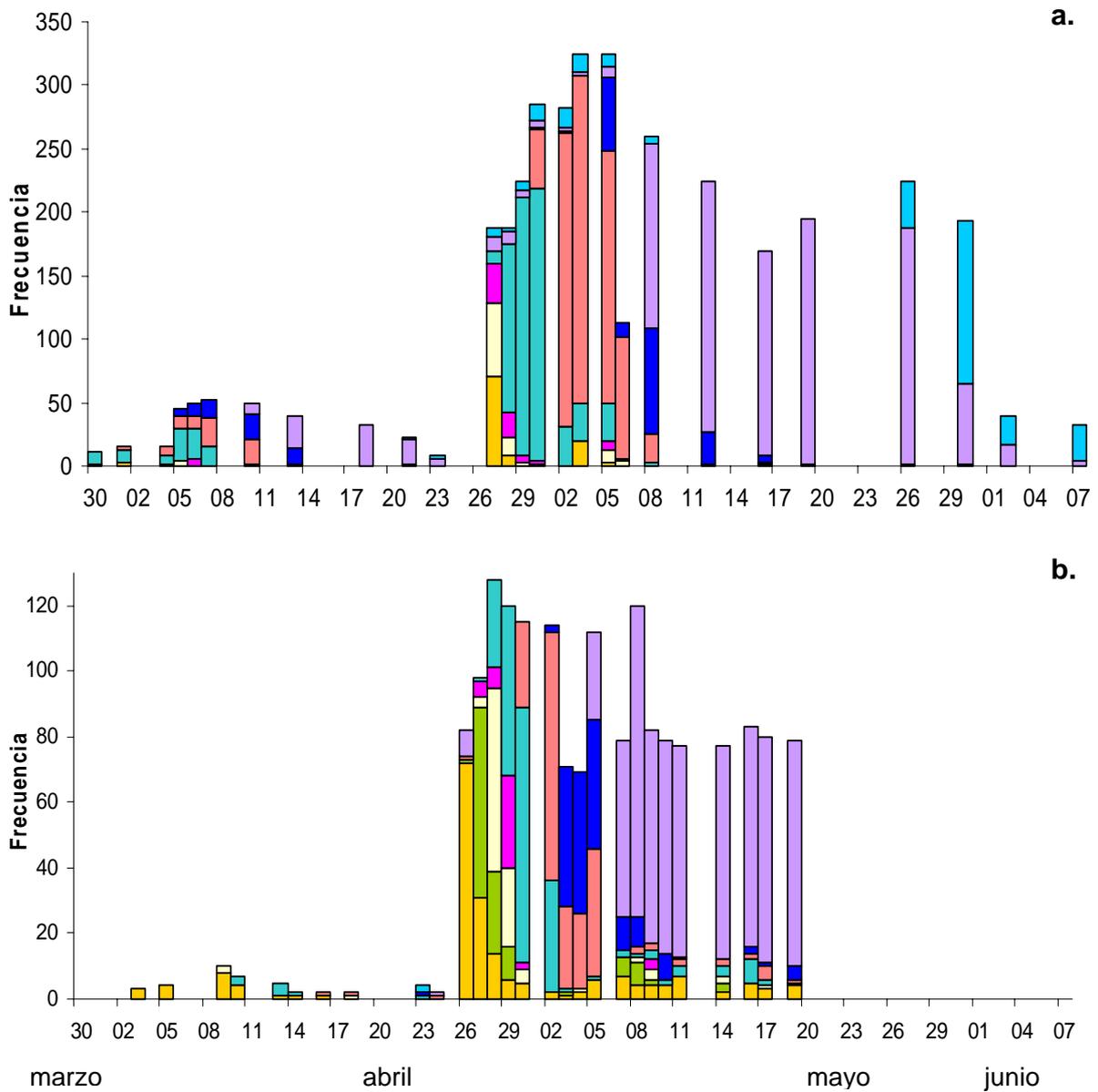


Figura 6. Patrones fenológicos de *H. concolor* registrados en la REPSA durante a) 2006 ($N= 260$ individuos) y b) 2007 ($N= 121$ individuos). Nótese el cambio de escala en la frecuencia de individuos. Fenofases: brotes (■), botón joven (■), botón maduro (■), flor joven (■), flor madura (■), flor senil (■), fruto temprano (■), fruto joven (■) y fruto maduro (■).

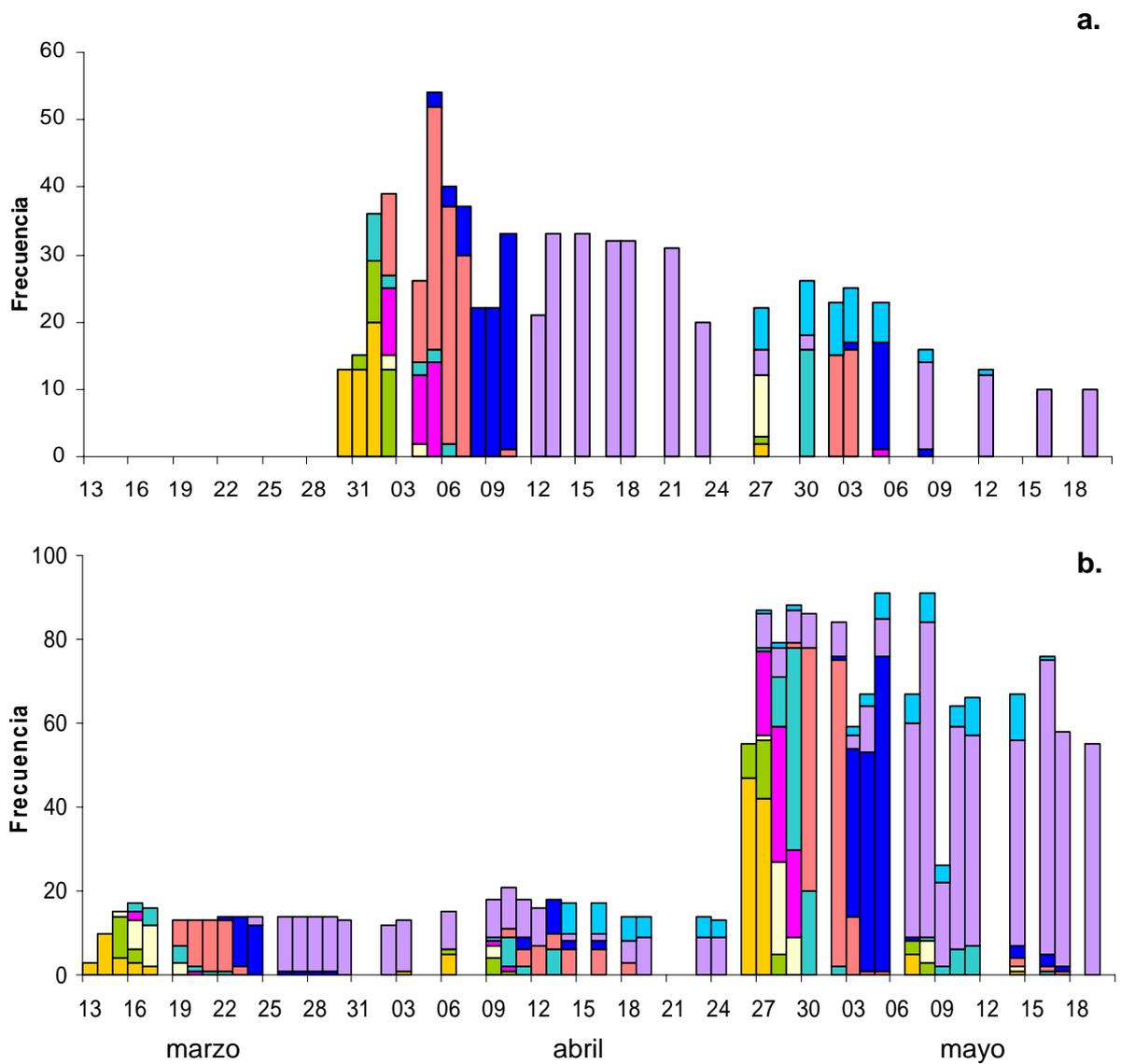


Figura 7. Patrones fenológicos de *H. aff. concolor* registrados en la REPSA durante a) 2006 ($N= 67$ individuos) y b) 2007 ($N= 98$ individuos). Nótese el cambio de escala en la frecuencia de individuos. Fenofases: brotes (■), botón joven (■), botón maduro (■), flor joven (■), flor madura (■), flor senil (■), fruto temprano (■), fruto joven (■) y fruto maduro (■).

Las flores en antesis de *H. aff. concolor* se registraron del 16 al 19 de marzo, del 10 al 13 de abril, del 28 al 30 de abril y del 9 al 11 de mayo. Los frutos tempranos fueron evidentes en tres periodos: del 21 al 29 de marzo, del 11 al 16 de abril y constituyeron más del 50% de la población del 3 al 5 de mayo. Los frutos jóvenes se registraron a partir del 24 de marzo; en tanto que los frutos maduros se detectaron a partir del 10 de abril.

El pico de floración de ambas especies fue altamente sincrónico en ambos años, en 2006 ocurrió el 30 de abril, *H. concolor* registró 215 flores maduras y *H. aff. concolor* sólo 16 flores en los sitios de estudio (Fig. 8a). En 2007 el pico de floración de *H. concolor* tuvo lugar el 30 de abril, con 78 flores, en tanto que el de *H. aff. concolor* ocurrió el día 29 de ese mes, con 48 flores (Fig. 8b).

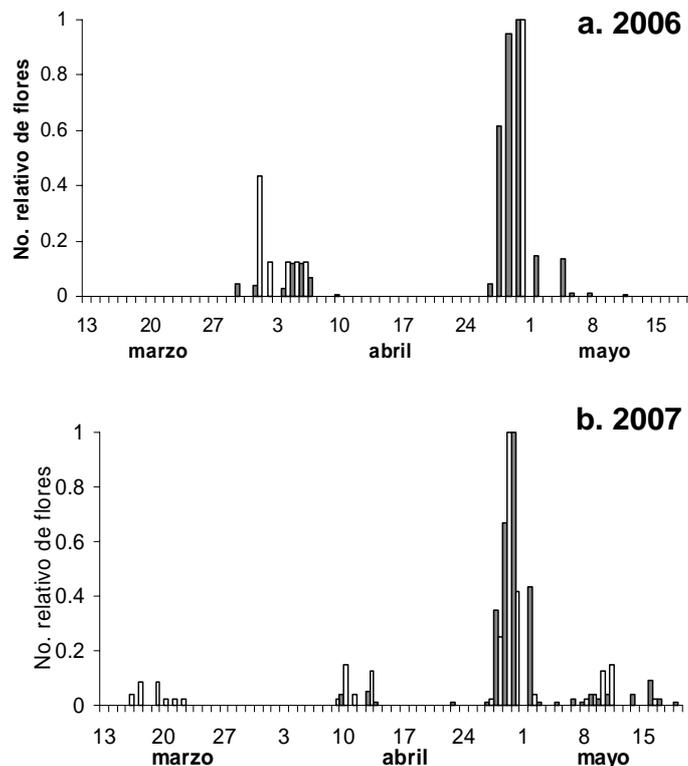


Figura 8. Número relativo de flores [esto es, (No. de flores en el día i)/(No. máximo de flores en un día dentro de la temporada de floración)] de *H. concolor* (■) y *H. aff. concolor* (□) en las temporadas de estudio.

