



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

BIOLOGÍA FLORAL E HISTORIA NATURAL DE *TIGRIDIA PAVONIA*  
(IRIDACEAE) EN LA RESERVA ECOLÓGICA DEL PEDREGAL DE  
SAN ÁNGEL, MÉXICO, D.F.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

REBECA VELÁZQUEZ LÓPEZ



**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  
Velázquez  
López  
Rebeca  
56 18 98 80  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
300894574
2. Datos del tutor  
Dr.  
Zenón  
Cano  
Santana
3. Datos del sinodal 1  
Dra.  
Guadalupe Judith  
Márquez  
Guzmán
4. Datos del sinodal 2  
Dra.  
Dulce  
María  
Figueroa  
Castro
5. Datos del sinodal 3  
M. en C.  
Lislie  
Solís  
Montero
6. Datos del sinodal 4  
M. en C.  
Irene  
Pisanty  
Baruch
7. Datos del trabajo escrito  
Biología floral e historia natural de *Tigridia pavonia* (Iridaceae) en la  
Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México, D.F.  
52 pp.  
2010

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar me gustaría agradecerle a la UNAM por todo lo que me ha dado, aquí crecí, aprendí y conocí a grandes personas que ayudaron a convertirme en la persona que hoy soy.

Agradezco al Dr. Zenón Cano Santana, quién me ayudó a crecer y ser mejor cada día. Gracias especialmente a los sinodales que revisaron este trabajo. A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, por la asesoría en el diseño experimental. Al Act. Martín Hernández Quiroz, por su gran colaboración en el análisis de datos. A la M. en C. María Esther Sánchez Coronado, por toda su ayuda y orientación con los ensayos de germinación. A la M. en C. Irene Pisanty Baruch, por todo su cariño y apoyo. Al técnico académico Marco Antonio Romero Romero por todo su apoyo con los aspectos de informática de este trabajo.

A todos los que me ayudaron en el trabajo de campo: Daniel Velázquez López, María José López Gurrusquieta, Irazí Navarro Álvarez, Xóchitl Damián Domínguez, Leticia Moyers Arévalo, Cirene Gutierrez Blando, Alejandra Domínguez Alvarez, Valeria Alavez Gómez, Adriana Garmendia Corona, Maritza Peña Mendoza, Erandi Saucedo Morquecho y a los que se me olvidan, perdón.

## DEDICATORIA

Quiero dedicar esta tesis a mis padres por todo su apoyo, de ellos he aprendido a trabajar y a salir adelante, sin su ejemplo yo no sería la misma. A Kochis eres mi apoyo incondicional, gracias, te quiero mucho. A mis hermanos Daniel e Irazi, gracias por estar en las buenas y en la malas, gracias por ayudarme a reír de los tropiezos y a seguir caminando. A toda mi familia que estuvo involucrada en muchos aspectos de esta tesis, siempre conté con todo su apoyo. A Oli, Max, Caro y Enrique ustedes forman parte de mi vida familiar y la enriquecen.

A mis amigas Ale, Cirenita, Leti, Vale y Xóch ustedes son mis hermanas académicas y con ustedes reí, crecí y hasta lloré con esta tesis.

A todos ustedes gracias, sin su apoyo este proyecto no se hubiera terminado.

## Índice

RESUMEN	5
1. INTRODUCCIÓN	
1.1. Biología Floral	6
1.2. Polinización	8
1.3. Sistema reproductivo	10
1.4. Antecedentes y justificación	14
1.5. Objetivos e hipótesis	17
2. MATERIALES Y MÉTODO	
2.1. Sitio de estudio	18
2.2. Sistema de estudio	18
2.3. Fenología floral	19
2.4. Variación morfológica	20
2.5. Variación diurna de los visitantes florales	20
2.6. Efecto de la fecha de antesis y la densidad de flores sobre el éxito reproductivo	21
2.7. Sistema reproductivo	22
3. RESULTADOS	
3.1. Fenología floral	24
3.2. Variación morfológica	26
3.3. Variación diurna de los visitantes florales	29
3.4. Efecto de la fecha de antesis y la densidad de flores sobre el éxito reproductivo	30
3.5. Sistema reproductivo	33
4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	37
5. PERSPECTIVAS DE ESTUDIO	43
LITERATURA CITADA	44

Velázquez-López, R. 2010. Biología floral e historia natural de *Tigridia pavonia* (Iridaceae) en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México, D.F. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 52 pp.

## RESUMEN

Los estudios sobre biología floral de tigrídias mexicanas son escasos. Sin embargo, *Tigridia pavonia* es una de las más conocidas gracias a la belleza de su flor y su uso ornamental. Este estudio fue realizado durante dos temporadas de floración en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), México D.F., se utilizaron técnicas de trabajo en campo, así como, procedimientos en el laboratorio. Reportamos que la temporada de floración en la REPSA ocurre de julio a octubre. Durante el trabajo en campo describimos siete fenofases florales, y al mismo tiempo, observamos individuos de *T. pavonia* con modificaciones en las estructuras florales. Es importante notar que gracias a las características de la flor, en la literatura se sugiere que el polinizador principal es un colibrí, esto no sucede en la REPSA. Las flores que registran antesis de manera temprana producen más semillas y de mayor peso que aquéllas que lo hacen después, sin ser afectados por el despliegue de flores. El visitante más importante fue *Apis mellifera* y probablemente es el polinizador principal. En este trabajo encontramos que *T. pavonia* presenta un sistema de cruce mixto. Este tipo de trabajo nos ayuda a conocer aspectos importantes de una flor mexicana de la que no se tenía conocimiento previo y de esa manera, tener un mayor entendimiento de la riqueza biológica de nuestra nación.

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1. Biología floral

La biología floral estudia el funcionamiento de las flores para promover la polinización y así favorecer el entrecruzamiento (Lloyd y Barrett, 1996). Por su parte la biología de la polinización, tiene un enfoque más ecológico mediante estudios de campo y de laboratorio, en los que se analiza el comportamiento de los polinizadores, con particular énfasis en si éstos hacen contacto con las anteras o el estigma. Por otro lado, los estudios de los sistemas de apareamiento se concentran en el estudio de los patrones de entrecruzamiento desde un enfoque genético. La biología floral utiliza tanto elementos ecológicos como genéticos (Lloyd y Barrett, 1996) que se complementan con el estudio de la biología de la polinización y de los sistemas reproductivos.

Históricamente dentro de la biología floral, Sprengel (1793) expresa por primera vez la noción de que las flores están diseñadas para la transmisión del polen por vectores ajenos, como los animales o el viento (Lloyd y Barrett, 1996). Sus descubrimientos no fueron reconocidos hasta que Charles Darwin, en su libro sobre orquídeas (1862), retoma los conocimientos y técnicas utilizados por Sprengel (Vogel, 1996). Es gracias a los estudios en botánica de Darwin (1862) que los estudios enfocados en la polinización realmente adquieren importancia. La segunda etapa importante en el desarrollo de esta disciplina se establece cuando se incorporan los estudios con un enfoque evolutivo, los cuales describen los procesos ecológicos y fisiológicos que le otorgan a la flor una morfología particular moldeada por las presiones de selección (Lloyd y Barrett, 1996).



Tabla 1. Características florales asociadas con ciertos grupos de animales polinizadores. Modificada de Herrera y Pellmyr (2002).

Rasgo floral	Aves (Ornitofilia)	Murciélagos (Quiropterofilia)	Escarabajos no carroñeros (Cantarofilia)	Moscas no carroñeras (Miofilia)	Moscas y escarabajos carroñeros (Sapromiofilia)	Abejas (Melitofilia)	Hormigas	Palomillas (Falenofilia)	Mariposas (Psycofilia)
Tiempo de floración	Diurno	Nocturno	Diurno o crepuscular	Diurno	Diurno	Matutino-diurno	Diurno	Crepuscular y nocturno	Diurno
Color	Brillantes, generalmente rojo escarlata	Parduzco, verdoso o morado. Algunas veces blanco cremoso	Blanco, verde o pálido	Claro	Pálido, café fuerte o morado-verdoso	Vistoso; amarillo o azul	Verdoso	Blanco brillante	Generalmente anaranjado, amarillo o rojo
Aroma	Ninguno	Fuerte, rancio o con olor a fermentado	Fuerte, frutal, aminoide	A champiñón	Carne descompuesta	Ninguno o dulce	Débil o ausente	Fuerte, aromático por la noche	Débil a moderado; agradable
Forma	Tubular; sin plataforma de aterrizaje	Grande, con una boca amplia	Plano o con forma de tazón, recompensa expuesta, sin profundidad	Plano o con forma de tazón, recompensa expuesta	Generalmente como un farol, con ventanas o apéndices filiformes	Generalmente complejas, con gran profundidad	Pequeñas y abiertas	Tubulares	Tubulares
Posición	Generalmente colgante, también horizontal	Horizontal, generalmente en la punta de las ramas y expuestas	Generalmente erectas	Generalmente erectas	Cualquiera, cerca del suelo	Cualquiera, generalmente colgante	Erecta, cerca del suelo	Horizontal, erecta, colgante	Erecta u horizontal
Recompensa	Abundante néctar	Polen y abundante néctar	Polen, néctar, tejido floral y sitio de percha	Polen y néctar	Ninguno; usan el engaño	Néctar, polen, resina, aceites, aroma o ninguno	Néctar	Néctar (más que con abejas)	Abundante néctar
Guías de néctar	Rara vez	No	No	Ocasionalmente	No	Común	No	No	No

## 1.2. Polinización

La falta de movilidad en las plantas crea un obstáculo físico en la dispersión de sus genes. Este problema ha sido solucionado con distintos mecanismos que fomentan la polinización, es decir, que la planta reciba polen en su estigma y lo transporte a los estigmas conoespecíficos de otras plantas (Herrera y Pellmyr, 2002). Los mecanismos de polinización pueden ser clasificados con base en agentes de transporte conocidos como vectores, los cuales pueden ser bióticos, también llamados zoofílicos (insectos, aves, mamíferos), o abióticos (viento o agua) (Tcherkez, 2004). De acuerdo a los vectores de polen se pueden reconocer distintos tipos de polinización: entomofílica (por insectos), ornitofílica (por aves), quiropterofílica (por murciélagos), hidrofílica (por agua) y anemofílica (por viento) entre otros (Faegri y van der Pijl, 1979; Bock y Linhart, 1989).

La morfología (Strauss, 1997), y la fenología floral (Mahoro, 2002) juegan un papel determinante en la adecuación o éxito reproductivo de la planta. La forma, el color, el aroma, la arquitectura floral y las recompensas que se ofrecen (polen, néctar y aceites) constituyen los atrayentes de la flor para los visitantes, y repercuten en la efectividad de la transferencia de polen por éstos (Faegri y van der Pijl, 1979; Johnson y Dafni, 1998; Endress, 1999; Ishii y Sakai, 2001; Celedón-Neglme *et al.*, 2007).

La teoría del síndrome floral<sup>1</sup> propuesta por Faegri y van der Pijl (1979) establece que existen ciertas características florales que pueden ser utilizadas como indicadores del tipo de polinizador preferente de cierta planta (Herrera y Pellmyr, 2002; Fenster, *et al.*, 2004). El conjunto de rasgos florales se agrupan en distintos síndromes tal como se presenta en la Tabla 1.

---

<sup>1</sup> Síndrome floral: Conjunto de rasgos florales, incluyendo recompensas, asociados con la atracción y la utilización de un grupo específico de animales como polinizadores (Fenster, *et al.*, 2004).

Existe un fuerte debate entre los investigadores sobre la especialización y la generalización en los sistemas de polinización. La discusión se centra en la habilidad de identificar síndromes convergentes de características florales que se pueden agrupar, por ejemplo, en flores-mariposa y flores-abeja (Johnson y Steiner, 2000), es decir, que cuentan con características atractivas para un grupo particular de polinizadores.

Fenster y colaboradores (2004) son los principales proponentes del uso del síndrome floral, ellos demuestran que el empleo de los síndromes florales es de gran utilidad en el entendimiento de los mecanismos de diversificación. Ellos organizaron a los grupos funcionales de acuerdo a las similitudes de presiones de selección que ejercen. Waser (1996) es uno de los principales investigadores que cuestiona el uso del término síndrome floral y propone que la relación entre las características florales y los polinizadores observados puede no ser tan sencilla como se imaginó con anterioridad. Argumenta que el debate entre la especialización y la generalización de los sistemas de polinización llevada a cabo por los visitantes es una simplificación para fines descriptivos, cuando en realidad, es un continuo entre las plantas polinizadas por una especie y aquellas polinizadas por cientos.

Stebbins (1970) propone el principio del “polinizador más efectivo” y plantea la existencia de una especialización de la planta con el polinizador más eficiente o con el polinizador más abundante cuando la disponibilidad de éstos es confiable. Asimismo, Waser (1996) discute que la generalización se ve favorecida cuando la disponibilidad de polinizadores, incluso la de los más eficaces, es impredecible año con año.

Aunque existe una gran variedad de argumentos que apoyan un enfoque especialista o uno generalista, es difícil defender una teoría en particular. Es por esto que los ecólogos hacen hincapié en la necesidad de investigación experimental precisa (Fishbein y Venable,

1996; Herrera, 1996; Waser *et al.*, 1996; Ollerton, 1998) para contar con elementos que permitan determinar si la especie es generalista o especialista.