4.3 Fenología reproductiva y factores ambientales

Las temperaturas máximas y mínimas registradas en ambos años de estudio fueron similares. En 2006 se registraron temperaturas promedio de 17.4, 19.1 y 19°C en los meses de marzo, abril y mayo, respectivamente. En 2007 las temperaturas promedio fueron de 17, 18.7 y 19°C para los mismos meses (Fig. 9).

Por otra parte, la precipitación varió significativamente entre años, en 2006 se acumularon 138.7 mm durante marzo, abril y mayo, con el 50% de esta cantidad acumulada para el 2 de mayo (Fig. 10a). En 2007 la precipitación acumulada en marzo, abril y mayo fue de 62.7 mm, con el 50% acumulado para el 5 de mayo (Fig. 10b).

En el experimento de riego de 2006, 16 de los 50 bulbos regados desarrollaron su brote. El 31% de ellos registró el brote dos días después del riego y el 50% se registraron con flores en anthesis seis días después (Fig. 11). El 38% de los 16 individuos que respondieron en el ensayo produjeron brote, pero éstos se secaron. En 2007 la precipitación acumulada se mantuvo en 1.9 mm desde el 15 de marzo hasta el 13 de abril. Las lluvias durante el 14 al 23 de abril acumularon 30.4 mm. El 48% de los bulbos produjeron brotes el 26 de abril. El tiempo transcurrido en presentar brotes y frutos jóvenes bajo el ensayo de riego fue mayor que el registrado bajo la acumulación de lluvia en 2007 (Tabla 2).

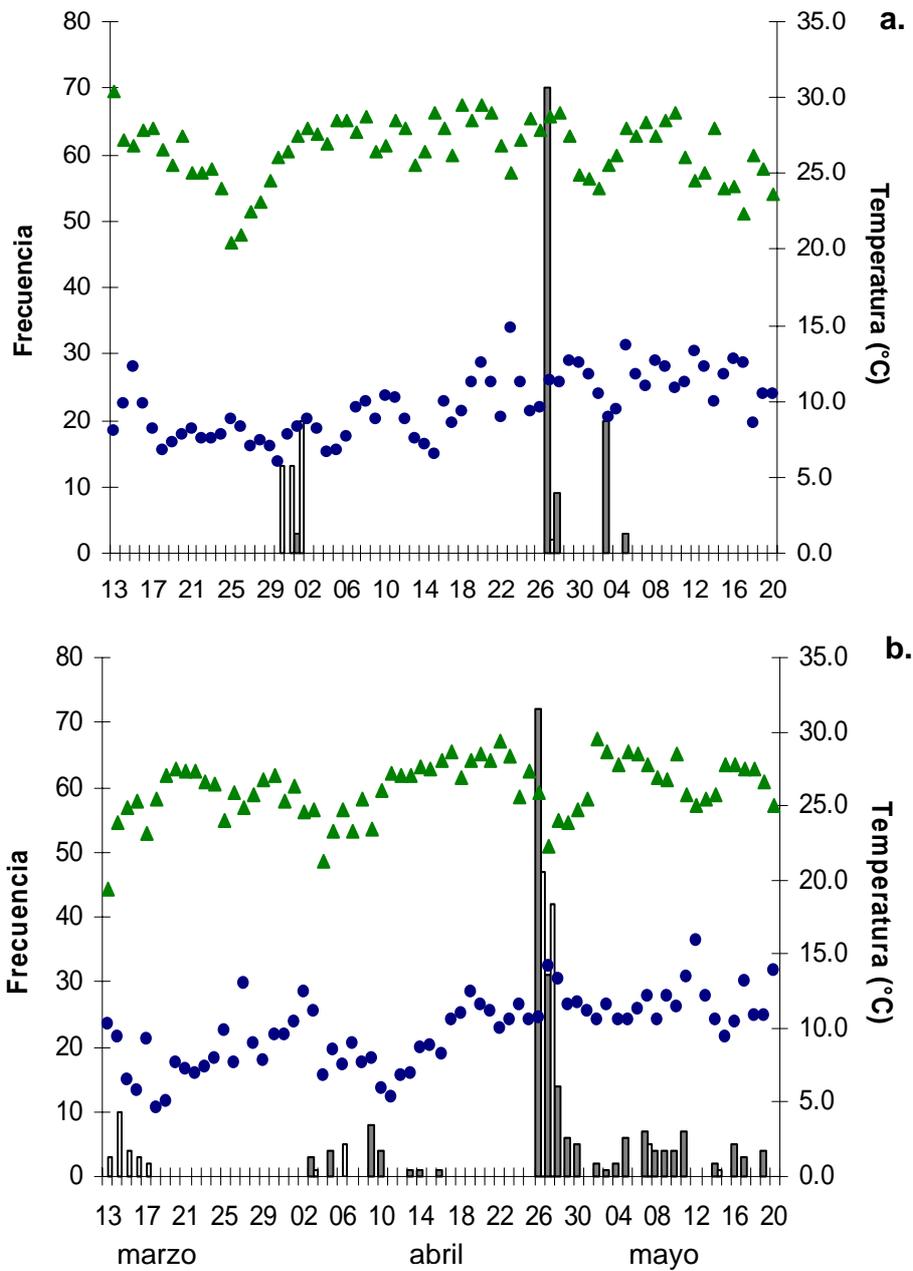


Figura 9. Temperaturas máximas (▲) y mínimas (●) registradas en la REPSA en relación a la frecuencia de brotes de *H. concolor* (■) y *H. aff. concolor* (□) en a. 2006 y b. 2007. Datos del Observatorio Meteorológico del Colegio de Geografía.

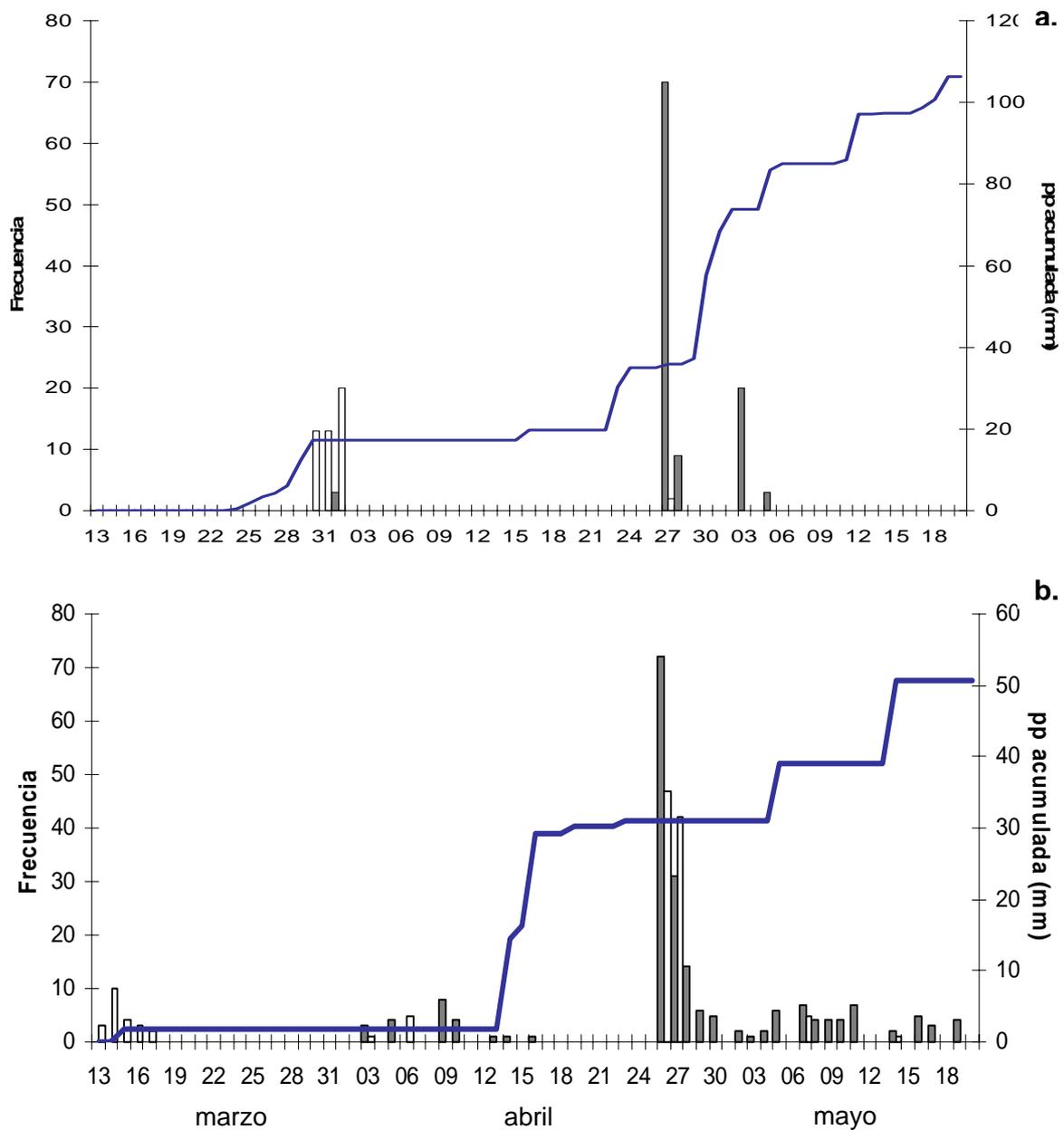


Figura 10. Precipitación acumulada registrada en la REPSA en relación a la frecuencia de brotes de *H. concolor* (■) y *H. aff. concolor* (□) en a. 2006 y b. 2007. Nótese el cambio de escala en la precipitación. Datos del Observatorio Meteorológico del Colegio de Geografía.

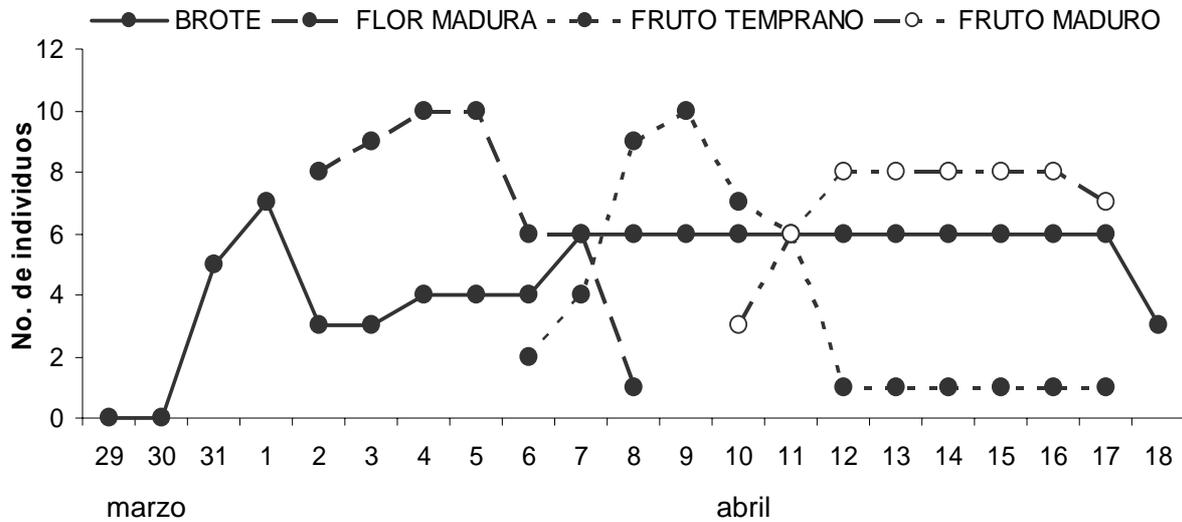


Figura 11. Fenología de los individuos de *H. concolor* bajo el ensayo de riego de 2006.

Tabla 2. Tiempo transcurrido \pm error estándar (intervalo) que tarda en presentarse cada fenofase de las estructuras reproductivas de *H. concolor* después del riego con 31.8 mm en 2006 ($N = 10$) y de una acumulación de 30.4 mm en 2007 ($N = 24$). Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de t para muestras independientes, g.l.= 32).

ETAPA	TIEMPO EN DÍAS	
	2006	2007
Brote	3.50 ± 0.20 (3 – 4) ^a	3.00 ± 0 (3 – 3) ^b
Botón joven	4.20 ± 0.14 (4 – 5) ^a	4.00 ± 0.04 (3 – 4) ^a
Botón maduro	4.50 ± 0.22 (4 – 5) ^a	5.10 ± 0.04 (5 – 6) ^a
Flor joven	5.30 ± 0.21 (5 – 7) ^a	5.70 ± 0.12 (5 – 6) ^a
Flor madura	6.10 ± 0.10 (6 – 7) ^a	6.10 ± 0.08 (5 – 7) ^a
Flor senil	7.40 ± 0.22 (7 – 9) ^b	8.00 ± 0.04 (8 – 9) ^a
Fruto temprano	10.5 ± 0.30 (9 – 12) ^a	10.0 ± 0.04 (9 – 10) ^a
Fruto joven	13.5 ± 0.17 (13 – 14) ^a	12.0 ± 0.04 (12– 13) ^b

4.4 Observaciones de historia natural

El escapo floral continúa su elongación hasta la dispersión de las semillas. En promedio la altura del escapo aumenta 19.5 ± 2.35 cm en *H. concolor* ($n = 15$), y 17.3 ± 1.72 cm en *H. aff. concolor* ($n = 13$) entre las etapas de flor madura y fruto maduro. Durante este periodo el crecimiento del escapo es de 1.22 cm/día en *H. concolor* y de 1.01 cm/día en *H. aff. concolor*.

La apertura de las flores en *H. concolor* se registró desde el mediodía (12:00 h), y un gran porcentaje de individuos tienen antesis nocturna (Fig. 12). Las flores de *H. concolor* no se cierran por la noche; en contraste, las flores de *H. aff. concolor* registran su antesis desde las 9:00 h y cierran alrededor de las 18:00 h o cuando hay nubosidad. *Habranthus concolor* y *H. aff. concolor* pueden producir semillas por autocruza, y éstas pueden germinar.

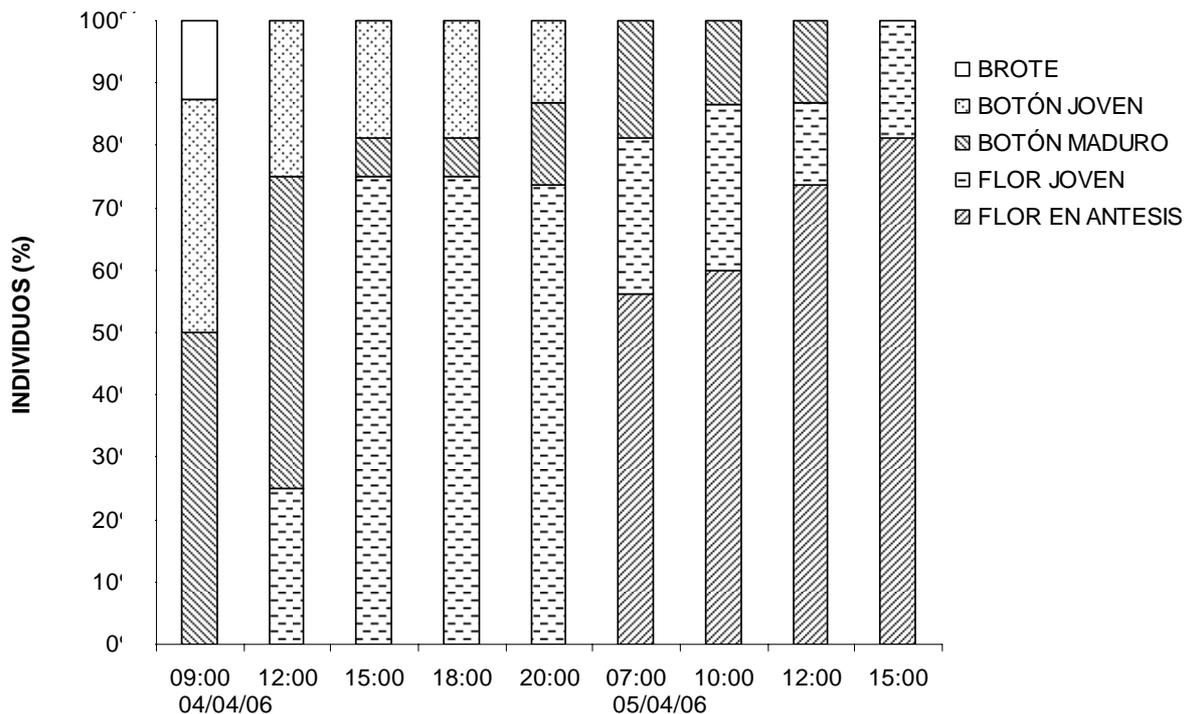


Figura 12. Variación diurna de la floración en *Habranthus concolor* ($N= 16$), datos correspondientes a la temporada 2006.

En cuanto a visitantes florales, se observaron abejas del género *Dialictus* (Halictidae) y *Apis mellifera* (Apidae) alimentándose del polen de *H. concolor*, y transportándolo en todo el cuerpo. En las corolas se encontraron trips y chinches y se registraron dos especies de mariposas succionando el líquido estigmático de *H. concolor*: *Leptotes marina* (Lycaenidae) y *Pterourus multicaudata* (Papilionidae).

4.5 Morfología de *H. concolor*, *H. aff. concolor* y *Z. fosteri*

La gráfica generada con el ACP muestra los tres grupos de individuos esperados (Fig. 13), aunque dos individuos de *H. concolor* se encuentran más cercanos a los de *H. aff. concolor*. El Componente 1 explica el 60.5 % de la varianza y está relacionado positivamente con el ancho de la hojas, con caracteres del fruto y con caracteres florales como la longitud del pedicelo, el diámetro del ovario y la longitud del escapo y el pedicelo en la fructificación (Tabla 3). El Componente 2 explica el 17.0% de la varianza y guarda relación positiva con la longitud de los seis tépalos de la flor (Tabla 3).

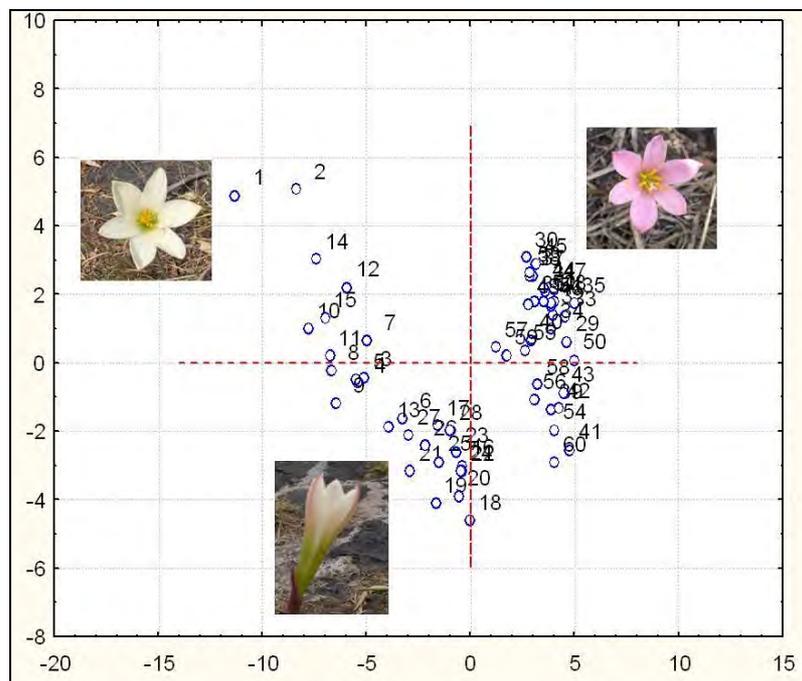


Figura 13. Diagrama obtenido con el ACP mostrando la ordenación de los individuos con los 31 caracteres muestreados. *H. concolor* (individuos 1-15), *H. aff. concolor* (individuos 16-28) y *Z. fosteri* (individuos 29-60).

Tabla 3. Coeficiente de correlación de los 31 caracteres morfológicos medidos ($n = 60$ individuos) con los Componentes Principales 1 y 2.

Caracter	CP1	r	CP2
Diámetro del bulbo	0.939		0.090
Número de hojas	0.432		-0.079
Longitud de la hoja más larga	0.294		0.534
Ancho en la base de la hoja más larga	0.960		-0.004
Ancho de la hoja al primer tercio	0.956		0.157
Ancho de la hoja al segundo tercio	0.955		0.150
Diámetro del escapo	0.843		0.396
Longitud del escapo	0.639		0.345
Longitud del pedicelo	0.859		0.347
Diámetro del ovario	0.904		0.140
Longitud del ovario	0.740		0.320
Longitud del primer tépalo exterior	0.171		0.974
Longitud del segundo tépalo exterior	0.166		0.975
Longitud del tercer tépalo exterior	0.164		0.976
Longitud del primer tépalo interior	0.173		0.963
Longitud del segundo tépalo interior	0.143		0.962
Longitud del tercer tépalo interior	0.153		0.970
Longitud del filamento de la serie superior	0.899		0.271
Longitud del filamento de la serie inferior	0.900		0.212
Longitud de la antera de la serie superior	0.342		0.224
Longitud de la antera de la serie inferior	0.258		0.235
Longitud del estilo	0.799		0.454
Diámetro del fruto	0.912		0.035
Longitud del fruto	0.826		0.367
Longitud del escapo en fructificación	0.843		-0.060
Longitud del pedicelo en fructificación	0.841		0.343
Longitud de la costilla del fruto	0.858		0.375
Número total de semillas	0.845		0.140
Número de semillas negras	0.819		0.048
Número de semillas blancas	0.280		0.212
Peso total de las semillas	0.831		0.093

La variabilidad morfológica de los taxones examinados se muestra en la Tabla 4. Se registraron dimensiones consistentes a las que da Rzedowski *et al.* (2005) en la descripción de *H. concolor* y *Z. fosteri*. Los caracteres que tuvieron los valores más bajos del coeficiente de variación son los relacionados con la longitud de los tépalos y la altura de los filamentos, para *H. concolor*, *Z. fosteri* y *H. aff. concolor*.