La fenología floral es otro aspecto importante de la polinización, y se refiere a la ocurrencia estacional de la presencia de flores en una planta individual, o bien, en poblaciones y comunidades vegetales, que se encuentra sujeta a una fuerte presión de selección y tiene un papel muy importante en la estrategia reproductiva de estos organismos (Kudo, 2006). Las razones para estudiar fenología floral son tanto ecológicas como evolutivas, ya que las flores son recursos alimenticios importantes en el tiempo ecológico y, además, proveen un mecanismo para el aislamiento reproductivo, el mantenimiento de la diversidad genética intrapoblacional y la especiación en el tiempo evolutivo (Harder, 2006).

### 1.3. Sistema Reproductivo

El sistema reproductivo<sup>2</sup> de las plantas contribuye a determinar los patrones de transmisión de genes y con ello la organización de la variación genética afectando, por consiguiente, la adecuación (Barret, 1998). Este sistema determina las vías por las cuales se producirán las semillas, siendo éstas: agamospermia<sup>3</sup>, autogamia<sup>4</sup>, geitonogamia<sup>5</sup> y xenogamia<sup>6</sup> (Richards, 1986). Además, los sistemas reproductivos le proporcionan a las especies el potencial evolutivo para adaptarse a nuevas condiciones después de un cambio evolutivo (Traveset, 1991).

---

<sup>2</sup> Sistema reproductivo: rasgos florales relacionados con aspectos morfológicos y anatómicos de la reproducción sexual (Kalisz *et al.*, 2006).

<sup>3</sup> Agamospermia: producción de semillas por mecanismos hormonales sin la fecundación de óvulos.

<sup>4</sup> Autogamia: sistema de reproducción en el que las plantas utilizan su propio polen para fecundarse.

<sup>5</sup> Geitonogamia: sistema de reproducción en que una flor utiliza el polen de otras flores de la misma planta para fecundarse.

<sup>6</sup> Xenogamia: sistema de reproducción en el que se utiliza polen de plantas conespecíficas.

La determinación del sistema reproductivo ayuda a entender los procesos fisiológicos y morfológicos a través de los cuales se logra la reproducción sexual de las plantas (Allard, 1999). La reproducción sexual en plantas incluye tres etapas: (1) la polinización, (2) la fertilización (la germinación del polen y el crecimiento del tubo polínico a través del pistilo hasta descargar las células espermáticas en el saco embrionario), y (3) la maduración de la semilla (crecimiento de los óvulos fertilizados hasta producir semillas) (Lyons *et al.*, 1989). Las ventajas de este sistema son que la progenie es genéticamente diversa, y la descendencia pueden presentar adaptaciones que responden favorable o desfavorablemente al ambiente; entre las desventajas se encuentran que estas especies no se pueden reproducir si se encuentran aisladas, y de igual manera, no pueden colonizar nuevos sitios (Mauseth, 2003).

Según Loyd (1980), los genotipos producidos por autogamia tienen una ventaja equivalente a los producidos por polinización cruzada en plantas hermafroditas y, según Darwin (1877), la reproducción exitosa se asegura cuando los vectores de polen o las parejas reproductivas son escasas. Asimismo, según Rambuda y Johnson (2004), la ventaja de este sistema reproductivo es que las especies tienen una facilidad de dispersarse exitosamente a distancias largas, ya que la habilidad de autofertilizarse facilita el establecimiento de la población y su persistencia bajo condiciones de baja densidad.

En sistemas reproductivos mixtos las plantas hermafroditas se reproducen tanto por autopolinización como por polinización cruzada. Entre las ventajas que tiene este sistema se encuentran: la contribución a la sincronización en la reproducción, la defensa contra enemigos naturales y la dispersión de su progenie (Goodwillie *et al.*, 2005).

Las diferencias en los sistemas reproductivos pueden explicar parte de la variación encontrada en la morfología floral, el tipo de recompensa que las flores ofrecen, las señales

atravesando y el arreglo genético (Dafni, 1992; Glover, 2007). Uno de los estudios más comunes sobre los sistemas reproductivos es cómo se promueve la polinización cruzada, con énfasis en los mecanismos morfológicos que facilitan o reducen la entrecruza y los mecanismos fisiológicos o estructurales por los que se evita la depresión por endogamia<sup>7</sup> (Dafni, 1992). Lo anterior es importante ya que la polinización cruzada aporta heterocigosidad<sup>8</sup>, pues el flujo del polen se traduce en movimiento de genes, lo que ayuda a aumentar la viabilidad dentro de las poblaciones (Brown, 1990).

Entre los mecanismos que evitan la autogamia están la hercogamia<sup>9</sup>, la dicogamia<sup>10</sup> y el sistema de autoincompatibilidad<sup>11</sup> (Richards, 1986). Dafni (1992) desarrolló una serie de técnicas para evaluar los sistemas de apareamiento y sus implicaciones para la polinización (Tabla 2).

---

<sup>7</sup>Depresión por endogamia: reducción de la sobrevivencia y fertilidad de la descendencia de individuos relacionados gracias a la presencia de mutaciones recesivas deletéreas en las poblaciones (Charlesworth y Willis, 2009).

<sup>8</sup> Heterocigosidad: presencia de diferentes alelos en uno o más loci en un cromosoma homólogo (Futuyma, 1997).

<sup>9</sup> Hercogamia: conjunto de mecanismos espaciales que sirven para reducir la interferencia entre las anteras y el estigma (Tcherkez, 2004).

<sup>10</sup> Dicogamia: hermafroditismo secuencial, separación en el tiempo de la expresión del género en el organismo hermafrodita, si madura primero el gineceo se llama protoginia, y si madura primero el androceo, se denomina protandria (Tcherkez, 2004).

<sup>11</sup> Sistema de autoincompatibilidad: nombre general para diversos mecanismos genéticos en los que cuando un grano de polen producido en una planta alcanza un estigma de la misma planta u otra planta con un genotipo similar, el proceso de germinación del polen, el crecimiento del tubo polínico, la fecundación del óvulo y el desarrollo del embrión se detiene en cualquiera de sus etapas y, en consecuencia, las semillas no son producidas (Tcherkez, 2004).

Tabla 2. Lista de procedimientos para evaluar el sistema de apareamiento. Modificado de Dafni (1992).

Tratamiento	Bolsa <sup>1</sup>	Emasculación <sup>2</sup>	Origen del polen	Objetivo
1) Control	No	No	Libre	Evalúa la tasa de polinización bajo condiciones naturales
2) Autopolinización espontánea	Sí	No	La misma flor	Estima la necesidad de polinizadores y evalúa la autogamia.
3) Autopolinización inducida (artificial)	Sí	Sí	Misma flor o proporcionado por la misma planta	Indica la presencia de sistemas de autocompatibilidad o de incompatibilidad.
4) Geitonogamia (artificial)	Sí	Sí	Diferente flor de la misma planta	Evalúa la presencia del sistema de autocompatibilidad en una planta con inflorescencias
5) Polinización cruzada (artificial)	Sí	Sí	Otro individuo	Indica la variabilidad genética a través de la fusión de gametos sexuales y permite la migración de genes.
6) Polinización cruzada bajo condiciones naturales	No	Sí	Libre	Al comparar los resultados de este tratamiento con los tratamientos del 1 al 5, determina si el <i>seed-set</i> <sup>3</sup> está limitado por los polinizadores
7) Control (por emasculación)	No Sí	Sí	Libre Polinización artificial	Verifica la influencia de la emasculación en la polinización
8) Agamospermia	Sí	Sí	Sin polinización	Evalúa la tasa de reproducción asexual floral

<sup>1</sup>Bolsa: las flores son cubiertas antes de la antesis y durante la vida de la flor, o pueden estar en invernaderos libres de insectos

<sup>2</sup>Emasculación: técnica que consiste en la remoción de las anteras de la flor.

<sup>3</sup>*Seed-set*: producción de semillas en relación con el número de óvulos disponibles (Ågren, 1996).

Es necesario distinguir las diferencias entre los sistemas reproductivos, ya que pueden tener distintas implicaciones en la tasa de entrecruzamiento, así como para los mecanismos de polinización y la conducta del polinizador (Dafni, 1992). Brown (1990) describe cinco tipos de sistemas de apareamiento: 1) la autopolinización predominante, 2) la polinización cruzada predominante, 3) la cruce mixta, 4) la apomixis<sup>12</sup>, y 5) la autopolinización parcial de gametofitos, que es exclusiva de los helechos.

<sup>12</sup> Apomixis. Tipo de reproducción en las plantas cuando la reproducción sexual normal es sustituida por medios asexuales, que no implique la meiosis, de modo que la formación de semillas ocurre sin fertilización.

El conocimiento de estos sistemas reproductivos tiene aplicaciones importantes en el manejo de cultivos, bosques y huertos (Brown *et al.*, 1985), así como su aplicación potencial en el manejo de plantas raras y en peligro de extinción para conservar su variabilidad genética (Schemske, 1994; Kearns *et al.*, 1998).

#### 1.4. Justificación y antecedentes



Figura 1. *Tigridia pavonia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

*Tigridia pavonia* (L.f.) DC (Fig. 1) es, a mi parecer, una de las flores más bellas por su tamaño, estructura y combinación de colores dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria, D.F. (México). *Tigridia pavonia* es una iridácea americana de la que no se conoce ningún aspecto de su biología floral, que incluye su

variación morfológica, sus visitantes florales, la sincronización en la floración y su sistema reproductivo. Es nativa del Valle de México y cuenta con la mayor distribución de su género en el país (Molseed, 1970). Es utilizada como flor de ornato, alimento y medicina (por sus propiedades antipiréticas) (Vázquez *et al.*, 2001b; Hayden 2002); se le conoce comúnmente como flor del tigre, *cacomitl*, hierba de la trinidad u *oceloxochitl* (Rojo y Rodríguez, 2002). Esta especie es mencionada en el *Códice Cruz-Badiano* y, en el *Códice Florentino*, aparece un dibujo hecho por los tlacuilos. En la *Historia Natural de la Nueva España* de Francisco Hernández se hace una descripción de los usos alimentarios y medicinales de la planta (Vázquez *et al.*, 2001b). *Tigridia pavonia* tiene una gran variabilidad morfológica: se han registrado nueve variedades que se diferencian entre sí por el patrón de coloración de la flor,



el número de flores por tallo y el número de frutos fértiles por tallo, entre otros. Las variedades son: a) Trinidad, b) Carolina (rosa mexicano), c) Mariana (rosa), d) Penélope (anaranjado), e) Dulce (amarillo), f) Ángeles (blanco), g) Sandra (rojo), h) Gloria, e i) Samaria (Vázquez *et al.*, 2001a) (Fig. 2).

Vázquez y colaboradores (2001b) analizaron la germinación y propagación de estas plantas y encontraron que el mejor sustrato para su cultivo es la materia orgánica (estiércol de equino), así como el uso del hongo micorrízico *Glomus fasciculatus*. Para su propagación, las semillas del año anterior tienen una viabilidad del 70 al 80 %, y ésta disminuye conforme pasa el tiempo. Para su cultivo, los bulbos deben plantarse en marzo o abril en suelo bien drenado con un alto contenido de arena gruesa y bajo contenido de limo y arcilla. Se deben regar dos veces por semana desde el momento de la plantación hasta el establecimiento pleno de la época de lluvias; si hace falta es necesario aplicar fertilizante cuando las primeras hojas tengan unos cinco centímetros de longitud.

Por sus colores tan atractivos, sufre una extracción de especímenes más o menos frecuente: en un periodo de un mes se registró la extracción de 30 bulbos de *T. pavonia* durante 2007 en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (Velázquez-López *et al.*, 2009).

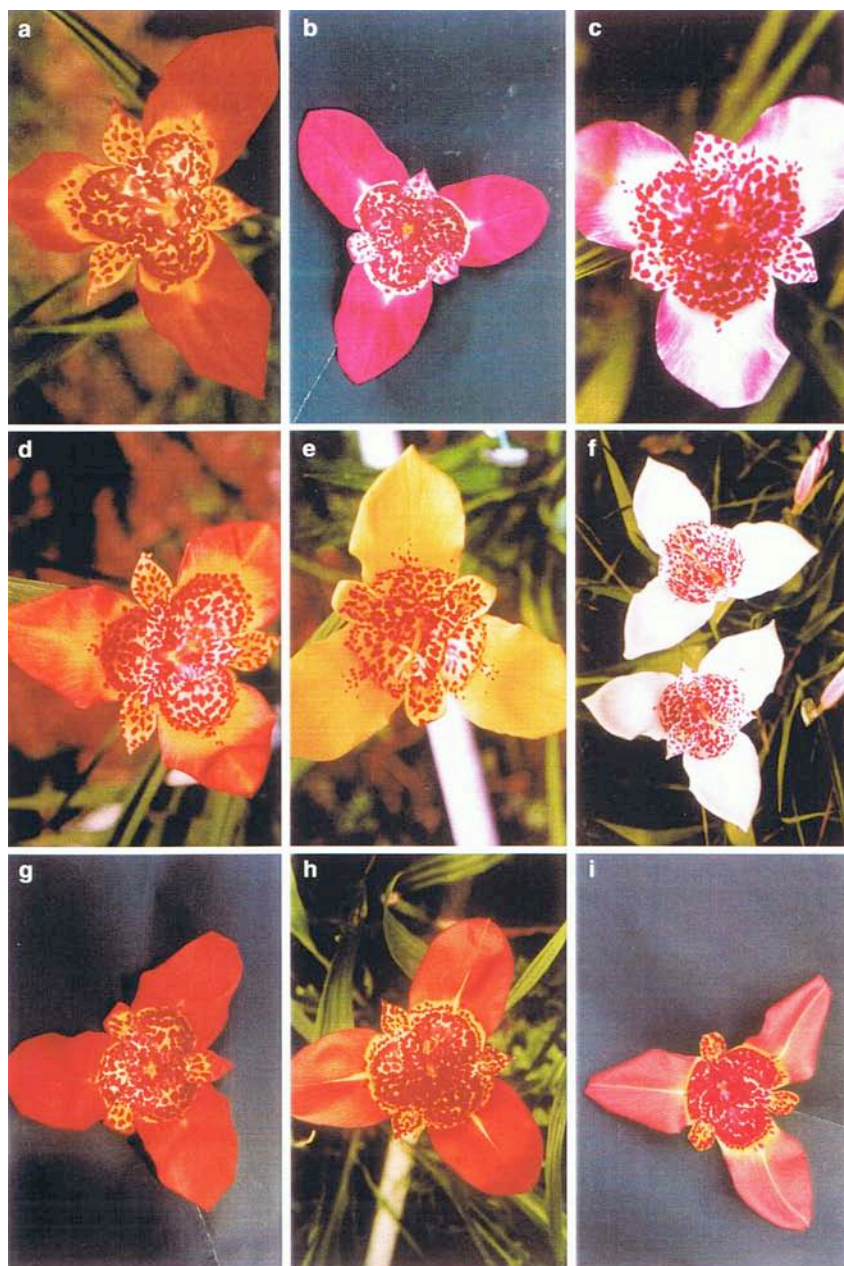


Figura 2. Variedades de flores de *Tigridia pavonia*. a) Trinidad, b) Carolina (rosa mexicano), c) Mariana (rosa), d) Penélope (anaranjado), e) Dulce (amarillo), f) Ángeles (blanco), g) Sandra (rojo), h) Gloria y i) Samaria (Vázquez *et al.*, 2001a).