Los individuos de *H. aff. concolor* tienen morfología intermedia para caracteres de la flor, del fruto y vegetativos. La prueba del signo mostró que la desviación es significativa ($P < 0.05$), aceptando la hipótesis de morfología intermedia. Se encontraron 30 caracteres intermedios, con excepción del número de semillas blancas o vanas.

Tabla 4. Variación morfológica de caracteres reproductivos de *H. concolor* (n =15), *H. aff. concolor* (n = 13) y *Z. fosteri* (n = 32) en la REPSA, y resultado del Procedimiento de Conteo de Caracteres. + = híbrido es intermedio entre las especies parentales, - = el híbrido no es intermedio entre las especies parentales. C.V = coeficiente de variación. n.d.= Dato no disponible. Datos de la temporada 2007.

Caracter	<i>H. concolor</i>			<i>H. aff. concolor</i>		
	Media ± e.e.	Intervalo	C.V. (%)	Media ± e.e.	Intervalo	C.V. (%)
Diámetro del bulbo (mm)	49.50 ± 1.82	42.37-55.88	10.14	43.28 ± 1.42	34.1-50.76	11.87
Número de hojas	4.33 ± 0.54	3-6	20.76	5.54 ± 0.22	5-7	14.02
Longitud de la hoja más larga (mm)	371.13 ± 4.97	302-434	9.47	267.15 ± 18.71	109-338	25.25
Ancho en la base de la hoja más larga (mm)	8.67 ± 0.76	6.78-9.69	8.29	8.71 ± 0.32	6.93-11.23	13.25
Ancho de la hoja al primer tercio (mm)	11.85 ± 0.89	9.96-14.98	12.36	10.63 ± 0.30	7.99-12.25	10.29
Ancho de la hoja al segundo tercio (mm)	12.08 ± 0.90	10.65-15.39	10.18	10.46 ± 0.30	8.38-11.94	10.44
Diámetro del escapo (mm)	7.68 ± 0.72	5.82-16.13	32.25	5.47 ± 0.23	4.41-6.59	15.46
Longitud del escapo (mm)	186.93 ± 3.53	85-372	43.34	168.54 ± 13.28	96-235	28.40
Longitud del pedicelo (mm)	48.26 ± 1.79	32-85	34.53	28.10 ± 1.31	17.81-32.85	16.78
Diámetro del ovario (mm)	4.84 ± 0.57	4.15-5.46	7.24	4.61 ± 0.11	3.75-5.19	8.65
Longitud del ovario (mm)	13.90 ± 0.96	10.36-19.39	16.53	8.24 ± 0.25	6.88-10.4	11.06
Longitud del primer tépalo exterior (mm)	52.70 ± 1.87	44.31-69.9	15.20	40.08 ± 0.75	35.80-44.64	6.73
Longitud del segundo tépalo exterior (mm)	52.89 ± 1.88	42.53-70.3	15.96	40.29 ± 0.81	35.2-44.52	7.24
Longitud del tercer tépalo exterior (mm)	53.13 ± 1.88	44.29-69.98	14.96	40.36 ± 0.78	35.71-45.08	7.01
Longitud del primer tépalo interior (mm)	50.35 ± 1.83	42.04-63.57	13.46	37.96 ± 0.83	31.59-42.08	7.90
Longitud del segundo tépalo interior (mm)	50.40 ± 1.83	41.38-62.89	12.98	37.91 ± 0.84	30.17-41.16	7.96
Longitud del tercer tépalo interior (mm)	50.34 ± 1.83	41.94-63.99	13.48	38.22 ± 0.87	35.42-42.24	8.17
Longitud del filamento de la serie superior (mm)	31.07 ± 1.44	26.8-34.43	8.16	25.69 ± 0.51	21.81-28.4	7.17
Longitud del filamento de la serie inferior (mm)	25.12 ± 1.29	21.06-28.93	9.13	21.28 ± 0.36	19.33-22.84	6.05
Longitud de la antera de la serie superior (mm)	12.79 ± 0.92	5.06-19.19	37.12	6.29 ± 0.47	4.4-10.06	26.93
Longitud de la antera de la serie inferior (mm)	13.06 ± 0.93	4.66-20.43	42.75	6.00 ± 0.25	5.0-7.27	14.76
Longitud del estilo (mm)	28.09 ± 1.37	21.73-34.2	12.74	18.27 ± 0.31	16.93-21.07	6.14
Tubo de la corola (mm)	n.d.			n.d.		
Diámetro del fruto (mm)	19.51 ± 1.14	12.85-21.37	11.26	17.33 ± 0.56	14.33-20.34	11.59
Longitud del fruto (mm)	23.94 ± 1.26	20.35-29.07	8.78	15.04 ± 0.46	12.75-18.12	10.96
Longitud del escapo en fructificación (mm)	382.00 ± 5.05	230-470	18.05	346.38 ± 18.47	246-389	19.22
Longitud del pedicelo en fructificación (mm)	76.33 ± 2.26	35-130	30.26	35.54 ± 1.86	23-51	18.90
Longitud de la costilla del fruto (mm)	17.17 ± 1.07	13.28-21.15	14.44	11.07 ± 0.32	9.11-12.62	10.29
Número total de semillas	114.87 ± 2.77	19-144	26.65	94.15 ± 4.46	67-120	17.07
Número de semillas negras (viables)	86.13 ± 2.40	14-113	33.33	74.69 ± 4.72	39-96	22.79
Número de semillas blancas (vanas)	28.73 ± 1.38	5-114	87.52	19.46 ± 3.14	2-46	58.08
Peso total de las semillas (g)	0.32 ± 0.15	0.0424-0.4604	42.77	0.31 ± 0.03	0.0743-0.4783	35.24

Tabla 4. Continuación.

Caracter	Media \pm e.e.	<i>Z. fosteri</i> Intervalo	C.V. (%)	<i>H. aff. concolor</i> es diferente de (Tukey, $P < 0.05$)	¿ <i>H. aff. concolor</i> es intermedio?
Diámetro del bulbo (mm)	22.12 \pm 0.89	15.24-33.99	22.78	ambos	+
Número de hojas	3.69 \pm 0.27	1-7	41.00	<i>Z. fosteri</i>	+
Longitud de la hoja más larga (mm)	251.00 \pm 16.14	92-385	36.37	<i>H. concolor</i>	+
Ancho en la base de la hoja más larga (mm)	2.62 \pm 0.12	1.59-4.22	26.21	<i>Z. fosteri</i>	+
Ancho de la hoja al primer tercio (mm)	3.17 \pm 0.16	2-5.83	29.30	ambos	+
Ancho de la hoja al segundo tercio (mm)	2.66 \pm 0.16	1.16-5.05	34.44	ambos	+
Diámetro del escapo (mm)	2.78 \pm 0.09	1.84-3.95	17.57	ambos	+
Longitud del escapo (mm)	117.63 \pm 6.16	51-185	29.60	<i>Z. fosteri</i>	+
Longitud del pedicelo (mm)	3.81 \pm 0.70	0-13.85	103.69	ambos	+
Diámetro del ovario (mm)	2.73 \pm 0.11	2.07-3.45	22.82	<i>Z. fosteri</i>	+
Longitud del ovario (mm)	5.75 \pm 0.15	4.24-7.39	14.65	ambos	+
Longitud del primer tépalo exterior (mm)	44.15 \pm 0.79	33.61-51.01	10.16	<i>H. concolor</i>	+
Longitud del segundo tépalo exterior (mm)	44.40 \pm 0.78	34.60-51.11	9.88	<i>H. concolor</i>	+
Longitud del tercer tépalo exterior (mm)	44.52 \pm 0.81	34.40-51.39	10.29	<i>H. concolor</i>	+
Longitud del primer tépalo interior (mm)	41.88 \pm 0.75	31.77-48.34	10.15	<i>H. concolor</i>	+
Longitud del segundo tépalo interior (mm)	42.19 \pm 0.76	31.78-48.06	10.21	ambos	+
Longitud del tercer tépalo interior (mm)	42.31 \pm 0.72	32.45-48.44	9.61	<i>H. concolor</i>	+
Longitud del filamento de la serie superior (mm)	13.05 \pm 1.94	10.37-15.68	10.68	ambos	+
Longitud del filamento de la serie inferior (mm)	10.96 \pm 0.21	8.75-14.42	10.95	ambos	+
Longitud de la antera de la serie superior (mm)	7.03 \pm 0.22	4.64-9.94	17.90	<i>H. concolor</i>	+
Longitud de la antera de la serie inferior (mm)	7.42 \pm 0.25	4.90-9.88	19.04	<i>H. concolor</i>	+
Longitud del estilo (mm)	12.58 \pm 0.25	9.01-15.89	11.33	ambos	+
Tubo de la corola (mm)	14.82 \pm 0.48	10.18-19.75	18.20		n.d.
Diámetro del fruto (mm)	9.43 \pm 0.25	6.96-12.93	14.89	ambos	+
Longitud del fruto (mm)	9.17 \pm 0.36	6.66-12.84	22.30	ambos	+
Longitud del escapo en fructificación (mm)	223.22 \pm 13.80	115-370	34.98	<i>Z. fosteri</i>	+
Longitud del pedicelo en fructificación (mm)	3.08 \pm 0.65	0-11.82	119.65	ambos	+
Longitud de la costilla del fruto (mm)	6.34 \pm 0.22	4.68-9.56	19.24	ambos	+
Número total de semillas	50.97 \pm 2.10	29-73	23.25	ambos	+
Número de semillas negras (viables)	35.16 \pm 2.13	9-56	34.35	<i>Z. fosteri</i>	+
Número de semillas blancas (vanas)	15.81 \pm 1.53	3-43	54.67	Ninguno	-
Peso total de las semillas (g)	0.08 \pm 0.01	0.0233-0.1741	42.77	<i>Z. fosteri</i>	+

Promedio de caracteres intermedios

5. DISCUSIÓN

5.1 Ciclo reproductivo de *H. concolor* y *H. aff. concolor*

Los ciclos reproductivos de *H. concolor* y *H. aff. concolor* tienen un patrón característico de geofitas con hojas histerantas en donde la producción de flores y hojas están separadas en el tiempo (Dafni, 1981a). Además, el curso de los eventos de su ciclo de vida son: crecimiento, almacenamiento de recursos, latencia y floración (Dafni *et al.*, 1981a). En las especies que tienen esta estrategia las reservas acumuladas en la temporada previa son necesarias para la floración; si éstas son insuficientes la floración no ocurre y éstas se utilizan para los órganos fotosintéticos, lo cual refleja la necesidad de competir por recursos en los individuos juveniles (Dalhgren *et al.*, 2007) y alcanzar el tamaño para la reproducción.