## 2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo es conocer la fenología, los visitantes florales y el sistema reproductivo de *Tigridia pavonia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria (en lo sucesivo, REPSA), México, D.F.

Los objetivos particulares de este trabajo son:

- 1) Conocer la fenología reproductiva detallada de esta especie en la REPSA.
- 2) Conocer la variación morfológica de las flores en la REPSA.
- 3) Conocer los visitantes florales de esta especie.
- 4) Determinar la variación diurna de la tasa de visitas por insectos antófilos.
- 5) Determinar el efecto del periodo de floración en la adecuación o el éxito reproductivo (el *fruit-set*<sup>13</sup>, el *seed-set* y el porcentaje de germinación).
- 6) Conocer el sistema reproductivo a través de cruzas y así determinar el éxito reproductivo (el *fruit-set*, el *seed-set* y el porcentaje de germinación).

Las hipótesis planteadas en esta tesis son las siguientes:

- 1) Se espera *T. pavonia* en la REPSA sean polinizadas por colibríes, tal como lo sugieren Goldblatt y Manning (2008).
- 2) Se espera que el sistema reproductivo de *T. pavonia* sea por polinización cruzada debido a que es el más frecuente dentro de las plantas de este género (Goldblatt y Manning, 2008).
- 3) Se espera que las flores en anthesis que se encuentren durante el pico de floración presenten mayor éxito reproductivo que las que florecen al inicio o al final de la floración, tal como se ha registrado para otras plantas (Domínguez y Dirzo, 1995; Mendez y Díaz, 2001; Parra-Tabla y Vargas, 2007).

---

<sup>13</sup> *Fruit-set*: se refiere a la fracción de frutos producidos en relación al número de flores (Pallardy y Kozlowski, 2008)

### 3. MATERIALES Y MÉTODO

#### 3.1. Sitio de Estudio

Este estudio fue realizado en la REPSA, la cual comprende 237.3 ha, y se localiza al suroeste del Valle de México dentro de los terrenos del campus principal de la Universidad Nacional Autónoma de México (19°19'50" norte, 99°11'03" oeste), a 2270 m s.n.m. (Álvarez *et al.*, 1986; UNAM, 2005). Pertenece al ecosistema del Pedregal de San Ángel que se originó luego de la erupción del volcán Xitle ocurrida hace aproximadamente 1650 años (Siebe, 2000). Tiene un clima templado subhúmedo con lluvias en verano, la temperatura media anual es de 15.5 °C con variaciones extremas que van de los -5 a los 33 °C (García, 1988). La precipitación anual es de 835.2 mm, la época de lluvias inicia en mayo y alcanza su máximo en julio, mientras que de noviembre a abril los niveles de precipitación se mantienen bajos (César-García, 2002). El tipo de vegetación dominante es matorral xerófilo (Rzedowski, 1981), específicamente en una asociación de *Senecio* (= *Pittocaulon*) *praecox*. Tiene una flora constituida por 337 especies de plantas pertenecientes a 74 familias y 193 géneros (Castillo-Argüero *et al.*, 2004).

#### 3.2. Sistema de estudio

*Tigridia pavonia* (Iridaceae) es una planta herbácea monocotiledónea perenne estacional de 30 a 150 cm de altura provista de un bulbo. En México es la especie más abundante y con la distribución más amplia dentro del género (Molseed, 1970). Rzedowski y Rzedowski (2005) la describen como se expone a continuación. Las flores tienen los segmentos del perianto fusionados a manera de copa. Sus tépalos tienen un llamativo color amarillo, púrpura o rojo con marcas claras o pálidas contrastantes y presentan una región nectarial. Los nectarios están dentro de un canal formado por el plegamiento de la parte media de los tépalos. Los

filamentos son connatos y las anteras están libres y presentan dehiscencia longitudinal. El estilo es filiforme y trífido con las ramas opuestas a los estambres y cada una de las ramas está profundamente dividida en dos brazos, con la parte estigmática en el ápice, y entre cada par de brazos del estilo se encuentra un mucrón.

Las flores presentan antesis diurna y duran sólo 12 h aproximadamente (obs. pers.). Su fruto es una cápsula trivalvada de forma subglobosa que contiene semillas piriformes; el óvulo es anátropo, bitégmico y crasinuclear y la protección de la semilla madura se ubica en la exotesta, el exotegmen, el endotegmen y el endospermo (Carrillo y Engleman, 2002).

Se encuentra distribuida desde el norte de México hasta Guatemala (Molseed, 1970). En el Valle de México se distribuye en los municipios de Tepotzotlán, Villa Nicolás Romero e Iturbide, y Coacalco, así como en las delegaciones Villa Álvaro Obregón y Coyoacán en el Pedregal de San Ángel (Rzedowski y Rzedowski, 2005). Se ha podido localizar en matorrales, a la orilla de arroyos o en pastizales perturbados (Vázquez *et al.*, 2001b).

### **3.3. Fenología floral**

Para conocer la fenología de esta especie, entre el 13 y el 30 de agosto de 2006 y del 24 de julio al 8 de septiembre de 2007 (que corresponde a la temporada de floración), se dio seguimiento a la fenología de los individuos de *T. pavonia*. Se distinguieron y describieron las fenofases por las que pasan las estructuras reproductivas en 105 individuos en 2006 y 145 individuos en 2007, llevando a cabo visitas diarias.

Durante estas visitas se registró el número de flores que produce cada planta durante toda la temporada y la fenofase en la que se encontraba cada estructura reproductiva en ese día.

### 3.4. Variación morfológica

Para conocer la variación morfológica de las flores de *T. pavonia*, entre julio y octubre de 2007 se hizo una selección al azar de 48 plantas que tenían flores en antesis, y se registró: el diámetro del tallo, el diámetro mayor de la planta ( $d_1$ ) y el diámetro perpendicular a éste ( $d_2$ ), así como el número de hojas. Aleatoriamente se seleccionó una flor en antesis de cada planta, a la que se le tomó las siguientes medidas: longitud de los tres estigmas, longitud del filamento, longitud de las tres anteras, longitud de los tres tépalos interiores y los tres exteriores y el diámetro de la corola. Con los datos de diámetro de la planta se calculó su cobertura (*Cob*) con la siguiente fórmula:

$$Cob = \pi ((d_1 + d_2)/4)^2.$$

Se calculó el coeficiente de variación a cada una de las variables medidas.

### 3.5. Variación diurna de los visitantes florales

Para conocer los visitantes florales, entre el 24 de julio y el 8 de septiembre de 2007, se hicieron colectas diurnas con redes aéreas, así como observaciones de campo de los animales que visitaran sus flores. Los organismos colectados fueron guardados en bolsas de papel glassine y depositados en una cámara letal con acetato de etilo. Posteriormente, los animales fueron montados en el laboratorio y se identificaron.

Por otro lado, para determinar los periodos diurnos de actividad de los visitantes florales se seleccionó un parche con más de 30 flores. Entre las 08:00 y las 16:00 h del 15 de agosto de 2007 se registró en cada hora el número de visitantes de cada especie en un periodo de 20 min. El muestreo terminó a las 16:00 h debido a la lluvia.

### **3.6. Efecto de la fecha de antesis y la densidad de flores sobre el éxito reproductivo**

Con el fin de conocer el efecto de la fecha de antesis y la densidad de flores maduras sobre el éxito reproductivo, se marcaron flores que tuvieran distinta fecha de antesis durante toda la temporada de floración 2007, registrando también el número de flores en antesis presentes en un parche de 91 plantas distribuidas en una superficie de 11 m de largo por 3 m de ancho. Las marcas consistieron en puntos de pintura de colores (Comex Esmalte™) pintados en el ovario y se marcaron hasta cinco flores por día. Se monitorearon los frutos marcados durante toda la temporada de floración. Cuando los frutos dejaron de crecer éstos se embolsaron individualmente. Los frutos se colectaron una vez que las semillas estaban expuestas.

Se registró el número de semillas y el peso del conjunto de semillas de cada fruto, después se seleccionaron al azar, seis semillas y se pesaron con una balanza analítica (Mettler Modelo AE 240).

Con el fin de llevar a cabo ensayos de la capacidad germinativa de las semillas, se seleccionaron al azar otras 40 semillas de 93 frutos que fueron lavadas con una solución de hipoclorito de sodio (Clorox™) al 0.05% por 6 min para prevenir el ataque por hongos y se pusieron a germinar en abril de 2008 en dos grupos de 20 semillas. Las semillas se colocaron en cajas Petri, usando como sustrato círculos de papel (Scott, Shop Towels™). Las cajas fueron identificadas con etiquetas con códigos de barra y fueron colocadas al azar en una cámara de ambientes controlados (Percival Scientific Mod. I-36LL) (25° C, fotoperiodo 12:12). Se revisaron diariamente y fueron regadas con agua destilada cuando la caja lo necesitara. Se registró en una base de datos (File Maker Pro Advanced 9.0 ver. 3, Santa Clara, Ca.) el número de semillas germinadas. La germinación fue registrada al momento en que una semilla presentaba radículas.

Se dividió a la temporada de floración en siete periodos para aplicar un Andeva de medidas repetidas con el paquete estadístico SPSS ver. 16 (SPSS Inc., Chicago) para determinar el efecto de la fecha de antesis sobre el número de semillas, el peso de semillas por fruto, el peso individual de seis semillas y el porcentaje acumulado de germinación. Para esta última se hizo una transformación arcoseno por tratarse de datos porcentuales (Zar, 1999). Se mantuvo el ensayo hasta que no se registraron cambios en el número de semillas germinadas en la mayoría de las cajas.

Se hicieron sendos análisis de regresión múltiple para verificar el efecto de el número de flores en antesis en el parche y la fecha de antesis sobre (1) el peso promedio de las semillas, (2) el peso de semillas por fruto, y (3) el número de semillas por fruto transformado como  $\sqrt{(x + 0.5)}$  por tratarse de datos discretos (Zar, 1999), con el paquete estadístico Statistica ver. 8.0 (StatSoft, 2007).

### **3.7. Sistema reproductivo**

Para determinar el sistema reproductivo se hizo un experimento en campo del 14 al 20 de agosto de 2007 sometiendo a 20 botones a cada uno de los siguientes tratamientos: a) *autopolinización manual*: se embolsó el botón y, una vez que la flor estaba en antesis y el estigma se encontraba receptivo, se emasculó y las anteras se pusieron en contacto con el estigma; b) *autopolinización automática*: consistió en embolsar el botón y dejarlo hasta la senescencia sin manipulación; c) *polinización cruzada activa*: se embolsó el botón y, una vez abierta la flor, se emasculó antes de la liberación del polen, posteriormente, se aplicó una mezcla de polen de 10 flores diferentes sobre el estigma; d) *agamospermia*: se embolsó el botón y, al empezar a abrir los tépalos, se emasculó antes de la liberación del polen, posteriormente, ésta se dejó expuesta durante todo el día sin manipulación hasta la



senescencia; e) *control emasculado*: al empezar a abrir los tépalos la flor se emasculó y se dejó abierta sin manipulación durante el día; y f) *control*: se marcaron las flores y no se realizó ninguna manipulación. Los botones florales utilizados fueron seleccionados previamente y marcados con pinturas de colores distintos (Comex Esmalte™) para indicar el tratamiento a aplicar, seleccionando éstos aleatoriamente. Las bolsas utilizadas se hicieron de tergal y, dado que la flor no podía mantenerse firme con el peso de la bolsa, éstas se ataron a estacas clavadas en el suelo. Al embolsar las flores, se cuidó que éstas no se maltrataran y que las anteras no tuvieran contacto con las bolsas. Se monitorearon los frutos marcados durante toda la temporada reproductiva, observando cuáles eran los frutos que se desarrollaban y cuáles eran los que se perdían. Cuando los frutos dejaron de crecer éstos se embolsaron individualmente, y fueron colectados una vez que las semillas se encontraban expuestas. Tanto para las semillas viables como para las secas, se registró el número y el peso del conjunto de ellas en cada fruto. De las viables, se seleccionaron al azar diez y se pesaron. Los pesos se obtuvieron usando una balanza analítica (Mettler Modelo AE 240). Asimismo, se registró la longitud y el diámetro de los frutos.

Posteriormente, las semillas de los 74 frutos obtenidos se pusieron a germinar durante febrero de 2008, utilizando los mismos métodos aplicados en la sección 3.6, y se utilizaron tres réplicas de 20 semillas por fruto.

Para conocer el *seed-set* se colectaron 10 frutos en distintos estados de desarrollo, se realizó una disección de cada lóbulo y se contaron tanto las semillas en crecimiento como los óvulos no fecundados. Para comparar el *fruit-set* se aplicó una prueba de  $\chi^2$ , y para analizar el efecto del tratamiento sobre el *seed-set* se aplicó una Andeva de una vía con el paquete estadístico SPSS.

## 4.RESULTADOS

### 4.1. Fenología floral

Las fenofases registradas fueron: (a) botón 0, que al tacto se siente hueco, (b) botón 1, que al tacto se siente sólido, (c) botón 2, cuya porción apical se observa que mantiene el color rojo de los tépalos, (d) botón 3, en el que los tépalos están parcialmente extendidos, (e) flor en anthesis, cuando los tépalos están completamente extendidos y los estambres producen polen, (f) flor marchita, cuando los tépalos se contraen, languidece su color y los estambres ya no producen polen, y (g) fruto, desde que los tépalos se desprenden hasta que se dispersan completamente las semillas (Fig. 3).



Figura 3. Aspecto de las estructuras reproductivas de *T. pavonia* en distintas fenofases: (a) botón 0 y 1, (b) botón 2, (c) botón 3, (d) flor en anthesis, (e) flor marchita y (f) fruto.

En 2006 los botones se empezaron a registrar desde el 13 hasta el 28 de agosto. Las flores se registraron entre el 13 y el 29 de agosto, y el pico de floración se registró el 20 de agosto (Figs. 4a y 5). En 2007 se registraron botones desde el 24 de julio hasta el 4 de septiembre; las flores en anthesis se registraron desde el 25 de agosto hasta el 7 de septiembre, alcanzando su pico el 22 de agosto. Los frutos se registraron por un periodo de más de tres meses desde el 24 de julio al 8 de enero (Fig. 4b). La dispersión de semillas inició a mediados de octubre en ambos años.

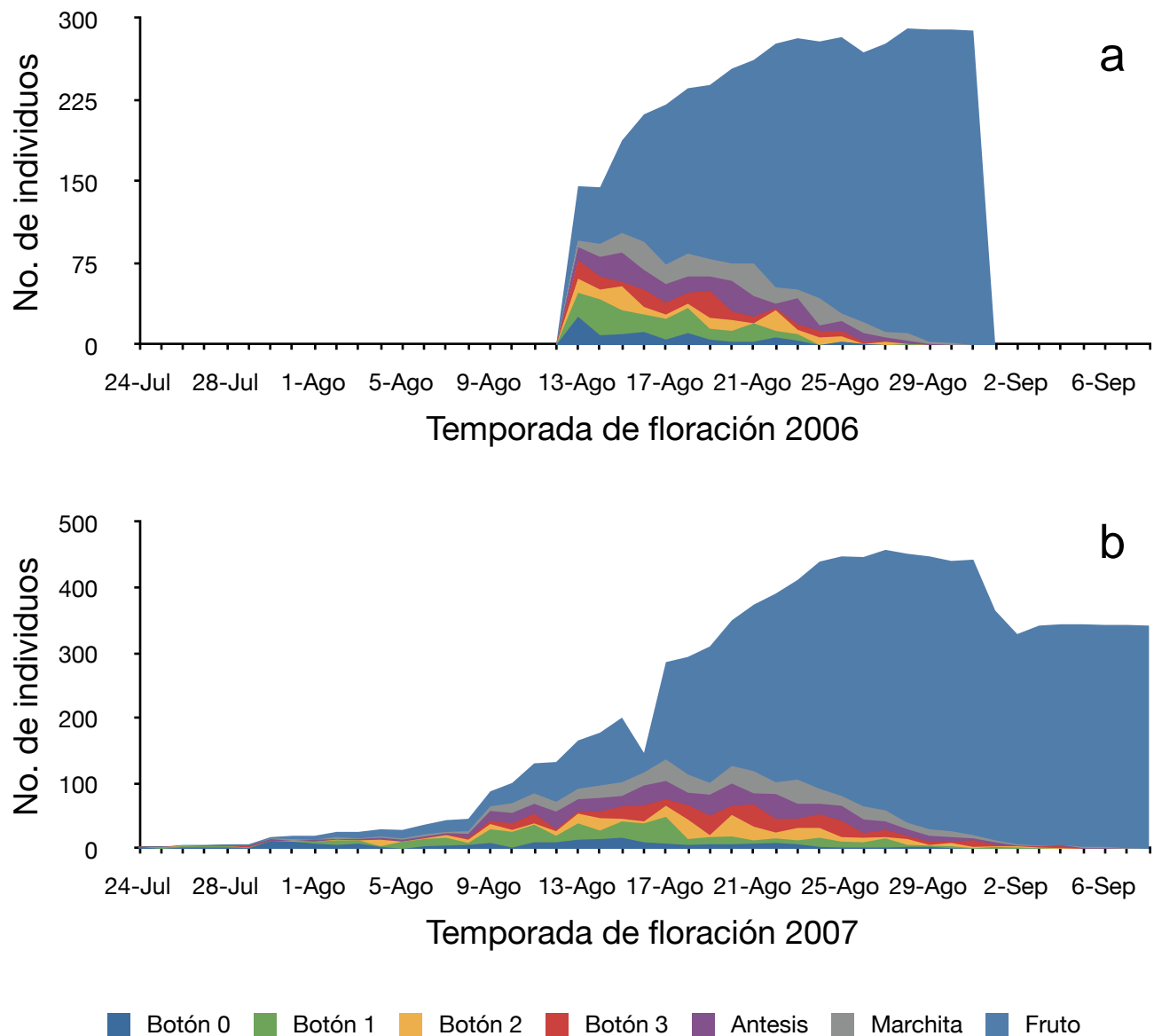


Figura 4. Fenología reproductiva de *T. pavonia* en la REPSA. 2006 (N = 105 individuos), 2007 (N = 145 individuos).

Las flores permanecen abiertas de las 7:00 a las 18:00 h, y cada planta puede producir durante toda la temporada entre 0 y 9 flores.

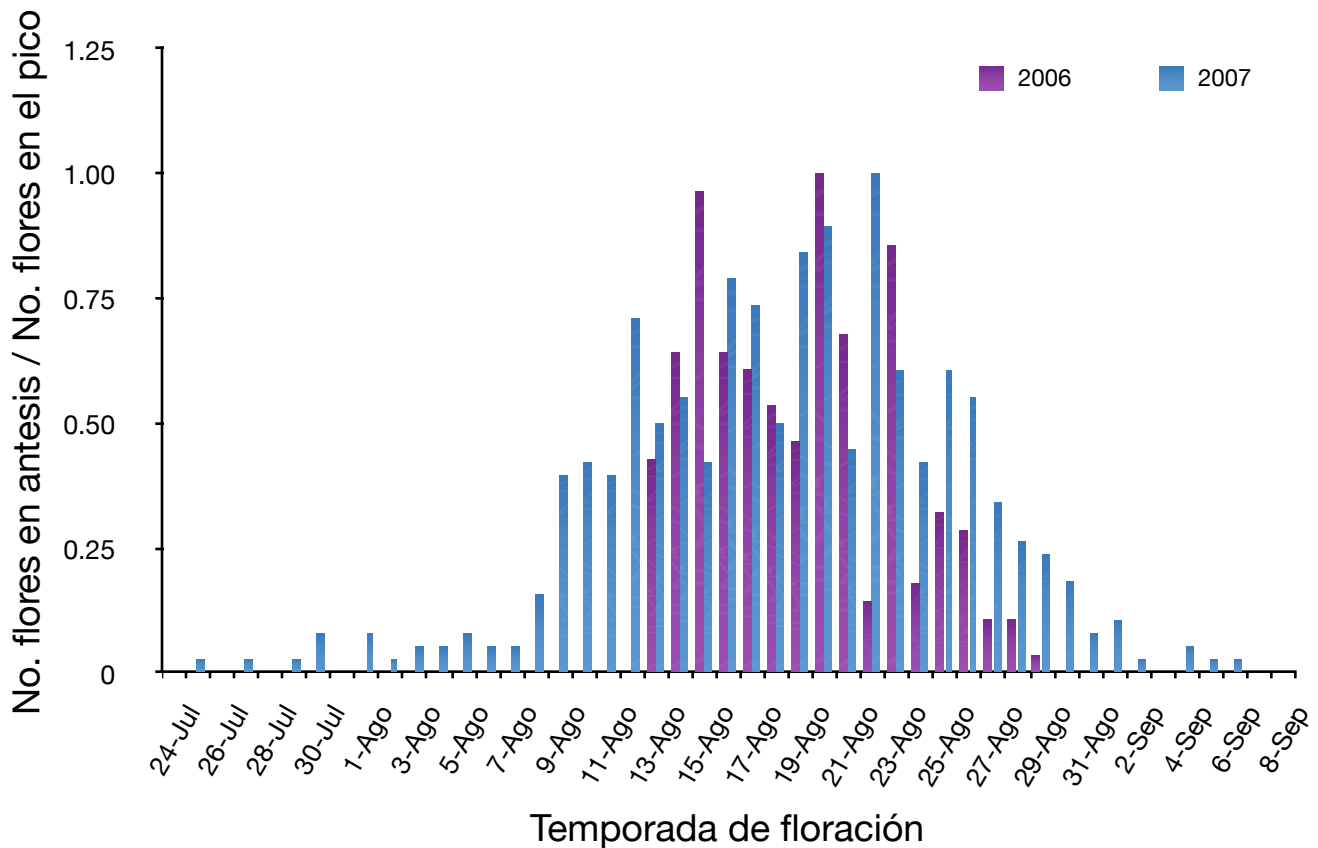


Figura 5. Número relativo de flores en antesis de *T. pavonia* durante el periodo de estudio. Número de flores en antesis en el pico de floración: 2006: 28, 2007: 38. No hay datos en 2006 antes del 13 de agosto.

#### 4.2. Variación morfológica

Los datos de variación morfológica de *T. pavonia* se presentan detalladamente en la Tabla 3.

Las variables que tuvieron el menor coeficiente de variación fueron la longitud del tépalo interno, la longitud del tépalo externo, la longitud de la antera y la longitud de la columna del filamento, mientras que las que registraron mayor coeficiente de variación fueron la cobertura, el diámetro del tallo, la altura de la planta y el número de hojas.

Tabla 3. Variación morfológica de caracteres reproductivos y vegetativos de *T. pavonia* y sus flores en la Reserva del Pedregal.

<b>Caracter</b>	<b>Media <math>\pm</math> e.e.</b>	<b>Intervalo</b>	<b><i>n</i></b>	<b>C.V. (%)</b>
Altura (cm)	69.9 $\pm$ 3.7	28-111	48	36.9
No. hojas	4.2 $\pm$ 0.2	2-9	48	33.7
Diámetro del tallo (mm)	8.6 $\pm$ 0.5	0.7-18.9	48	42.9
Longitud del ovario (mm)	17.6 $\pm$ 0.5	1.1-23.2	48	20.3
Longitud del tépalo externo (mm)	80.6 $\pm$ 0.8	62.2-98.0	144	12.2
Longitud del tépalo interno (mm)	40.8 $\pm$ 0.2	31.1-50.6	144	9.3
Longitud de la antera (mm)	19.6 $\pm$ 0.2	15.4-23.8	144	9.6
Longitud del estigma (mm)	18.2 $\pm$ 0.3	9.1-27.6	144	19.6
Longitud de la columna del filamento (mm)	55.6 $\pm$ 0.8	46.6-66.9	48	10.1
Cobertura (cm <sup>2</sup> )	329.4 $\pm$ 22.9	95.0-855.3	48	48.1
Diámetro de la flor (cm)	19.0 $\pm$ 3.6	6.0-41.3	48	14.8

En la REPSA se observaron cinco individuos con alteraciones en la morfología básica de *T. pavonia*. La flor de la Fig. 6 presenta ondulaciones en el borde de los tépalos externos, y otras flores registraron un mayor número de tépalos: cuatro (Fig. 7) y cinco (Fig. 8). También se encontraron alteraciones en el androceo y el gineceo tal como se observa en las flores de las Figs. 9 y 10. La primera presenta un aumento en el número de anteras y estilos y en la segunda las modificaciones se observan en la columna del filamento y en la longitud de los estilos (que es más largo). En la flor de la Fig. 11 no se observa la formación completa de los tépalos internos, y dos de los tépalos externos están fusionados; además, únicamente se formó la columna del filamento con dos anteras y con dos estilos.