El crecimiento del escapo de *H. concolor* y *H. aff. concolor* es muy rápido, con una tasa de elongación de 1 cm/día. Sin hojas que realicen la fotosíntesis, la única fuente de recursos disponible es la almacenada en los bulbos antes de la latencia. En otras especies de geofitas se han determinado que las reservas permiten el desarrollo de las flores y frutos y el establecimiento de las hojas (Dafni *et al.*, 1981b), pero también pueden utilizarse recursos que se adquieren en la misma estación de crecimiento (Dafni *et al.*, 1981b; Boeken, 1989). Tanto en *H. concolor* como en *H. aff. concolor*, las hojas comienzan su desarrollo cuando las estructuras reproductivas se encuentran en la etapa de fruto joven; por lo que es posible que el desarrollo de las semillas haga uso tanto de las reservas almacenadas, como de las adquiridas durante la estación presente. Por ejemplo, en *Galanthus nivalis* (Amaryllidaceae) las reservas se utilizan en el desarrollo de los brotes y la estabilización del potencial osmótico; mientras que el carbono fijado por fotosíntesis durante la estación se usa durante el alargamiento del tallo y la fructificación (Orthen y Wehrmeyer, 2004). En *Bellevalia desertorum* (Liliaceae) la inversión de recursos en la biomasa reproductiva está determinado principalmente por las reservas almacenadas en el bulbo durante la estación anterior (Boeken, 1989).

Las reservas almacenadas en los bulbos de *H. concolor* y *H. aff. concolor*, que permiten un rápido desarrollo de las flores y frutos, aseguran los eventos reproductivos de estos taxones en la estación seca de la REPSA ya que los individuos responden

rápidamente al disparador fenológico y producen semillas aunque haya alta variabilidad ambiental. En las geofitas de la región de El Cabo, Sudáfrica; hay una relación negativa entre el tamaño de los órganos de almacenamiento y la predecibilidad de lluvia; los órganos de almacenamiento de reservas son más pequeños en áreas con temporadas lluviosas mejor definidas (Procheş y Cowling, 2004), y las especies con órganos de almacenamiento más grandes se establecen en áreas sujetas a mayor variación en los patrones de lluvia.

5.2 Fenofases de las estructuras reproductivas y su duración

A partir de las nueve fenofases identificadas se puede establecer tres fenofases críticas en el ciclo de vida de los taxones de estudio: brotes, flores en antesis y frutos en dispersión. El desarrollo de los brotes es antecedido por lluvias, pero puede detenerse a consecuencia de bajos potenciales hídricos que experimenten los individuos, impidiendo alcanzar el desarrollo de las flores. Este fenómeno se presenta en especies como *Arctostaphylos viscida* (Ericaceae), donde hay numerosas yemas florales al comienzo de la época lluviosa, pero éstas pueden secarse como resultado de estrés hídrico (Baker *et al.*, 1982).

En *H. concolor* y *H. aff. concolor* los individuos que no desarrollan flores comienzan el desarrollo de las hojas y así extienden su periodo de adquisición de recursos durante la estación de crecimiento de ese año. Eso les permite adquirir mayor biomasa para el periodo de latencia y la estación de crecimiento de la siguiente temporada. Por otra parte, los individuos con bulbos más grandes podrían compensar la aborción del primer brote al desarrollar un segundo escapo floral días más tarde bajo condiciones ambientales más adecuadas y de esa forma, asegurar la reproducción.

La duración de las flores en *H. concolor* es casi tres veces mayor que en *H. aff. concolor*, lo cual puede representar una ventaja en términos del número de cruza que puede conseguir con diferentes individuos (Primack, 1985; Ashman y Schoen, 1994). Se ha registrado que las flores de *H. concolor* reciben la visita de individuos de *Lasioglossum* sp. (*Dialictus*) (Domínguez-Álvarez, 2009) que forrajean en diferentes flores y podrían llevar a cabo la polinización por entrecruza y, por la cercanía de las anteras y el estigma, la autopolinización. Esta característica hace pensar que tanto *H.*

concolor como *H. aff. concolor* pueden poseer un sistema de cruce mixto, en el que los efectos de la variación ambiental sobre la abundancia de visitantes pueden compensarse debido a la producción de semillas por autocruza y por entrecruza (Goodwillie *et al.*, 2005). De acuerdo a Goodwillie *et al.* (2005) es de esperarse que en *H. aff. concolor* la autocruza permita la permanencia y aumento de la población híbrida, mientras que la entrecruza ofrece la posibilidad de retrocruza con alguna de las especies parentales.

La antesis nocturna de algunas flores de *H. concolor* y el hecho de que éstas no se cierran durante la noche, puede ampliar el espectro de visitantes ya que el color blanco de las flores se relaciona con el síndrome de polinización por polillas (Van der Pijl y Faegri, 1979), aunque no se sabe si *H. concolor* despide algún tipo de aroma o recompensa durante la noche.

Las semillas de *H. concolor* y *H. aff. concolor* son planas y ligeras, y se espera que sean recalcitrantes, como se ha reportado en otras especies de la familia (Snijman y Linder, 1996). La dispersión se da por viento (César-García, 2002) y está acoplada con la estación lluviosa, lo cual favorece la germinación y probablemente el establecimiento de las plántulas, como se ha reportado en otras especies de la familia (Snijman y Linder, 1996). En este contexto, las semillas que se producen en el primer pico de floración pueden gozar de la ventaja de expandir su tiempo de adquisición de recursos si germinan y se establecen con las primeras lluvias, mientras que las plántulas que se producen tardíamente en la estación de crecimiento pueden ser más susceptibles a la descomposición por exceso de humedad.

En algunas zonas de la REPSA los individuos pueden estar rodeados de arbustos pequeños que limitarían la distancia de dispersión, adicionalmente, algunas zonas donde predomina la roca sin sustrato no permitirían el establecimiento de las plántulas.

5.3 La fenología reproductiva de *H. concolor* y *H. aff. concolor* en la REPSA

Los patrones de floración de *H. concolor* y *H. aff. concolor* pueden describirse como masivos, con más del 50% de la producción de flores en cuatro días a finales del mes de abril, con una alta sincronía en los picos de floración de ambos años de estudio,

aunque hay producción de flores en un periodo de 3 a 7 semanas. La floración masiva ha sido explicada en términos adaptativos por la disponibilidad de recursos bióticos (polinizadores y dispersores de semillas) y con el pico de disponibilidad de recursos abióticos (De Jong y Klinkhamer, 1991; Dieringer, 1991; Domínguez y Dirzo, 1995; Boulter *et al.*, 2006; Elzinga *et al.*, 2007).

La floración de *H. concolor* y *H. aff. concolor* durante la estación seca de la REPSA puede tener ventajas al reducir la competencia por polinizadores (Shmida y Dafni, 1989). En otros ambientes estacionales las especies que florecen temprano tienden a tener amplios periodos de floración y flores longevas que benefician al individuo aumentando la probabilidad de fertilizar las semillas y permitir exportar polen y promover la polinización cruzada (Alonso, 2004). La floración temprana en la población puede promover altas tasas de visitas de polinizadores tal como es el caso de *Polemonium foliosissium* (Polemoniaceae) (Brody, 1997) y poca o ninguna competencia por polinizadores según registros de *Cynoglossum officinale* (Boraginaceae) (De Jong y Klinkhamer, 1991). Bolmgren y Cowan (2008) registraron que la floración temprana de las hierbas perennes permite que los frutos tengan mayor tiempo de desarrollo para las semillas, que éstas sean más grandes y que tengan mayor periodo de tiempo para la germinación y el crecimiento de las plántulas (Bolmgren y Cowan, 2008).

Otro factor que puede afectar el tiempo de floración es el hábitat. En el caso de la REPSA, las primeras lluvias generan condiciones adecuadas para el crecimiento de numerosas especies de los estratos arbustivo y arbóreo con una alta capacidad de expansión (Castillo-Argüero *et al.*, 2009) que modifican la radiación, temperatura y humedad de los microambientes en que las plántulas pueden establecerse. En especies como *Actaea spicata* (Ranunculaceae) factores como la temperatura del suelo, la cubierta del dosel y la pendiente explican el 83% de la variación en el tiempo de floración (Dalhgren *et al.*, 2007). Por su parte, Diadema *et al.* (2007) encontraron que en *Acis nicaeensis* (Alliaceae) la densidad total de individuos y de individuos en floración es más alta en sitios donde la vegetación es más baja y hay mayor porcentaje de suelo sin vegetación. En esta especie los ambientes cerrados y la altura de la vegetación circundante también tienen un efecto negativo en la dispersión de semillas.

Habranthus concolor y *H. aff. concolor* mostraron una alta variabilidad en la producción de flores entre años, esta característica puede estar relacionada con el patrón de adquisición de recursos para el órgano de almacenamiento. Aunque ambas especies florecieron masivamente en 2006 el número de individuos que produjeron flores se redujo a casi la mitad el segundo año de estudio. Los resultados de Ruitters *et al.* (1993) señalan que los individuos de *Haemanthus pubescens* subespecie *pubescens* (Amaryllidaceae) de que exceden el uso de los recursos almacenados en los bulbos en una temporada, durante el año siguiente no producen flores, sólo hojas, por lo que es posible que se requiera alcanzar una masa mínima para el desarrollo del escapo floral.

La variación en la producción de flores en las temporadas de estudio podría deberse a otro fenómeno registrado en geofitas: la latencia prolongada. Esta estrategia se presenta en individuos que, a pesar de no producir flores u hojas, absorben agua y nutrientes a través de relaciones simbióticas con bacterias (Morrow y Olfelt, 2003; Hultine *et al.*, 2004) y de esta forma, evitan condiciones de estrés. En este caso, las plantas en latencia pueden tener mayor supervivencia o emerger más grandes o con mayor fecundidad que aquellos individuos que produjeron hojas un año antes tal como es el caso de *Silene spaldingii* (Caryophyllaceae) (Lesica y Crone, 2007).

Otro factor que puede explicar la variabilidad de la floración entre años es la presencia de incendios. En febrero de 2006 los cuadros marcados dentro de la REPSA sufrieron un incendio. En especies como *Haemanthus pubescens* ssp. *pubescens* (Amaryllidaceae) (Ruitters *et al.*, 1993), *Zigadenus fremontii* (Liliaceae) (Tyler y Borchert, 2002) y *Acis nicaeensis* (Alliaceae) (Diadema *et al.*, 2007) se ha reportado que la floración es masiva en la primera primavera después de un disturbio de este tipo, en cuyo caso siempre disminuye la producción de flores en los años subsiguientes.

La diversificación de las geofitas en ambientes estacionales hace pensar que los órganos subterráneos no son adaptaciones sólo para la sequía (Dafni *et al.*, 1981b, Ruitters *et al.*, 1993), sino también a los incendios, correspondiendo la latencia con el periodo en que éstos se presentan y evadiendo el daño si estos eventos son poco intensos (Le Maitre y Migdley, 1992). La asociación entre la floración y los incendios pueden reflejar una respuesta a la disponibilidad de recursos (Brewer 1995); por ejemplo, la remoción del dosel incrementa la cantidad de luz, la temperatura y la

humedad del suelo, además de algunos nutrientes liberados en la ceniza (Keeley, 1993). La remoción del dosel puede tener un efecto importante sobre las interacciones al limitar la competencia entre los arbustos y las herbáceas (Proches *et al.*, 2006). En el caso de los cuadros quemados en la REPSA, es probable que *H. concolor* y *H. aff. concolor* obtuvieran beneficios al aumentar la conspicuidad de las flores (V. Chagoza, obs. pers.). Sin embargo, los cambios estructurales ocasionados por los incendios en la REPSA constituyen un efecto a corto plazo, ya que la regeneración de la vegetación durante la época de lluvias es muy rápida.