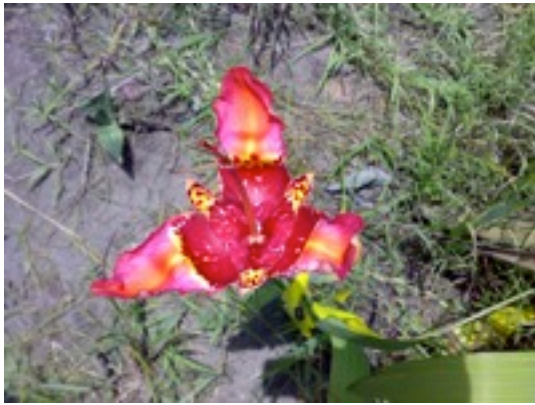


Figura 6. Flor con ondulaciones en tépalos externos.



Figura 7. Flor con cuatro tépalos.



Figura 8. Flor con cinco tépalos.



Figura 9. Flor con mayor número de anteras y estilos.



Figura 10. Flor con modificaciones en la columna del filamento y con estilos largos.



Figura 11. Flor con tépalos externos fusionados, anteras y estilos en número de dos.

### 4.3. Variación diurna de los visitantes florales

Los visitantes de *Tigridia pavonia* se enlistan en la Tabla 4. El visitante con mayor actividad fue *A. mellifera* con 162 registros, el cual visitó las flores durante todo el periodo, presentando un pico de actividad a las 15:00 (Fig. 12b). El coleóptero de la familia Bruchidae, por su parte, tuvo 98 registros y mantuvo mayor actividad en la tarde entre las 14:00 y las 16:20, con un pico a las 14:00 h (Figs. 12a y b). *Sphenarium purpurascens* tuvo diez registros entre las 12:00 y las 16:20 h y *Dialictus* sp. fue registrado entre las 10:00 y las 14:00 h.

Tabla 4. Visitantes florales, actividad biológica y horas de actividad de *Tigridia pavonia*.

Visitante	Actividad	Horas de actividad
Coleóptero (Bruchidae)	Nectarívoro	8:00 a las 16:20
<i>Apis mellifera</i> Linneo (Hymenoptera: Apidae)	Nectarívoro, polinizador	9:00 a las 16:20
<i>Sphenarium purpurascens</i> Charpentier (Orthoptera: Pyrgomorphidae)	Fitófago	9:00 a las 16:20
Hemíptero no identificado	Fitófago	14:09
<i>Pterorus multicaudata</i> Kirby (Papilionidae)	Nectarívoro	ND <sup>1</sup>
<i>Callophrys xami</i> Reakirt (Lycaenidae)	Nectarívoro	13:06
<i>Phoebis philea</i> Linnaeus (Pieridae)	Nectarívoro	ND
<i>Phoebis sennae eubule</i> Linnaeus	Nectarívoro	ND
Colibrí del género <i>Selasphorus</i> (Apodiformes, Trochilidae)	Nectarívoro	11:52
<i>Dialictus</i> sp. (Apidae)	Nectarívoro	9:00 a las 15:20
Hormiga (Formicidae)	ND	12:15
Araña (Araneae)	Depredación	11:20
Mosca no identificada	ND	17:04

<sup>1</sup>ND: Datos no disponibles

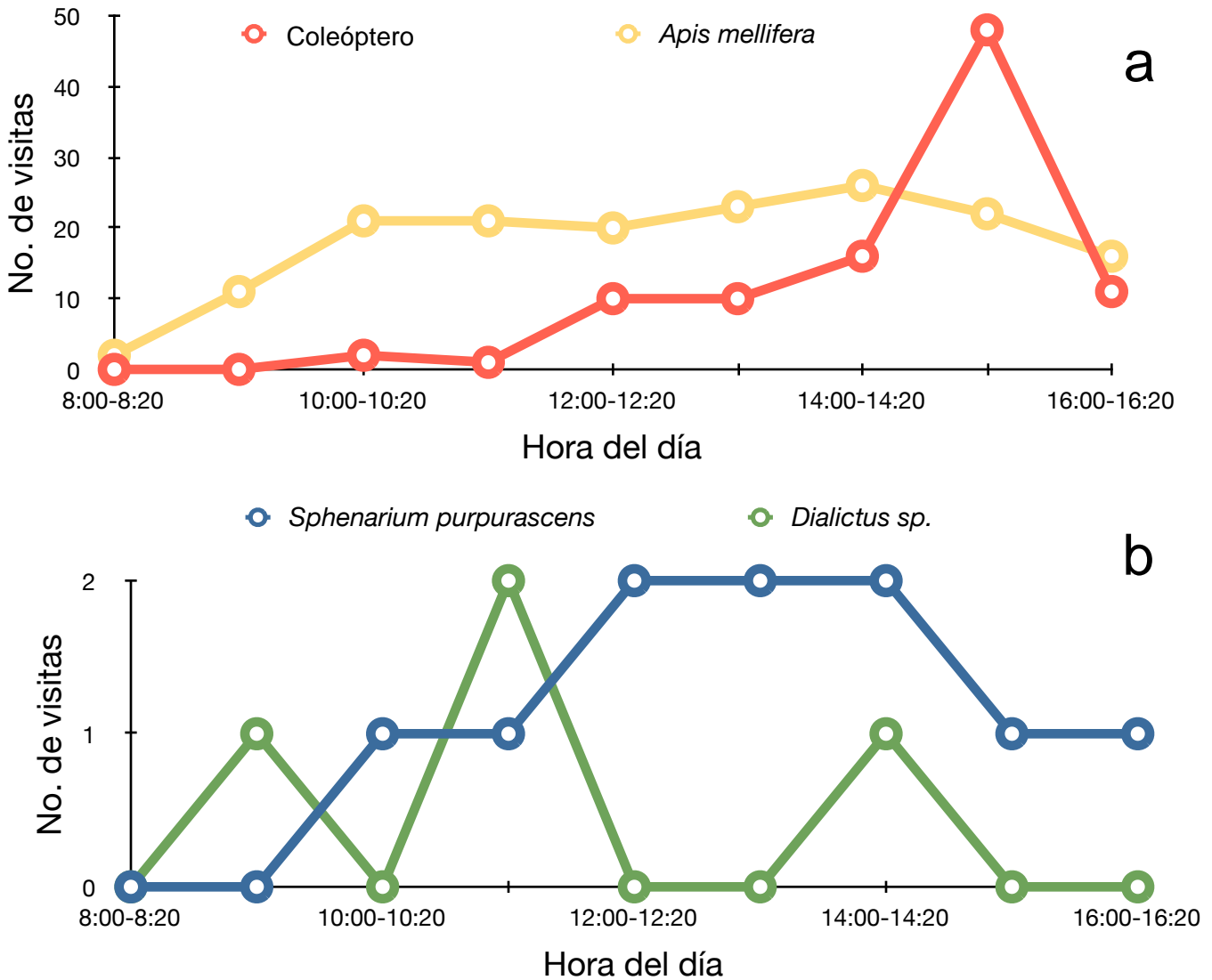


Figura 12. Variación diurna de los visitantes de *T. pavonia* en la Reserva del Pedregal. Datos del 15 de agosto del 2007.

#### 4.4. Efecto de la fecha de antesis y la densidad de flores sobre el éxito reproductivo

La temporada de floración 2007 duró 71 días y el 17 de agosto se registró el pico de floración con 51 flores en el parche seleccionado. Durante esta temporada se observaron 934 flores en 180 plantas que conformaban el parche (Fig. 13).



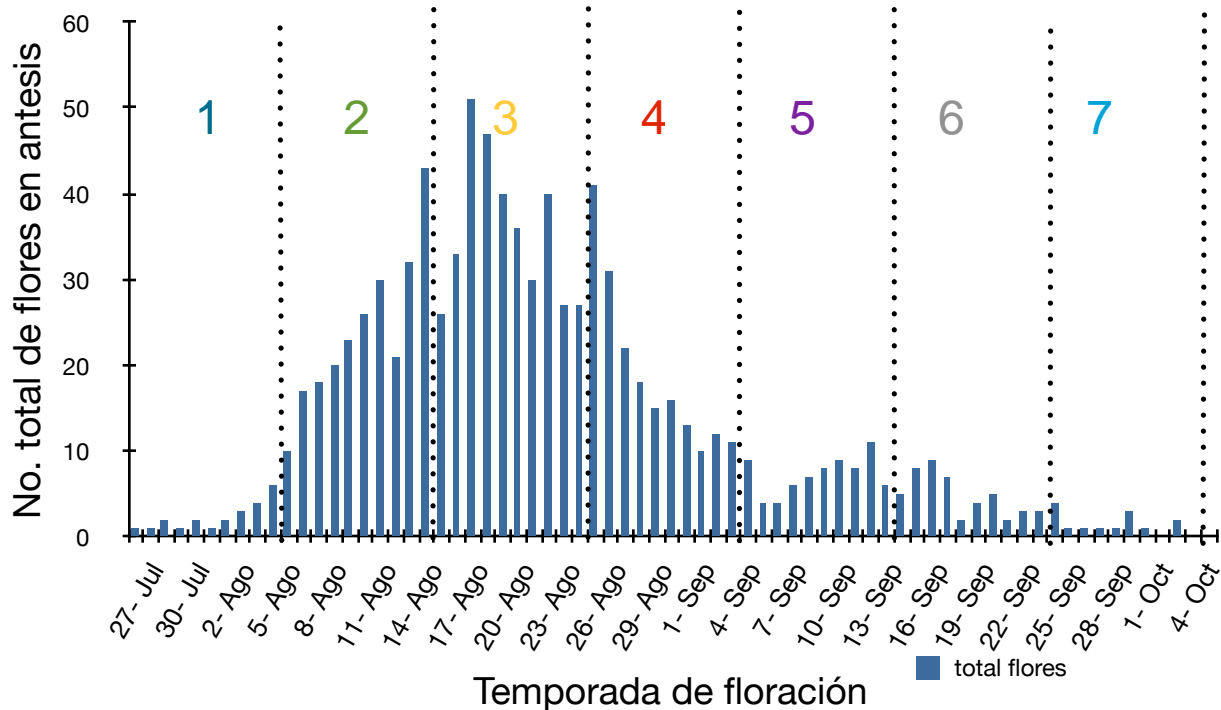


Figura 13. División de la temporada de floración en siete periodos para verificar el efecto de la fecha de antesis sobre la velocidad de germinación.

Se encontró un efecto positivo y marginalmente significativo del número de flores en antesis en el parche y un efecto negativo y significativo de la fecha sobre el peso de las semillas (Tabla 5). Por otro lado, no hubo un efecto del número de flores en antesis en el parche, pero sí un efecto negativo y significativo de la fecha sobre el número de semillas por fruto (Tabla 6).

Tabla 5. Resumen del análisis de regresión múltiple para verificar el efecto de la fecha de antesis y de la densidad de flores de *T. pavonia* sobre el peso promedio de las semillas. *B* denota el índice de regresión; g.l. = 66,  $r^2 = 0.282$ .

Variable	$B \pm e.e.$	<i>t</i>	<i>P</i>
Intercepto	$8 \times 10^{-3} \pm 5 \times 10^{-4}$	15.593	< 0.0001
No. de flores	$2.8 \times 10^{-5} \pm 1.6 \times 10^{-5}$	1.775	0.080
Fecha	$-4.8 \times 10^{-5} \pm 1.2 \times 10^{-5}$	4.025	0.0002

Tabla 6. Resumen del análisis de regresión múltiple para verificar el efecto de la fecha de antesis y de la densidad de flores de *T. pavonia* sobre el número de semillas. *B* denota el índice de regresión; g.l. = 66,  $r^2 = 0.208$ .

Variable	<i>B</i> ± e.e.	<i>t</i>	<i>P</i>
Intercepto	10.934 ± 0.901	12.139	< 0.0001
No. de flores	0.043 ± 0.027	1.598	0.115
Fecha	-0.064 ± 0.020	3.193	0.002

No se encontró un efecto significativo del número de flores en antesis ni de la fecha sobre el peso del conjunto de semillas que produce cada fruto (Análisis de regresión múltiple: ( $F_{2,66} = 0.062$ ,  $P = 0.940$ ,  $r^2 = 0.002$ ). Asimismo, no se encontró un efecto del tratamiento (periodo de antesis) sobre la germinación acumulada (Andeva de medidas repetidas;  $F_{6,174} = 0.682$ ,  $P = 0.665$ ; Fig. 14).

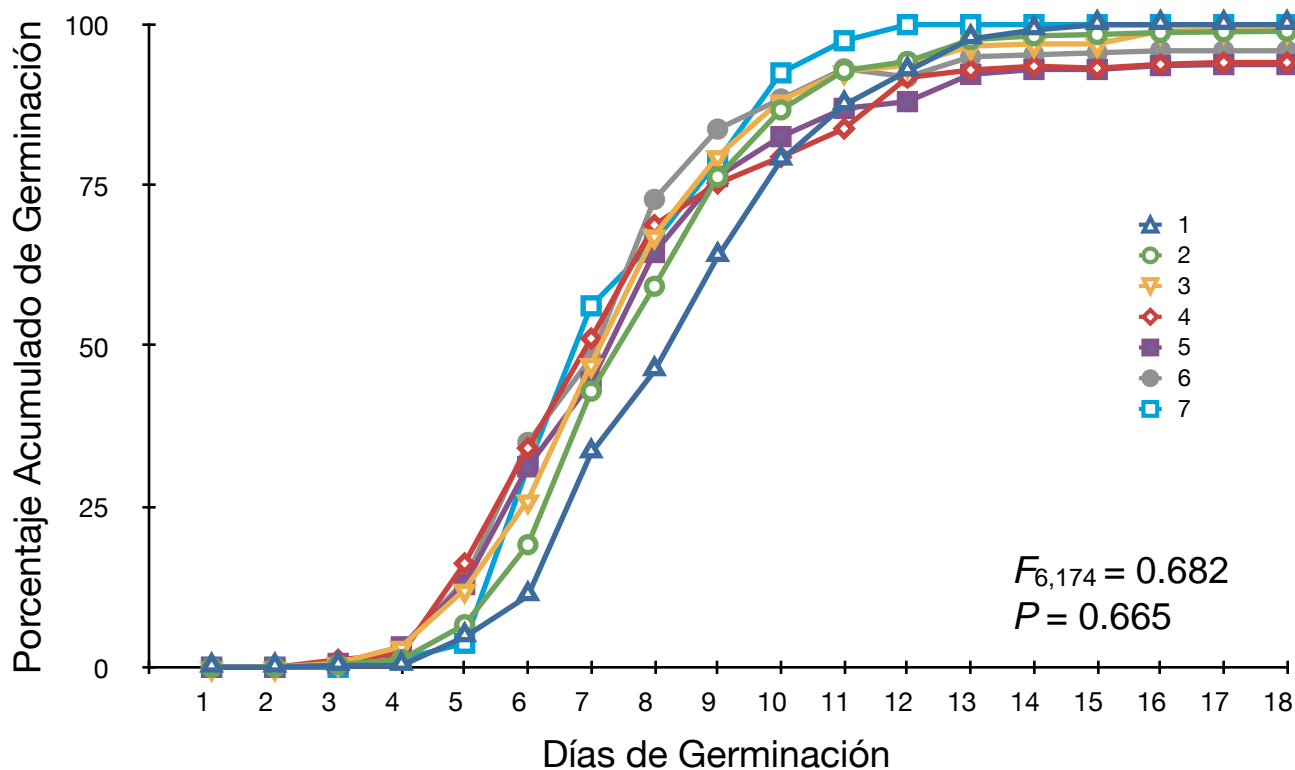


Figura 14. Porcentaje acumulado de germinación de semillas provenientes de flores de *Tigridia pavonia* que presentaron antesis en siete distintos periodos (ver Fig. 14) a 25° C y un fotoperiodo de 12:12.

#### 4.5. Sistema reproductivo

Aunque el *fruit-set* varió entre 75 y 100% en las flores sometidas a los tratamientos control, autopolinización asistida, autopolinización automática y polinización cruzada asistida, no se encontraron diferencias significativas entre ellos ( $\chi^2 = 0.831$ , g.l. = 3,  $P = 0.842$ ); sin embargo, en las flores sometidas a los tratamientos de agamospermia y control por emasculación no se produjeron frutos (*fruit-set* = 0%; Tabla 7).

Tabla 7. *Fruit-Set* ( $n = 20$ ) y *Seed-Set* (%) registrado en cada tratamiento de polinización sobre *Tigridia pavonia*;  $n$  denota el número de frutos con semillas.

Tratamiento	Fruit-Set %*	Seed-Set % Media $\pm$ e.e.	Intervalo	$n$
Autopolinización asistida	95	47.28 $\pm$ 5.12	3.35 - 76.54	19
Autopolinización automática	100	49.65 $\pm$ 5.05	3.91 - 90.50	20
Polinización cruzada asistida	85	51.73 $\pm$ 5.70	0 - 92.74	17
Agamospermia	0	0	0	0*
Control por emasculación	0	0	0	0*
Control	75	51.76 $\pm$ 5.95	13.41 - 94.97	15

\* $n = 20$  flores

Se registraron  $179.4 \pm$  e.e. 3.106 óvulos por flor (intervalo: 157-181;  $n = 10$ ). Con el valor anterior se calculó el *seed-set* para cada tratamiento (Tabla 7). No se encontró un efecto significativo del tratamiento sobre el *seed-set* ( $F_{3,67} = 0.189$ ,  $P = 0.903$ ), de igual manera, no hubo un efecto significativo del tratamiento sobre el número de semillas ( $F_{3,67} = 0.334$ ,  $P = 0.800$ ). Los frutos produjeron  $91.6 \pm 0.5$  semillas por fruto (intervalo: 0-170 semillas/fruto). Por otro lado, se encontró un efecto significativo del tratamiento sobre el peso de las semillas ( $F_{3,687} = 3.753$ ,  $P = 0.011$ ). Las semillas producidas bajo el tratamiento de autopolinización automática fueron significativamente más pesadas que las obtenidas por

polinización cruzada inducida y bajo el tratamiento control (Fig. 15). No se consideraron los tratamientos de agamospermia y control por emasculación por no haber producido frutos. Sin embargo, no se encontró un efecto significativo del tratamiento sobre (1) el peso del conjunto de semillas viables que produce cada fruto ( $F_{3,67} = 0.430$ ,  $P = 0.732$ ), (2) el número de semillas secas ( $F_{3,24} = 0.625$ ,  $P = 0.601$ ), (3) el peso promedio de las semillas secas ( $F_{3,67} = 0.712$ ,  $P = 0.556$ ), (4) la longitud del fruto ( $F_{3,67} = 2.108$ ,  $P = 0.109$ ), (5) el diámetro del fruto ( $F_{3,67} = 0.932$ ,  $P = 0.431$ ), ni (5) el peso del conjunto total de semillas (viables + secas) por fruto ( $F_{3,67} = 0.761$ ,  $P = 0.521$ ).

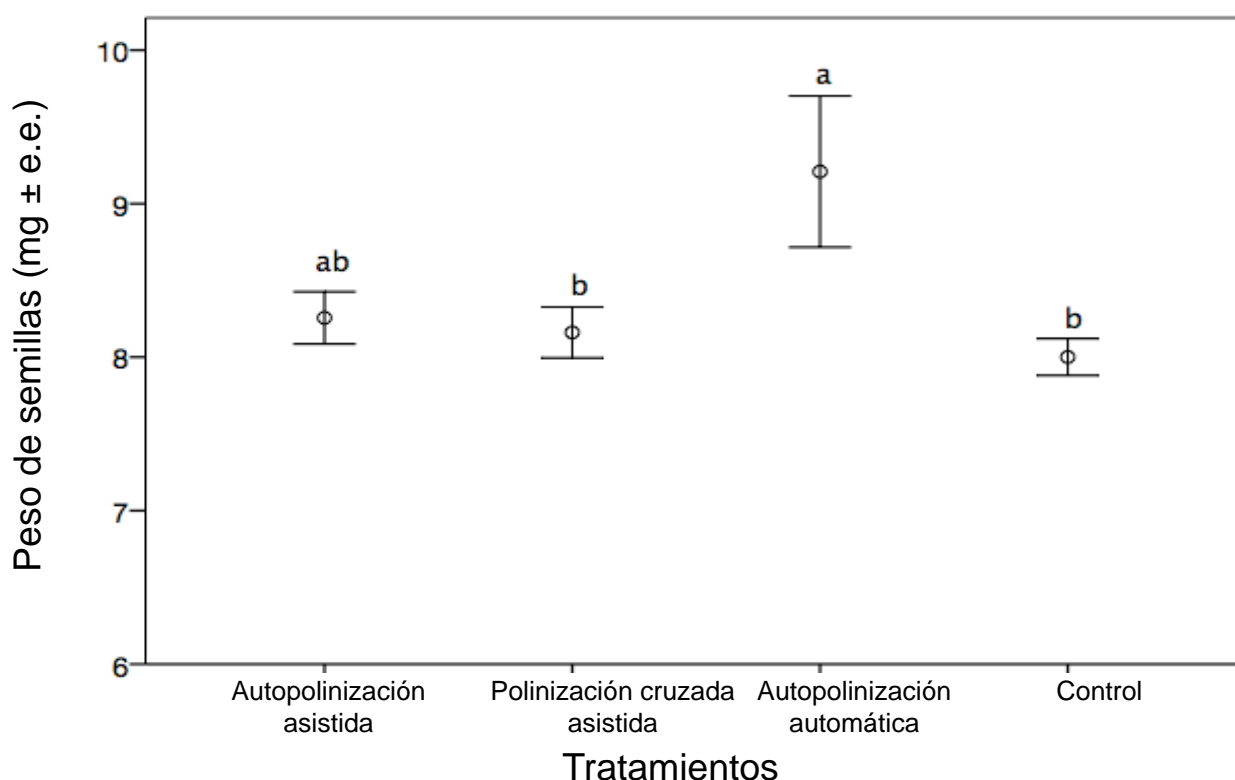


Figura 15. Peso de las semillas (mg ± e.e.) de *T. pavonia* provenientes de flores sometidas a cuatro tratamientos de polinización (ver Métodos). Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  (prueba de Tukey).

Por otra parte, se encontraron diferencias significativas en la capacidad de germinación de las semillas provenientes de los diferentes tratamientos de polinización ( $F_{3,189} = 2.990$ ,  $P = 0.032$ ) (Fig. 16). Las flores sometidas a polinización cruzada asistida produjeron

semillas que tuvieron un porcentaje de germinación significativamente más bajo que el que tuvieron las provenientes de flores sometidas al tratamiento control (prueba de Tukey,  $P = 0.029$ ). Al aplicar un Andeva de una vía a los datos del porcentaje de germinación a los 25 días, también se encontró un efecto significativo del tratamiento sobre esta variable ( $F_{3,186} =$ ,  $P = 0.008$ ). Las semillas producidas por el tratamiento de polinización cruzada asistida tuvieron un porcentaje de germinación final significativamente más alto que aquéllas sometidas al tratamiento de autopolinización asistida y al de autopolinización automática (Fig. 17).

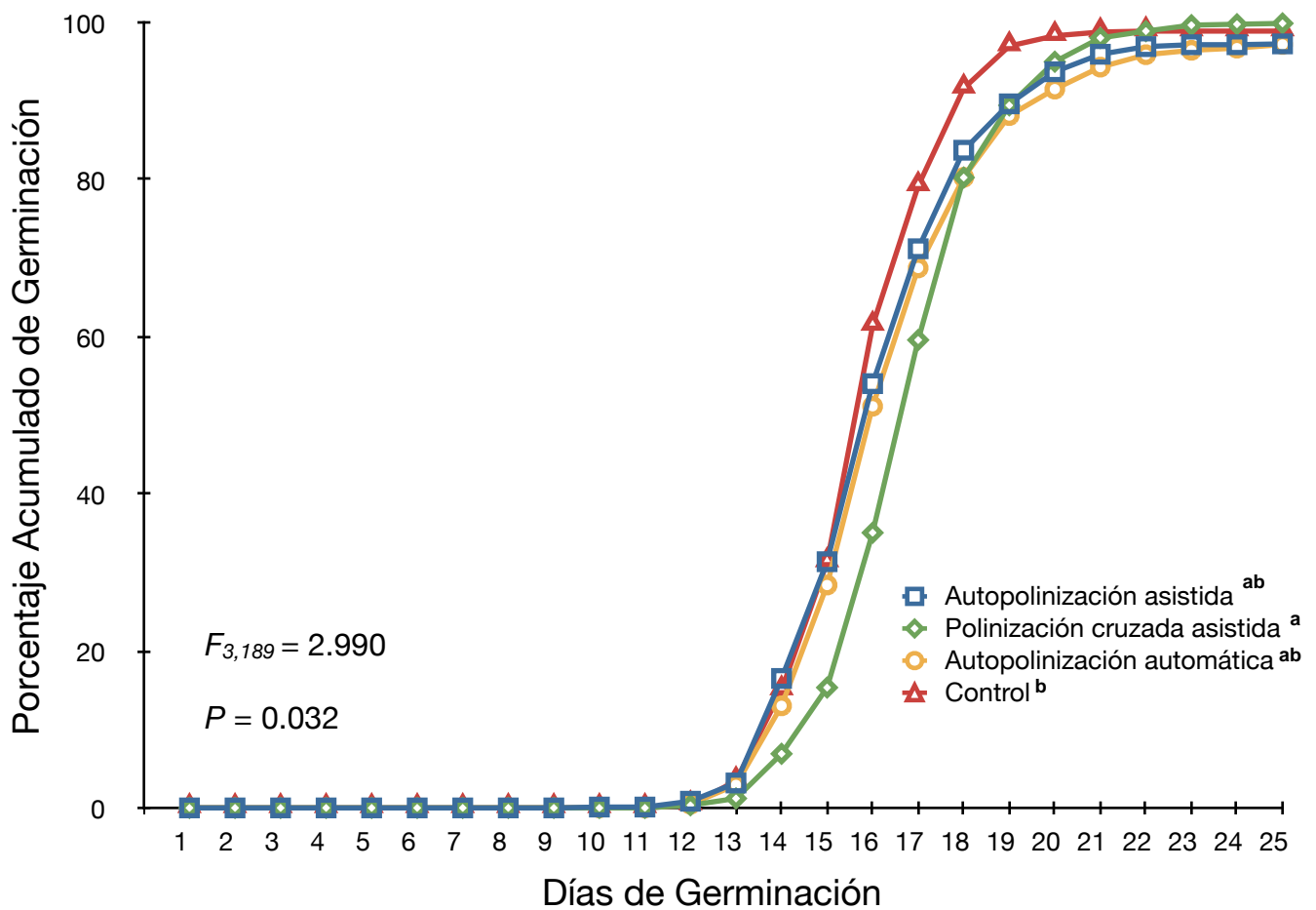


Figura 16. Porcentaje acumulado de germinación de semillas obtenidas de flores sometidas a cuatro sistemas de polinización. Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  (Andeva de medidas repetidas y prueba de Tukey). Condiciones: 25° C, fotoperiodo de 12:12.