Los patrones fenológicos registrados en los años de estudio indican que *H. concolor* requiere de valores de precipitación alrededor de los 30 mm para iniciar el desarrollo del escapo floral (Fig. 10a). En contraste, *H. aff. concolor* muestra requerimientos de humedad en el suelo de alrededor de 5 mm, por lo que en la temporada 2007 se registraron brotes dos semanas antes que los de *H. concolor* (Fig. 10b). Durante la temporada 2007 *H. aff. concolor* mantuvo una producción baja pero continua de casi todas las fenofases (Fig. 7b), lo cual puede constituir una ventaja fisiológica al utilizar agua de pequeños pulsos de lluvia, tal como se ha documentado en *Arctostaphylos viscida* (Baker *et al.*, 1982), *Capparis odoratissima* (Capparidaceae) y *Croton heliaster* (Euphorbiaceae) (Díaz y Granadillo, 2005).

No obstante, la presión de selección que ejercen los factores ambientales puede cambiar los patrones fenológicos en diferentes temporadas reproductivas, por ejemplo, Domínguez y Dirzo (1995) encontraron que el arbusto *Erythroxylum havanense* tuvo una floración masiva en 1987 con una lluvia de 12.7 mm ya que la humedad del suelo estuvo más cerca del valor umbral de muchos individuos cuando se presentó la lluvia que fungió como disparador. En 1988 las plantas con un umbral más bajo fueron las primeras en florecer con lluvias de menor intensidad, aunque la población restante (con un umbral más alto) floreció sincrónicamente como consecuencia de lluvias intensas.

La floración masiva de *H. concolor* y *H. aff. concolor* promovida por la lluvia es consistente con otros registros en especies de amarilidáceas, por ejemplo, con *Z. citrina*, *Z. tubispatha* y dos especies de *Pancratium* en Ghana (Holdsworth, 1961). El desarrollo vegetativo de las especies del género *Cyclamen* (Amaryllidaceae) está controlado principalmente por la humedad disponible y en segundo término por la

variación de la temperatura, en tanto que la floración es dependiente de la interacción entre la temperatura y el umbral de humedad en el suelo (Debussche *et al.*, 2004). Además del disparador, hay que tomar en cuenta el tiempo de respuesta de los órganos de almacenamiento, por ejemplo, Fitter *et al.* (1995) han registrado que en regiones templadas la fecha del primer día de floración en camefitas, terofitas y geofitas tiene una alta correlación con la temperatura del mes previo, pero en hemicriptofitas y muchas hierbas perennes hay poca variabilidad en la fecha de floración entre años (d.e. < 2.6 días).

Los resultados del experimento de riego muestran que los bulbos de *H. concolor* tienen un tiempo de respuesta de 3 días en promedio para que el escape floral sea visible, pero también se encontró evidencia de que hay una alta variabilidad en el valor umbral de humedad en el suelo que genera una respuesta en el desarrollo, pues sólo el 32% de los individuos ($n = 50$ bulbos) desarrolló su escape.

5.4 Morfología de *H. concolor*, *H. aff. concolor* y *Z. fosteri*

En la familia Amaryllidaceae se han reportado casos de híbridos viables con fines ornamentales, en *H. martinezii* los individuos poliploides tienen corolas de menor diámetro respecto a los individuos diploides (Portaluppi *et al.*, 2005). Por otro lado, Ran *et al.* (2001) demostraron, mediante técnicas de hibridación genómica *in situ* y bandedo de cromosomas, que *Clivia cyrtanthiflora*, de uso comercial, es un híbrido entre *Clivia miniata* × *Clivia nobilis*.

En el caso de *H. aff. concolor*, las características florales permitieron identificar a los individuos de este taxón establecidos cerca de las poblaciones de *H. concolor* y *Z. fosteri* en Ciudad Universitaria. La morfología intermedia de *H. aff. concolor* entre los taxones de *H. concolor* y *Z. fosteri* permite plantear nuevas hipótesis, por un lado, que *H. aff. concolor* sea una nueva especie y, por el otro, cabe la posibilidad de que sea un caso de hibridación.

Las evidencias sugieren que la floración temprana en la estación seca puede ser una característica de vigor híbrido, reflejo de mayor capacidad para aprovechar lluvias poco intensas. Aunque las flores de *H. aff. concolor* tengan sólo un día de vida, la producción de semillas por autogamia asegura la continuidad de las poblaciones, y el

almacenamiento de recursos en el bulbo permite que los individuos lleguen a la madurez, ya que en otras especies de la familia, el primer evento de floración puede tomar periodos de dos (*Zephyranthes labuffarosea*, *Z. primuhna*, *Z. quartaro* y *Z. handuchif*; Smith *et al.*, 1999) a nueve años (*Haemanthus pubescens* ssp. *pubescens* Ruiters *et al.*, 1993) en los individuos juveniles, estimando un tiempo de vida de hasta 24 años (Ruiters *et al.*, 1993).

En cuanto a los vectores de polen que podrían favorecer la cruce entre *H. concolor* y *Z. fosteri*, se ha encontrado forrajeando a *Dialictus* sp. en varios individuos de un mismo parche de *H. concolor* y el polen lo transportan en todo el cuerpo. En las zonas en que individuos de los tres taxones se encuentran juntos, *H. concolor* y *Z. fosteri* tienen poblaciones separadas por 12 a 10 m, por lo que la cercanía podría facilitar el desplazamiento de vectores bióticos en varios parches. Otro vector de polen puede ser *Apis mellifera*, que también se ha reportado sobre *H. concolor* (Domínguez-Álvarez, 2009). La diferencia en el color, tamaño y tiempo de vida de las flores puede prevenir la cruce entre morfos a través del comportamiento de los polinizadores o de la estructura floral, teniendo como resultado el aislamiento de la población híbrida, tal como se ha reportado en otros sistemas de los géneros *Ipomopsis*, *Aquilegia* y *Diplocus* (Grant, 1993).

6. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

A partir de los resultados obtenidos en el presente trabajo se puede concluir lo siguiente:

1. La duración de las fenofases en las especies de estudio es diferente: la duración del botón joven, flor madura y fruto maduro fue significativamente más prolongada en *H. concolor* que en *H. aff. concolor*; en tanto que la duración del botón maduro y del fruto temprano fue significativamente más corto en *H. concolor*.
2. El comportamiento de apertura floral es distinto entre especies: las flores de *H. concolor* abren desde el mediodía (12:00 h) y no se cierran por la noche, en tanto que las de *H. aff. concolor* abren desde las 9:00 h y cierran alrededor de las 18:00 h, en respuesta a los cambios de radiación solar.
3. Los patrones fenológicos registrados en 2006 y 2007 indican que *H. concolor* requiere de valores de precipitación de 30 mm para romper la latencia e iniciar el desarrollo de la flor. En contraste, *H. aff. concolor* muestra requerimientos de humedad en el suelo de 12.7 mm, lo cual parece ser una característica de vigor híbrido.
4. El patrón fenológico de *H. concolor* y *H. aff. concolor* se puede clasificar como masivo o *big bang*, con una alta sincronía del pico de floración en ambos años en el sitio de estudio.
5. La variación en la producción de flores de *H. concolor* y *H. aff. concolor* en ambos años de estudio, puede estar ligada al patrón de precipitación así como a la adquisición de recursos en la temporada de crecimiento previa.
6. Hay suficiente evidencia morfológica que confirma que *H. aff. concolor* posee morfología intermedia entre *H. concolor* y *Z. fosteri*.

Los resultados obtenidos permiten la posibilidad de explorar algunos fenómenos interesantes en *H. concolor*, *Z. fosteri* y *H. aff. concolor*. Por una parte, sería recomendable continuar con el registro de la actividad fenológica y de la precipitación, ampliando la escala geográfica y temporal y evaluando la dirección e intensidad de la

selección sobre la fecha de floración para determinar si existen ventajas sobre el éxito reproductivo de estos taxones. Aunado a ello, se requiere efectuar estudios controlados para determinar el valor umbral de humedad en el suelo que dispara el inicio de la floración así como el mecanismo fisiológico para el desarrollo del escapo y las flores.

A fin de conocer con mayor detalle los sistemas de cruce de *H. concolor*, *Z. fosteri* y *H. aff. concolor*, es necesario identificar los vectores de polen y realizar experimentos de polinizaciones controladas. Por otra parte, sería interesante explorar el fenómeno de latencia prolongada en los bulbos de estas geofitas y los patrones de asignación de recursos a la actividad reproductiva y fotosintética durante las temporadas de crecimiento, así como el efecto que tienen los incendios sobre la producción de flores.

A fin de corroborar las evidencias morfológicas de la hibridación, es necesario realizar análisis moleculares y cromosómicos, así como mediante experimentos de cruce controlada entre *H. concolor* y *Z. fosteri*.

Debido a que *H. concolor* y *H. aff. concolor*, y muy probablemente *Z. fosteri*, mantienen un ciclo de vida estrechamente relacionado con los eventos de precipitación en la REPSA, es necesario evaluar la viabilidad de utilizar a estas especies como indicadores biológicos de cambios ambientales a largo plazo en este sitio de estudio.

LITERATURA CITADA

- Abd El-Ghani, M.M. 1997. Phenology of ten common plant species in Western Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments*, **35**:673-683.
- Alonso, C. 2004. Early blooming's challenges: extended flowering season, diverse pollinator assemblage and the reproductive success of gynodioecious *Daphne laureola*. *Annals of Botany*, **93**:61-66.
- Alvarado-Cárdenas, L. y A. García-Mendoza. 2008. Una especie nueva de *Habranthus* (Amaryllidaceae, Hippeastreae) para la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Novon*, **18**:283-286.
- Arroyo, J., S.C.H. Barrett, R. Hidalgo y W.W. Cole. 2002. Evolutionary maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany*, **89**:1242-1249.
- Ashman, T-L. y D.J. Schoen. 1994. How long should flowers live? *Nature*, **371**:788-791.
- Augspurger, C.K. 1981. Reproductive synchrony of tropical plants: experimental effects of pollinators and seed predator on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*, **62**:775-788.
- Augspurger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*, **15**:257-267.
- Ausín, I., C. Alonso-Blanco y J.M. Martínez-Zapater. 2005. Environmental regulation of flowering. *International Journal of Developmental Biology*, **49**:689-705.
- Baker, G.A.; P.W. Rundel y D.J. Parsons. 1982. Comparative phenology and growth in three chaparral shrubs. *Botanical Gazette*, **143**:94-100.
- Balmford, B., J. Balmford, A. Balmford, S. Blakeman, A. Manica y R.M. Cowling. 2006. Diurnal versus nocturnal pollination of *Brunsvigia gregaria*. R.A. Dyer. (Amaryllidaceae) at a coastal site. *South African Journal of Botany*, **72**:291-294.
- Barrett, S.C.H., L.D. Harder y A.C. Worley. 1996. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **351**:1271-1280.
- Barton, N.H. y G.M. Hewitt. 1985. Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**:113-148.