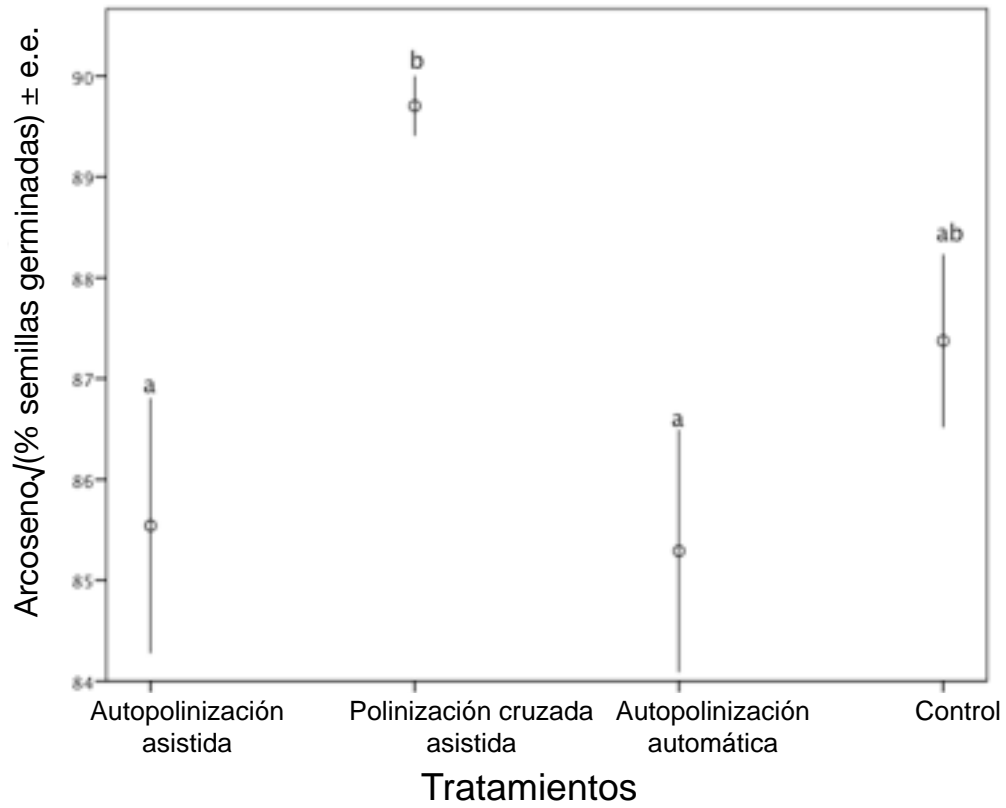


Figura 17. Porcentaje de semillas germinadas al día 25 (con transformación arcoseno) provenientes de flores sometidas a cuatro sistemas de polinización. Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  (prueba de Tukey).

## 5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### 5.1. Fenología floral

Durante las dos temporadas en las cuales se llevó a cabo el presente estudio (2006 y 2007) se observó que la floración de *T. pavonia* comienza en julio, alcanza su pico máximo en agosto y decrece en septiembre, que coincide con la temporada de mayor precipitación en la REPSA. Este resultado es distinto al registrado por Rojo y Rodríguez (2002), quienes reportan que esta planta florece de septiembre a noviembre en esta localidad. El patrón de fenología floral que presenta *T. pavonia* podría ser denominado cornucopia<sup>14</sup>, de acuerdo con Gentry (1974).

En esta especie se registran siete fenofases florales que podrán ser utilizados para describir aspectos detallados de su biología floral en el futuro.

### 5.2. Variación morfológica

Existen diferencias en el diámetro de la flores reportado en el presente estudio con el que hace Rzedowski y Rzedowski (2005). En este trabajo se registra 19 cm y Rzedowski y Rzedowski (2005) reporta 10 a 15 cm de diámetro. Por otro lado, Vázquez *et al.* (2001a) reporta datos de la altura de la planta y la longitud de la antera similares a lo observado en este trabajo (70.05 cm y 17 mm, respectivamente), pero no para los caracteres de longitud del tépalo interno (46 y 92.5 mm, respectivamente). Esto sugiere la presencia de una gran variabilidad morfológica probablemente geográfica. Para explicar esta variación se necesitan otros estudios que expliquen la asignación de recursos. Algunos de los factores que pueden estar determinando las diferencias encontradas son: a) la edad de la planta, ya que esta especie tiene un bulbo en el cual acumula recursos (Ehlers y Olesen, 2004), b) las

---

<sup>14</sup>Cornucopia: floración que se da durante una ventana corta de tiempo y produce un alto número de flores cada día (Gentry, 1974)

condiciones edáficas que la rodean, c) las condiciones microclimáticas y, por último, d) la competencia intra e interespecífica.

*T. pavonia* produce flores muy grandes que sólo duran un día, por lo que se puede suponer que la inversión de recursos es muy alta y que, adicionalmente, la producción de polen y néctar restringe esta duración. Rodríguez y Ortiz-Catedral (2003) sugieren que la variación en color, tamaño y forma del perianto en las variedades de *T. pavonia* indican que la adaptación a los polinizadores ha sido un factor importante en su diversificación.

A lo largo de este estudio se observó que *T. pavonia* registra alteraciones en la morfología típica de la flor (Figs. 6 a 11). Una posible razón de esto es la incidencia de autogamia en esta especie. Esto puede estar favoreciendo la aparición de genes deletéreos y malformaciones en el número de tépalos y en la construcción morfológica del aparato reproductor. Estas modificaciones también pueden ser el resultado de mutaciones en el meristemo floral tal como lo sugiere Álvarez-Buylla (2002).

### **5.3. Variación diurna de los visitantes florales**

Bajo el concepto de “síndrome de polinización” existen especies que cumplen con la mayoría de las condiciones que lo determinan; esto no sucede en todas las especies florales, tal como lo discuten Waser y colaboradores (1996). Para ellos el fenómeno de la polinización es un evento complejo y dinámico que se transforma en el tiempo ecológico en el que se deben cumplir varias condiciones: a) que se presenten las condiciones ambientales necesarias para la emergencia simultánea de los interactuantes; b) que haya coincidencia efectiva en los periodos de floración y la actividad de los polinizadores (Boch *et al.*, 1997); c) que las flores presenten sistemas de color, forma y olor atractivos para los polinizadores (Free, 1970; Heinrich *et al.*, 1997; Wells y Wells, 1986; Gros, 1992; Hill *et al.*, 1997; Chittka *et al.*, 1999); d)



que los polinizadores cuenten con las adaptaciones morfológicas necesarias para la recolección del polen; y, por último, d) que el polinizador adquiera habilidades para el aprovechamiento de los recursos florales.

Considerando la coloración intensa de sus tépalos, rojos con marcas amarillas, la presencia de néctar y la simetría zigomórfica presentes en esta población de *T. pavonia*, su flor podría pertenecer al síndrome floral de ornitofilia (por colibríes), o psicofilia (por mariposas diurnas) (Goldblatt y Manning, 2008). Sin embargo, el visitante más abundante fue *Apis mellifera* con el 58% de las visitas, la cual está presente desde la apertura (07:00 h) hasta la senescencia (18:00 h) de la flor. Si bien no podemos afirmar que *Apis mellifera* sea su polinizador efectivo, ya que se necesitan estudios que lo demuestren, sí se observó que es el único visitante que tuvo contacto directo con las anteras, que registró acercamiento al estigma y llevó a cabo transporte de polen, a diferencia del coleóptero de la familia Bruchidae, que registra el 35% de las visitas, cuyo contacto principal fue con los tépalos interiores donde está el néctar. El resto de los visitantes representan un bajo porcentaje. Sería importante en el futuro contar con más observaciones de periodos de actividad para poder realizar una evaluación más detallada de este comportamiento y determinar quién es el polinizador principal.

#### **5.4. Efecto de la fecha de antesis sobre el éxito reproductivo**

La fenología floral es un rasgo reproductivo crítico, ya que determina que los organismos potenciales a entrecruzarse estén presentes simultáneamente, lo que influye en el éxito reproductivo de las especies con reproducción cruzada (Rathcke y Lacey, 1985; Domínguez y Dirzo, 1995). Cuando la floración es sincrónica existen factores que aumentan la adecuación, tales como (Domínguez y Dirzo, 1995): a) una mayor tasa de visitas por parte de

los polinizadores, b) mayores tasas de deposición de polen, c) mayor posibilidad de encontrar pareja, d) alto potencial de entrecruza, y e) un mayor número de semillas que pueden evadir la depredación por saciación. Debido a que *T. pavonia* presenta una ventana estrecha de tiempo de floración, se esperaba que las flores sincrónicas reflejaran un aumento en el éxito reproductivo. A pesar de que el porcentaje de germinación (Fig. 14) no es afectado por la fecha en la que las flores presentan antesis, otros datos demuestran que las flores que registran antesis de manera temprana producen más semillas y de mayor peso que aquéllas que lo hacen después, sin ser afectados por el despliegue de flores, en términos de su abundancia local (Tablas 5 y 6). Esto sugiere que las plantas que florecen tempranamente tienen mayor adecuación en términos del número de semillas que dejan, así como del peso que éstas tienen, lo cual podría estar relacionado con un mayor vigor de las plántulas que de éstas emergen. Debe haber una fuerte presión de selección para florecer lo más tempranamente posible. Este patrón difiere del encontrado por otros autores en sus sistemas de estudio (Domínguez y Dirzo, 1995; Mendez y Díaz, 2001; Parra-Tabla y Vargas, 2007) quienes encuentran que las flores que presentan antesis en el pico de floración son las que registran mayor éxito reproductivo. Los factores que pueden establecer esta presión en la población estudiada son: (1) la florivoría y folivoría a la que son sometidas las plantas conforme avanza la temporada de lluvias, sobre todo por efecto del chapulín *S. purpurascens*, cuya población infringe cada vez más daño conforme avanza la temporada (Cano-Santana, 1994; Anaya, 1999); (2) competencia inter e intraespecífica reducida por polinizadores y otros recursos, como agua y nutrientes, pues las flores que se producen al principio de la temporada de lluvias son más visibles que las que se producen en plena temporada de lluvias, en la que muchas especies registran mayor desarrollo de su follaje.

## 5.5. Sistema reproductivo

Este trabajo representa el primer estudio formal sobre la biología floral de *T. pavonia*, aunque parte de esta tesis ya fue publicada por Velázquez-López y colaboradores (2009). Los datos obtenidos en este estudio sugieren que esta especie presenta un sistema de reproducción mixto, ya que puede producir semillas tanto por autopolinización como por polinización cruzada. La presencia de este tipo de sistema ayuda a incrementar la proporción de óvulos fertilizados cuando se presentan condiciones desfavorables en el ambiente, tales como una baja frecuencia de polinizadores o una baja densidad de flores (Lloyd, 1992; Traveset, 1991; Kudo, 2006). Se ha propuesto que este sistema puede representar un estado intermedio entre la autogamia completa y la heterogamia completa (Vogler y Kalisz, 2001; Porcher y Lande, 2005). Goodwillie y colaboradores (2005) discuten que existen diversos factores genéticos y ecológicos que ayudan a mantener esta estrategia, tales como la presencia de genes recesivos parcialmente deletéreos, o la pérdida o reducción de vectores de polen. En el segundo caso, la planta puede producir semillas por autogamia sin que haya una reducción severa en su adecuación y, en el primero, según estos autores, la planta sale beneficiada si se reproduce por autogamia.

No se produjeron frutos por agamosperimia ni en las flores bajo el tratamiento control por emasculación. En el primer caso, observamos que *T. pavonia* no tiene mecanismos hormonales a través de los cuales pueda producir semillas en ausencia de polen. Por otro lado, se esperaba que en el caso del tratamiento control por emasculación, se produjeran frutos con polen de diferentes individuos, lo cual no sucedió. Es probable que esto se deba a que la atracción de los polinizadores al estigma está fuertemente ligada a la presencia de las anteras, lo que sugiere que la presencia de néctar en los tépalos internos en la copa no es suficiente para atraer a los visitantes. Otro factor a considerarse es la posibilidad de que la

capacidad reproductiva de una flor se vea reducida al efectuarse la emasculación. Para evitar lo anterior, se podrían realizar experimentos teniendo un tratamiento control por emasculación con autopolinización asistida, así como por polinización cruzada asistida. Además, podrían implementarse ensayos controlados con distintos vectores naturales (como las abejas melíferas) enfocados a encontrar evidencias de polinización cruzada en esta población.

Al observar los valores de *seed-set*, concluimos que la mayoría de los visitantes no llevan a cabo un transporte activo de polen, ya que esta medida es un reflejo de la calidad de la polinización (Ågren, 1996). Es probable que estos visitantes acudan a la planta en busca de néctar (como los brúquidos, el díptero, las mariposas y los colibríes), tejidos florales (como *S. purpurascens*), presas (como las arañas), o sitios de reposo (para las hormigas y las chinches). Dentro del marco de estas interacciones, se podría presentar posiblemente una polinización accidental.

Aún falta conocer otros aspectos de la biología de *T. pavonia*. En este marco, las poblaciones silvestres de la Reserva del Pedregal pueden ofrecernos un sistema de estudio ideal para estudiarlos. Sin embargo, es necesario proteger estas poblaciones del significativo saqueo al que son sujetas.