- Beatley, J.C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert Ecosystems. *Ecology*, **55**:856-863.
- Biere, A. y J. Antonovics. 1996. Sex-specific cost of resistance to the fungal pathogen *Ustilago violacea* (*Mycrobotryum violaceum*) in *Silene alba*. *Evolution*, **50**:1098-1110.
- Boeken, B. 1989. Life histories of desert geophytes – the demographic consequences of reproductive biomass partitioning patterns. *Oecologia*, **80**:278-283
- Bolmgren, K.; O. Eriksson y H.P. Linder. 2003. Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms. *Evolution*, **57**:2001-2011.
- Bolmgren, K. y P.D. Cowan. 2008. Time - size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos*, **117**:424-429.
- Borchert, R., S.S. Renner, Z. Calle, D. Navarrete, A. Tye, L. Gautier, R. Spichiger y P. von Hildebrand. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature*, **433**:627-629.
- Boulter, S.L.; R.L. Kitching y B.G. Howlett. 2006. Family, visitors and the weather: patterns of flowering in tropical rain forest of northern Australia. *Journal of Ecology*, **94**:369-382.
- Bowers, J.E. y M.A. Dimmitt. 1994. Flowering phenology of six woody plants in the northern Sonoran Desert. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **121**:215-229.
- Bremer, B., K. Bremer, M.W. Chase, J.L. Reval, D.E. Soltis, P.S. Soltis y P. F. Stevens. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **141**:399-436.
- Brewer, J.S. 1995. The relationship between soil fertility and fire-stimulated floral induction in two populations of grass leaved golden aster, *Pityopsis graminifolia*. *Oikos*, **74**:45-54.
- Briggs, D. y S.M. Walters. 1997. Gradual speciation and hybridization. Pp. 270-308, en Briggs, D. y S.M. Walters (eds.); *Plant Variation and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Brody, A.K. 1997. Effects of pollinators, herbivores and seed predators on flowering phenology. *Ecology*, **78**:1624-1631.
- Broyles, S.B. y R. Wyatt. 1991. The breeding system of *Zephyranthes atamasco* (Amaryllidaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **118**:137-140.
- Campbell, D.R. y G. Aldridge. 2006. Floral biology of hybrid zones. Pp. 326-345. En Harder, L.D. y S.C.H. Barrett (eds.); *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press, Nueva York.
- Cano-Santana, Z. 1994. La Reserva del Pedregal de San Ángel como ecosistema: Estructura trófica. Pp. 149-155, en Rojo, A. (comp.); *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel. Ecología, Historia Natural y Manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias*, **41**:58-68.
- Castellanos-Vargas, I. 2001. Ecología de la oviposición de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en la reserva del Pedregal de San Ángel, México. Tesis Profesional de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Castillo-Argüero, S., G. Montes-Cartas, M.A. Romero-Romero, Y. Martínez-Orea, P. Guadarrama-Chávez, I. Sánchez-Gallén y O. Núñez-Castillo. 2004. Dinámica y conservación de la floral del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del pedregal de San Ángel (D.F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **74**:51-75.
- Castillo-Argüero, S., Y. Martínez-Orea, J.A. Meave, M. Hernández-Apolinar, O. Nuñez-Castillo, G. Santibáñez-Andrade y P. Guadarrama-Chávez. 2009. Flora: susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas. Pp. 107-133, en Lot, A. y Z. Cano-Santana (eds.) *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Castro-Díez, P., G. Montserrat-Martí y J.H.C. Cornelissen. 2003. Trade-offs between phenology, relative growth rate, life form and seed mass among 22 Mediterranean woody species. *Plant Ecology*, **166**:117-129.

- César-García, S.F. 2002. Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva de la comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis Profesional de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Charlesworth, D. y B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**:237-268.
- Chmielewski, F. 2003. Phenology and agriculture. Pp. 505-522, en Schwartz, M.D. (ed.) *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam.
- Dafni, A., A. Shmida y M. Arishai. 1981a. Leafless autumnal-flowering geophytes in the Mediterranean region-phytogeographical, ecological and evolutionary aspects. *Plant Systematics and Evolution*, **137**:181-193.
- Dafni, A.; D. Cohen e I. Noy-Mier. 1981b. Life-cycle variation in geophytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **68**:652-660.
- Dahlgren, J.P., H. von Zeipel y J. Ehrlén. 2007. Variation in vegetative and flowering phenology in a forest herb caused by environmental heterogeneity. *American Journal of Botany*, **94**:1570-1576.
- De Jong, T.J. y P.G.L. Klinkhamer. 1991. Early flowering in *Cynoglossum officinale* L. Constraint or Adaptation?. *Functional Ecology*, **5**:750-756.
- Debussche, M., E. Garnier y J.D. Thompson. 2004. Exploring the causes of variation in phenology and morphology in Mediterranean geophytes: a genus-wide study of *Cyclamen*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **145**: 469-484.
- Diadema, K., F. Médail y F. Bretagnolle. 2007. Fire as a control agent of demographic structure and plant performance of a rare Mediterranean endemic geophyte. *Comptes Rendus Biologies*, **330**:691-700.
- Díaz, M. y E. Granadillo. 2005. The significance of episodic rains for reproductive phenology and productivity of trees in semiarid regions of Northwestern Venezuela. *Trees*, **19**: 336-348.
- Dieringer, G. 1991. Variation in individual flowering time and reproductive success of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*, **78**: 497-503.

- Domínguez-Álvarez, L.A. 2009. Fenología de las abejas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y su relación con la fenología floral. Tesis Profesional de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Domínguez, C.A. y R. Dirzo. 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: variable selection in the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology*, **9**:204-216.
- Donohue, K. 2005. Niche construction through phenological plasticity: life history dynamics and ecological consequences. *New Phytologist*, **166**:83-92.
- Eisikowitch, D. y J. Galil. 1971. Effect of wind on the pollination of *Pancratium maritimum* L. (Amaryllidaceae) by hawkmoths (Lepidoptera: Sphingidae). *The Journal of Animal Ecology*, **40**:673-678.
- Elzinga, J. A., A. Atlan, A. Biere, L. Gigord, A. E. Weis y G. Bernasconi. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**:432-439.
- Ellstrand, N.C., R. Whitkus y L.H. Rieseberg. 1996. Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **93**:5090-5093.
- Endress, P.K. 1994. The process of anthesis. Pp. 206-215, en Endress, P.K. (ed.) *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **1**:78-91.
- Fitter, A.H., R.S.R. Fitter, I.T.B. Harris y M.H. Williamson. 1995. Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in central England. *Functional Ecology*, **9**:55-60.
- Floate, K.D. y T.G. Whitham. 1993. The "hybrid bridge" hypothesis: host shifting via plant hybrid swarms. *The American Naturalist*, **141**:651-662.
- Franks, S.J., S. Sim y A.E. Weis. 2007. Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **104**:1278-1282.

- García, E. 1988. *Modificaciones al Sistema Climático de Köppen*. Editado por la autora, México.
- Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, **6**:64-68.
- Gómez, L. y J.B.C. Sánchez. 2004. *Boletín Meteorológico. Promedios Mensuales 1963-2003*. Facultad de Filosofía y Letras. Colegio de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Goodwillie, C., S. Kalisz y C. Eckert. 2005. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 36:47-79
- Grant, V. 1993. Effects of hybridization and selection on floral isolation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **90**:990-993.
- Grant, V. (ed.) 1975. *Genetics of flowering plants*. Columbia University Press, Nueva York.
- Grootjans, A.P.; R.J. Allersma y C. Kik. 1987. Hybridization of the habitat in disturbed bay meadows. Pp. 67-77, en Van Andel, J. (ed.). *Disturbance in Grasslands*. Dr W. Junk Publishers, Amsterdam.
- Harrison, R.G. 1993. Hybrids and hybrid zones: historical perspective. Pp. 3-12. En Harrison, R.G. (ed.), *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*. Oxford University Press, Oxford.
- Herrera, C.M. 1995. Floral biology, microclimate and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb. *Ecology*, **76**:218-228.
- Holdsworth, M. 1961. The flowering of rain flowers. *J. W. Afri. Sci. Assoc.* **7**:28-36.
- Holsinger, K.E. 1991. Mass-action models of plant mating systems: the evolutionary stability of mixed mating systems. *American Naturalist*, **138**:606-622.
- Hultine, K.R., R.L. Scott, W.L. Cable, D.C. Goodrich y D.G. Williams. 2004. Hydraulic redistribution by a dominant warm-desert phreatophyte: seasonal patterns and response to precipitation pulses. *Functional Ecology*, **18**:530-538.
- Jain, S.K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **7**:469-495.

- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, **21**:620-637.
- Johnson, S.D. 1992. Climatic and phylogenetic determinants of flowering seasonality in the Cape Flora. *Journal of Ecology*, **81**:567-572.
- Johnson, S.D. y W.J. Bond. 1997. Evidence of widespread pollen limitation of fruiting success in Cape wildflowers. *Oecologia*, **109**:530-534.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. Pp. 105-151, en Fenner, M. (ed.). *Seeds: the Ecology of Regeneration in Natural Plant Communities*. CAB International, Londres.
- Judd, W.; S. Campbell y R. Kellogg. 2002. Amaryllidaceae. Pp. 261-262. *Plant Systematics: a Phylogenetic Approach*. Sunderland, Massachusetts.
- Keeley, J.E. 1993. Smoke induced flowering in the fire lily *Cyrtanthus ventricosus*. *South African Journal of Botany*. **59**:638.
- Kemp, P.R. 1983. Phenological patterns of Chihuahuan Desert plants in relation to the timing of water availability. *The Journal of Ecology*, **71**:427-436.
- Kitamoto, N., S. Ueno, A. Takenaka, Y. Tsumura, I. Washitani y R. Ohsawa. 2006. Effect of flowering phenology on pollen flow distance and the consequences for spatial genetic structure within a population of *Primula sieboldii* (Primulaceae). *American Journal of Botany*, **93**:226-233.
- Kochmer, J.P. y S.N. Handel. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs*, **56**:303-325.
- Kudo, G. 1993. Relationship between flowering time and fruit set of the entomophilous alpine shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), inhabiting snow patches. *American Journal of Botany*, **80**: 1300-1304.
- Lande, R. y W. Schemske. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic Models. *Evolution*, **39**:24-40.
- Larcher, W. 2003. Developmental stages of the Plant Life Cycle. Pp. 307-323, en Larcher, W. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer-Verlag, Berlín.