## 6. PERSPECTIVAS DE ESTUDIO

Desde mi perspectiva, se proponen los siguientes estudios que podrían clarificar aspectos de la biología y la ecología de esta especie.

1. Identificar al polinizador efectivo, capturando a los visitantes y examinando la carga, el tipo y la procedencia del polen.
2. Aplicar tratamientos que permitan dilucidar si *T. pavonia* presenta naturalmente un sistema reproductivo mixto.
3. Comparar el sistema reproductivo con otras poblaciones para examinar si se presentan diferencias interpoblacionales.
4. Evaluar el nivel de polinización cruzada, por ejemplo, con el índice de Cruden de polen-óvulos (Dafni, 1992).
5. Evaluar las distancias de transporte y flujo de polen.
6. Analizar y manipular el tipo de recompensas florales que ofrece *T. pavonia* a sus visitantes para evaluar el papel que éstas juegan en el sistema reproductivo.
7. Realizar estudios embriológicos para conocer la inversión de recursos que se asigna al desarrollo de la planta.
8. Evaluar los umbrales de condiciones bajo los cuales responde la emergencia y la floración de *T. pavonia*.

## LITERATURA CITADA

- Ågren, J. (1996) Population size, pollination limitation, and seed-set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology*, 77(6): 1779-1790
- Allard, R. W. (1999) *Principles of Plant Breeding*. John Wiley and Sons, Nueva York, 254 pp.
- Álvarez-Buylla, E.R. (2002) La diversidad de las formas vegetales, variaciones sobre un mismo tema. *Ciencias*, 65: 18-28
- Álvarez, J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Cassasola, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar y A. Valiente (1986) Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Ángel. Cuadernos de Ecología No. 1. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Anaya M., C.A. (1999) Variación temporal de los niveles de herbivoría de las Compositae de la Reserva del Pedregal de San Ángel (México). Tesis profesional. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 76 pp.
- Barret, S.C.H. (1998) The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science*, 3: 335-341
- Boch, J., J. Retana y X. Cerdá (1997) Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia*, 109: 583-591.
- Bock, J. H. y Y. B. Linhart (1989) *The Evolutionary Ecology of Plants*. Westview Press, San Francisco, 350 pp.
- Brown, A. H. D. (1990) Genetic characterization of plant mating systems. En: *Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources* (ed. por A. H. D. Brown, M. T. Clegg, A. L. Kahler y B. S. Weir). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 145-162.
- Brown, A. H. D., S. C. H. Barrett y G. F. Moran (1985) Mating system estimation in forest

- trees: models, methods and meanings. En: *Population Genetics in Forestry* (ed. por H. R. Gregorious). Springer Verlag, Nueva York, pp. 32-49.
- Carrillo O., A. y M. E. C. Engleman (2002) Anatomía de la semilla de *Tigridia pavonia* (Iridaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 70: 67-77.
- Castillo-Argüero, S., P. Guadarrama-Chávez, Y. Martínez-Orea, G. Montes-Cartas, O. Núñez-Castillo, M. A. Romero-Romero e I. Sánchez-Gallén (2004) Dinámica y conservación de la flora 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.
- Cano-Santana, Z. (1994) Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 198 pp.
- Celedón-Neghme, C., W. Gonzáles y E. Gianoli (2007) Cost and benefits of attractive floral traits in the annual species *Madia sativa* (Asteraceae). *Evolutionary Ecology*, 21(2): 247-257.
- César-García, 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). Facultad de Ciencias. Tesis profesional. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 105 pp.
- Charlesworth, D. y J.H. Willis (2009) The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics* 10: 783-796.
- Chittka, L., J.D. Thomson y N. Waser (1999) Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwiss*, 86: 361–377.
- Dafni, A. (1992) *Pollination Ecology: A Practical Approach*. *The Practical Approach Series: IRL Press*. Oxford University Press, Oxford, 272 pp.

- Darwin, C. (1862) *On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilised by Insects*. Murray, Londres, 350 pp.
- Darwin, C. (1877) *The effects of cross and self-fertilisation in the vegetable kingdom*. 482. John Murray, London, 482 pp.
- Domínguez, C. A. y R. Dirzo (1995) Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: Variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology*, 9(2): 204-216.
- Ehlers, B. K. y J. M. Olesen (2004) Flower production in relation to individual plant age and leaf production among different patches of *Corydalis intermedia*. *Plant Ecology*, 174(1): 71-78.
- Endress, P. K. (1999) Symmetry in flowers: Diversity and evolution. *International Journal of Plant Sciences*, 160 (6 Supl.).
- Faegri, K. y L. van der Pijl (1979) *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, Oxford, 291 pp.
- Fenster, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M.R. Dudash, y J. D. Thomson (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35: 375-403.
- Fishbein, M. y D. L. Venable (1996) Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology*, 77: 1061-1073.
- Free, J. B. (1970) The flower constancy of bumble bees. *Journal of Animal Ecology*, 39: 395–402.
- Futuyma, D. J. (1997) *Evolutionary Ecology*. Sinauer Associates, Stanford, 763 pp.
- García, E. (1988) *Modificaciones al sistema de Clasificación Climática de Köppen para Adaptarlo a las Condiciones Particulares de la República Mexicana*. Universidad



Nacional Autónoma de México, México, 71 pp.

Gentry, A.H. (1974) Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6 (11): 64-68.

Glover, B. J. (2007) *Understanding Flowers and Flowering: An Integrated Approach*. Oxford University Press, Oxford, 227 pp.

Goldblatt, P. y J. C. Manning (2008) *The Iris Family: Natural History and Classification*. Timber Press, Oregon, 336 pp.

Goodwillie, C., S. Kalisz y C. G. 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.

Gross, C.L. (1992) Floral traits and pollinator constancy: foraging by native bees among three sympatric legumes. *Australian Journal of Ecology*, 17: 67–74.

Harder, L. D. (2006) *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press, Oxford, 384 pp.

Harder, L. D. y S. C. H. Barrett (1996) Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. En: *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants* (ed. por D. G. Lloyd y S. C. H. Barrett). Thomson Publishing, Nueva York, pp. 140-190.

Hayden, D. (2002) Jardines botánicos prehispánicos. *Arqueología Mexicana*, 10(57): 18-23.

Heinrich, B., P.R. Mudge y P.G Deringis (1977) Laboratory analysis of flower constancy in foraging bumblebees: *Bombus ternarius* and *B. terricola*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2: 247–265.

Herrera, C. M. (1996) Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. En: *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-pollinated Plants*

- (ed. por D. G. Lloyd y S. C. H. Barrett). Thompson Publishing, Nueva York, pp. 65-88
- Herrera, C. M. y O. Pellmyr (2002) *Plant Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Wiley-Blackwell, Maden, 328 pp.
- Hill, P.S., P.H. Wells y H. Wells. (1997) Spontaneous flower constancy and learning in honey bees as a function of color. *Animal Behavior*, 54: 615–627.
- Ishii, H. S. y S. Sakai (2001) Effects of display size and position on individual floral longevity in racemes of *Narthecium asiaticum* (Liliaceae). *Functional Ecology*, 15(3): 396-405.
- Johnson, S. D. y A. Dafni (1998) Response of bee-flies to the shape and pattern of model flowers: Implications for floral evolution in a Mediterranean herb. *Functional Ecology*, 12(2): 289-297.
- Johnson, S. D. y K. E. Steiner (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(4): 140-143.
- Kalisz, S., R. H. Ree y R. D. Sargent (2006) Linking floral symmetry genes to breeding system evolution. *TRENDS in Plant Science*, 11(12): 1360-1385
- Kearns, C. A., D. W. Inouye y N. M. Waser (1998) Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology, and Systematics*, 29: 83-112
- Kudo, G. (2006) Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. En: *Ecology and Evolution of Flowers* (eds. L. D. Harder y S. C. H. Barret). Chippenham. Oxford University Press, pp. 139-158.
- Lloyd, D. G. (1980) Sexual strategies in plants. I. An Hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytologists*, 86: 69-70
- Lloyd, D. G. (1996) Preface. En: *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants* (ed. por D. G. Lloyd y S. C. H. Barrett). Thompson Publishing, Nueva York, pp. vii-xii.

- Lloyd, D. G. y S. C. H. Barrett (1996) *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants* (eds. D. G. Lloyd y S. C. H. Barrett). Thompson Publishing, Nueva York, 424 pp.
- Lloyd, D.G. (1992) Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *Internacional Journal of Plant Science*, 153: 358-369
- Lyons, E. E., N. M. Waser, M. V. Price, J. Antonovics y A. F. Motte (1989) Sources of variation in plant reproductive success and implications for concepts of sexual selection. *The American Naturalist*, 134(3): 409-433.
- Mahoro, S. (2002) Individual flowering schedule, fruit set, and flower and seed predation in *Vaccinium hirtum* Thunb. (Ericaceae). *Canadian Journal of Botany*, 80: 82-92
- Mauseth, J. D. (2003) *Botany: An Introduction to Plant Biology*. Jones and Bartlett Learning, Sudbury, Mass., 848 pp.
- Mendez, M. y A. Diaz (2001) Flowering dynamics in *Arum italicum* (Araceae): relative role of inflorescence traits, flowering synchrony, and pollination context on fruit initiation. *American Journal of Botany*, 88(10): 1774-1780.
- Molseed, E. (1970) *The genus Tigridia (Iridaceae) of Mexico and Central America*. University of California Publications in Botany vol. 34., University of California Press, Berkeley, 126 pp.
- Ollerton, J. (1998) Sunbird surprise for syndromes. *Nature*, 394: 726-727
- Parra-Tabla, V. y C. F. Vargas (2007) Flowering synchrony and floral display size affect pollination success in a deceit-pollinated tropical orchid. *Acta Oecologica*, 32(1): 26-35.
- Pallardy, S .G., y T. T. Kozlowski (2008) *Physiology of woody plants*. Academic Press, Burlington. 454 pp.
- Porcher, E. y R. Lande (2005) The evolution of self-fertilization and inbreeding depression

- under pollen discounting and pollen limitation. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(3): 497-508.
- Rambuda T. D. y S. D. Johnson (2004) Breeding systems of invasive alien plants in South Africa: does Baker's rule apply? *Diversity and Distributions*, 10: 409-416
- Rathcke, B. y E. P. Lacey (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology, and Systematics*, 16(1): 179-214.
- Richards, A.J. (1986) *Plant breeding systems*. Chapman and Hall, Londres. 529 pp.
- Rodríguez A., L. Ortiz-Catedral y E. Heaton (2003) Tres nuevas localidades de tigridias endémicas de México *Tigridia bicolor*, *T. matudae* y *T. van Houttei* ssp. *Roldanii*. *Acta Botanica Mexicana*, 62: 1-8.
- Rojo, A. y J. Rodríguez (2002) *La flora del Pedregal de San Ángel*. Instituto Nacional de Ecología, México, 96 pp.
- Rzedowski, J. (1981) *Vegetación de México*. Limusa, México, 432 pp.
- Rzedowski, G. C., y J. Rzedowski (2005) *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Instituto Nacional de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, 1406 pp.
- Siebe, C. (2000) Age and archaeological implications of Xitle volcano, Southwestern Basin of Mexico-City. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 104(1-4): 45-64.
- Sprengel, C. K. (1793) *Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. J. Cramer and H.K. Swann, Lehre, Weldon Wesley (1972), Nueva York.
- Schemske, D. W., B. C. Husband, M. H. Ruckelshaus, C. Goodwillie, I. M. Parker, J. G. Bishop (1994) Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75: 584-606.
- StatSoft, Inc. (2007) *Statistica* ver. 8.0. Tulsa, Ok.

- Stebbins, G.L. (1970) Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. 1. Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 1: 307-326.
- Strauss, S. Y. (1997) Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology*, 78(6): 1640-1645.
- Tcherkez, G. (2004) *Flowers: Evolution of the Floral Architecture of Angiosperms*. Science Publishers, Enfield, 182 pp.
- Traveset, A. V. (1991) Ecology of plant reproduction: Mating systems and pollination. En: Handbook of functional plant ecology. (eds. F. I. Pugnaire y F. Valladares). CRC Press, Nueva York, pp. 545-576.
- Vázquez G., L.M., T.H. Norman M. y M. del C. Corona R. (2001a) *Oceloxóchitl* *Tigridia pavonia* (L.F.) DC. Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, 69 pp.
- Vázquez G., L.M., A.A. Przybyla, E. De la Cruz T., H. Navarro y G. Torres R. (2001b) Morphological description of nine botanical varieties of *Tigridia pavonia*. *Journal of Applied Botany*, 75(1): 14-19.
- Vogel, S. (1996) Christian Konrad Sprengel's theory of flower: The cradle of floral ecology. En: *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants* (ed. por D. G. Lloyd y S. C. H. Barrett). Thompson Publishing, Nueva York, pp. 44-62
- Vogler D.W. y S. Kalisz (2001) Sex among the flowers: The distribution of plant mating systems. *Evolution*, 55(1): 202-204.
- Waser, N. M., L. Chittka, M. V. Price, N. M. Williams y J. Ollerton (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77(4): 1043-1060.
- Wells, P.H. y H. Wells. (1986) Optimal diet, minimal uncertainty and individual constancy in the foraging of honey bees, *Apis mellifera*. *Journal of Animal Ecology*, 55: 375-384.

Zapata, T. R. y M. K. Arroyo (1978) Plant reproductive ecology of a secondary deciduous forest in Venezuela. *Biotropica*, 10: 221-230.

Zar, J. (1999) *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, N.J., 663 pp.