- Le Maitre, D.C. y J.J. Migdley. 1992. Plant reproductive ecology. Pp. 135-174, en: Cowling, R.M. (ed.). *Fynbos, Nutrients, Fire and Diversity*. Oxford University Press. El Cabo.
- Lesica, P. y E. E. Crone. 2007. Causes and consequences of prolonged dormancy for an iteroparous geophyte, *Silene spaldingii*. *Journal of Ecology*, **95**:1360-1369.
- Levin, D.A. y W.W. Anderson. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *American Naturalist*, **104**:455-467.
- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *The Journal of Ecology*. **70**:791-806.
- Lloyd, D.G. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *Internacional Journal of Plant Sciences*, **153**:370-380.
- Loomis, R.S. y S.J. Connor. 1992. Development. Pp. 104-128, en Loomis, R.S. y S.J. Connor (eds.). *Crop ecology: productivity and management in agriculture systems*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Mahoro, S. 2000. Individual flowering schedule, fruit seed and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thunb. (Ericaceae). *Canadian Journal of Botany*, **80**:82-92.
- Marques, M.C.M.; J.J. Roper y A.P. Baggio Salvalaggio. 2004. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. *Plant Ecology*, **173**:203-213.
- Medan, D. y N. Bartoloni. 2000. Asynchronic flowering in self-incompatible annuals. *Annals of Botany*, **85**:167-180.
- Meerow, A.W., M.F. Fay, C.L. Guy, Q.B. Li, F.Q. Zaman y M.W. Chase. 1999. Systematics of Amaryllidaceae based on cladistid analysis of plastid RBCL and TRNL-F sequence data. *American Journal of Botany*, **86**:1325-1345.
- Meerow, A.W., C.L. Guy, Q.B. Li y S.L. Yang. 2000. Phylogeny of the American Amaryllidaceae based on nrDNA ITS sequences. *Systematic Botany*, **25**:708-726.
- Menzel, A. 2003. Plant phenological "fingerprints". Pp. 319-329, en Schwartz, M.D. (ed.). *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam.
- Mitchell-Olds, T. 1995. Interval mapping of viability loci causing heterosis in *Arabidopsis*. *Genetics*, **140**:1105-1109.

- Morrow, P.A. y J.P. Olfelt. 2003. Phoenix clones: recovery after long-term defoliation-induced dormancy. *Ecology Letters*, **6**:119-125.
- Morrone, J.J. y J. Márquez. 2003. Aproximación a un atlas Biogeográfico Mexicano: Componentes bióticos principales y provincias biogeográficas. Pp. 217-220. En Morrone, J.J. y J. Llorente (ed.). *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- O’Gorman, H. 1963. *Zephyranthes concolor*. Pp. 140, en O’Gorman, H. (ed.). *Plantas y flores de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Ollerton, J. y A. J. Lack. 1992. Flowering phenology: an example of relaxation of natural selection? *Trends in Ecology and Evolution*, **7**:274-276.
- Orians, C.M. 2000. The effects of hybridization in plants on secondary chemistry: implications for the ecology and evolution of plant-herbivore interactions. *American Journal of Botany*, **87**:1749-1756.
- Orthen, B. y A. Wehrmeyer. 2004. Seasonal dynamics of non-structural carbohydrates in bulbs and shoots of the geophyte *Galanthus nivalis*. *Physiologia Plantarum*, **120**:529-536.
- Pitss-Singer, T.L., J.L. Hanula y J.L. Walker. 2002. Insect pollinators of three rare plants in a Florida longleaf pine forest. *Florida Entomologist*, **85**:308-316.
- Portaluppi, B.S., N. Frayssinet, Lucero M. y G. Roitman. 2005. Inducción de poliploidía en *Habranthus martinezii* (Amaryllidaceae). Memorias de las VII Jornadas Nacionales de Floricultura. Trevelin, Chubut, Argentina.
- Primack, R.B. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **16**:15-37.
- Procheş, Ş. y R.M. Cowling. 2004. Cape geophytes: putting the pieces together. Pp. 1-10 en Arianoutsou y Papanatasis (eds.). Proceeding 10th MEDECOS Conference. Rotterdam.
- Procheş, Ş., R.M. Cowling, P. Goldblatt, J.C. Manning y D.A. Snijman. 2006. An overview of the Cape geophytes. *Biological Journal of Linnean Society*, **87**:27-43.

- Ran, Y., K.R.W. Hammett y B.G. Murray. 2001. Hybrid identification in *Clivia* (Amaryllidaceae) using Chromosome Banding and Genomic *In Situ* Hybridization. *Annals of Botany*, **87**:457-462.
- Raina, N.S. y T.N. Khoshoo. 1972. Cytogenetics of tropical bulbous ornamentals. IX. Breeding systems in *Zephyranthes*. *Euphytica*, **21**:317-323.
- Ramírez, N. 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *American Journal of Botany*, **89**:836-842.
- Rathcke, B.J. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. Pp. 305-338, en Real, L.A. (ed.). *Pollination Biology*. Academic Press, Nueva York.
- Rathcke, B. y E.P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**:179-214.
- Richards, A.J. 1986. Self-fertilisation Pp. 330-369, en Richards, A.J. (ed.). *Plant Breeding Systems*. Unwin Hyman, Cambridge.
- Rieseberg, L.H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**:359-389.
- Rieseberg, L.H. y S.E. Carney. 1998. Tansley Review No. 102: Plant hybridization. *New Phytologist*, **140**:599-624.
- Rieseberg, L.H. y N.C. Ellstrand. 1993. What can morphological and molecular markers tell us about plant hybridization? *Critical Reviews in Plant Science*, **12**:213-241.
- Ruiters, C.; B. McKenzie y L.M. Raitt. 1993. Life-history studies of the perennial geophyte *Haemanthus pubescens* L. subspecies *pubescens* (Amaryllidaceae) in Lowland Coastal Fynbos, South Africa. *Internacional Journal of Plant Sciences*, **154**:441-449.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). Pp. 9-65. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal de San Ángel": Ecología, Historia Natural y Manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Rzedowski, J. 1988. *La vegetación de México*. Limusa, México.
- Rzedowski, G.C. de, J. Rzedowski y colaboradores. 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Patzcuáro, Michoacán.

- Sanchez-Azofeifa, A., M.E. Kalacska, M. Quesada, K.E. Stoner, J.A. Lobo y P. Arroyo-Mora. 2003. Tropical Dry Climates. Pp. 121-137, en Schwartz, M.D. (ed.). *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam.
- Sarukhán, J. 1997. Acuerdo por el que se reestructura e incrementa la zona de la Reserva Ecológica y se declaran las áreas verdes de manejo especial de la Ciudad Universitaria. *Gaceta UNAM*, **3070**:15-16.
- Schwartz, M.D. 2003. Introduction. Pp. 3-7, en Schwartz, M.D. (ed.). *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam.
- Shmida, A. y A. Dafni. 1989. Blooming strategies, flower size and advertising in the "lily-group" geophytes in Israel. *Herbertia*, **45**:111-123.
- Siebe, C. 2000. Age and archaeological implications of Xitle volcano, Southwestern basin of Mexico City. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, **104**:45-64.
- Smith, R.H.; J. Burrows y K. Multen. 1999. Challenges asociated with micropropagation of *Zephyranthes* and *Hippeastrum* sp. (Amaryllidaceae). *In Vitro Cellular and Deveopment Biology–Plant*, **35**:281-282.
- Smith-Ramírez, A. y J.J. Armesto. 1994. Flowering and fruiting in the temperate rain-forest of Chiloé, Chile –ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology*, **82**:353-365.
- Snijman, D. y H.P. Linder. 1996. Phylogenetic relationships, seed characteristics and dispersal system evolution in the Amaryllideae (Amaryllidaceae). *Annals of Missouri Botanical Garden*, **83**:362-386.
- Soberón, J., M. de la Cruz Rosas y G. Jiménez. 1991. Ecología hipotética de la reserva del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo*, **99**:25-38.
- Soltis, D.E. y P.S. Soltis. 1993. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. *Critical Reviews in Plant Science*, **12**:243-275.
- Spano, D.; R.L. Snyder y C. Cesaraccio. 2003. Mediterranean Climates. Pp. 139-156, en Schwartz, M.D. (ed.). *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam.

- Thomson, J.D. 1978. Effect of stand composition on insect visitation in two species mixtures of *Hieracium*. *American Midland Naturalist*, **100**:431-440.
- Tovar-Sánchez, E. y K. Oyama. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in Mexico: morphological and molecular evidence. *American Journal of Botany*, **91**:1352-1363.
- Traub, H. 1963. *The genera of Amaryllidaceae*. American Plant Life Society, La Jolla, California.
- Tyler, C. y M. Borchert. 2002. Reproduction and growth of the chaparral geophyte, *Zigadenus fremontii* (Liliaceae), in relation to fire. *Plant Ecology*, **165**:11-20.
- Van der Pijl, L. y K. Faegri. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon. Oxford.
- Vidiella, P.E., J.J. Armesto y J.R. Gutiérrez. 1999. Vegetation changes and sequential flowering after rain in the Southern Atacama Desert. *Journal of Arid Environments*, **43**:449-458.
- White, G.M. y D.H. Boshier. 2000. Fragmentation in Central American dry forests: genetic impacts on *Swietenia humilis* (Meliaceae). Pp. 293-311, en Young, A.G. y G.M. Clark (eds.). *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- White, M.A.; N. Brunsell y M. Schwartz. 2003. Vegetation phenology in global change studies. Pp. 453-466, en Schwartz, M.D. (ed.). *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers, Amsterdam.
- Wielgolaski, F.E. 2001. Phenological modifications in plants by various edaphic factors. *International Journal of Biometeorology*. **45**:196-202.
- Windauer, L.B.; G.A. Slafer y D.A. Ravetta. 2004. Phenological responses to temperature of an annual and perennial *Lesquerella* species. *Annals of Botany*, **94**:139-144.
- Wilson, P. 1992. On inferring hybridity from morphological intermediacy. *Taxon*, **41**:11-23.
- Wright, S.J. y O. Calderon. 1995. Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology*, **83**:937-948.
- Zar, J.H. 1999. *Bioestatistical analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey.
- Zimmerman, M. 1980. Reproduction in *Polemonium*: competition for pollinators. *Ecology*, **61**:497-501.

GLOSARIO

Dioicismo. Un polimorfismo sexual en el que las poblaciones están compuestas de plantas masculinas o femeninas, y frecuentemente difieren en caracteres sexuales secundarios como el tamaño de la planta, los frutos y la conspicuidad de las flores.

Dicogamia. Diferencia en el tiempo de dehiscencia de la antera y la receptividad estigmática de la flor.

Efectos maternos. Las condiciones en el ambiente materno que influyen en el ambiente y los atributos de la progenie.

Epistasis. Interacción entre el efecto de los alelos de múltiples loci que producen un fenotipo que difiere del esperado por efectos genéticos aditivos.

Especies aloploides. Especies formadas por hibridación entre miembros de linajes evolutivos con genomas fuertemente diferenciados, seguido por duplicación o triplicación cromosómica.

Geitonogamia. Transferencia de polen entre flores del mismo individuo.

Geofitas. Plantas herbáceas con un órgano de almacenamiento subterráneo, como los bulbos, cormos o tubérculos; generalmente distribuidas en climas estacionales con una marcada estación seca.

Hibridación. Proceso en el que se producen descendientes entre individuos de poblaciones claramente distinguibles por uno o más caracteres heredables.

Híbridos homoploides. Híbridos con la misma ploidía que las especies parentales.

Histerantas. Geofitas en las que la aparición de las flores y las hojas está separada en el tiempo, contrario a coetáneas, en las que las hojas y las flores aparecen simultáneamente.

Latencia (*Dormancy*). Suspensión temporal del crecimiento visible de las estructuras meristemáticas. El término aplica a semillas, yemas vegetativas laterales y apicales, yemas florales, bulbos, cormos y tubérculos.

Sistema de cruce (*Mating system*). El modo de transmisión de los genes de una generación a la siguiente a través de reproducción sexual, describe las relaciones de parentesco entre el grano de polen y el óvulo que se fusionan para dar origen a una semilla. Pueden identificarse tres tipos: autocruza, entrecruza y sistema mixto.