

# Sistema reproductivo y visitantes florales de *Zephyranthes carinata* Herb (Asparagales: Amaryllidaceae)

Argueta-Guzmán Magda P<sup>1</sup>, Barrales-Alcalá Diego A<sup>1</sup>, Galicia-Pérez Aldanelly<sup>1,2</sup>, Golubov Jordan<sup>1\*</sup> & Mandujano María C.<sup>2\*</sup>

## Resumen

El estudio de la morfometría floral puede proporcionar información acerca del sistema reproductivo de las especies, parte inicial para el conocimiento de los factores que determinan fases sucesivas de su ciclo de vida. En plantas de ecosistemas áridos, el aspecto de la biología de las plantas perennes con un periodo de floración de poca duración es un campo aún poco estudiado. Un ejemplo de lo anterior es *Zephyranthes carinata*, la cual es una especie herbácea perenne nativa de México, con alta presencia en el estado de Querétaro. Se estudió su patrón de distribución espacial, el sistema reproductivo y la eficiencia de los polinizadores de una población de esta especie localizada en Cadereyta de Montes, Querétaro, México. El censo de individuos se realizó dentro de un área de 300 m<sup>2</sup>, correspondiente al parche de mayor extensión con presencia de la *Z. carinata*, asimismo, fueron registrados los visitantes florales de 30 individuos. Se llevó a cabo un conteo de óvulos y polen, para el cálculo del índice de limitación por polen se realizó un experimento de polinización consistente en la cruce por extra polen en 30 individuos. En 70 individuos se obtuvieron datos de la morfometría floral para la determinación del Índice de entrecruza (Outcrossing Index), así como la relación Polen/Óvulo. Los resultados indican que la distribución espacial de la especie es agregada. El sistema de apareamiento es por xenogamia facultativa y se detectó la existencia de un desarrollo de semillas limitado por polen.

**Palabras clave:** Índice de Cruden, limitación por polen, morfometría floral, polinización, xenogamia.

## Abstract

Floral morphology studies can provide information on the reproductive system of plant species, and provide insight of the factors that determine successive phases of its life cycle. In plants found in arid environments, floral biology has not been studied extensively, especially those with short flowering seasons such as *Zephyranthes carinata* are poorly known. *Z. carinata* is a perennial herbaceous species native to Mexico, commonly found in the state of Queretaro. We studied the spatial distribution pattern, the reproductive system and the pollinator's efficiency in a population found within the premises of the "Ing Manuel González de Cosío" Regional Botanical Garden of

<sup>1</sup> Laboratorio de Taxonomía y Sistemática Vegetal de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco. \*Autor de correspondencia: gfgjordan@correo.xoc.uam.mx

<sup>2</sup> Laboratorio de Genética y Ecología del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México. \*Autor de correspondencia: mcmandu@miranda.ecologia.unam.mx

Cadereyta de Montes, Querétaro. We conducted a census of individuals within an area of 300 m<sup>2</sup>. Floral visitors were recorded from 30 individuals and floral attributes measured on 70 individuals to obtain the outcrossing index and P/O ratios. Pollination experiments were carried out which involved pollination of 30 individuals using extra pollen to calculate the Pollen Limitation Index (*L*). Individuals were spatially aggregated, with facultative xenogamy as their reproductive system and a clear pollen limitation in seed development.

**Key words:** Cruden Index, floral morphometry, pollen limitation, pollination, xenogamy.

## Introducción

En los ecosistemas áridos las plantas han desarrollado cambios morfológicos y fisiológicos para amortiguar las condiciones limitantes de los desiertos, por ejemplo, las espinas, la succulencia, la microfilia, las raíces freatófitas y el metabolismo ácido de las crasuláceas (Hernández 2006). No obstante, la diversidad de estrategias adaptativas es tan vasta, que en las zonas áridas también pueden encontrarse plantas herbáceas perennes las cuales, han desarrollado órganos subterráneos como los bulbos para evadir el estrés hídrico. Esto lo logran gracias al poco gasto energético invertido en el periodo de floración, la formación de frutos y la propagación de semillas. Un ejemplo de este fenómeno es *Zephyranthes carinata* (Amaryllidaceae), una planta herbácea nativa de México, en la que durante su historia de vida la parte vegetativa es muy breve y corresponde a su ciclo reproductivo.

Dentro de este contexto, es preciso diferenciar entre un sistema de apareamiento y un sistema reproductivo, ya que tradicionalmente el sistema reproductivo se define como los caracteres reproductivos que determinan los patrones de cruzamiento en los organismos, es decir, quién se cruza con quién y cómo lo hacen (Barrett & Eckert 1990; Vogler & Kalisz 2001), mientras que, el sistema reproductivo se refiere a la forma

en que se encuentran acomodadas espacial y temporalmente las estructuras reproductivas masculinas y femeninas dentro de los individuos de una población (Darwin 1877). Ornduff (1969) sostiene que la disposición de los verticilos reproductivos en una planta, así como las variaciones en el tamaño de sus estructuras a través del tiempo han determinado la evolución de los sistemas reproductivos en las mismas, buscando la reducción del costo energético por flor al facilitar la autopolinización. En cuanto a la relación polen/óvulo, se ha señalado que los organismos xenógamos producen una mayor cantidad de granos de polen que las especies autógamias (Baker 1967; Cruden 1973; Gibbs *et al.* 1975).

Considerando lo anterior, Cruden (1977) propone que la evolución de los sistemas reproductivos de las plantas se ve acompañada por un decremento en la relación polen/óvulo por flor; e indica a la hercogamia, la dicogamia y a la apertura corolar como caracteres esenciales en la determinación de los sistemas de apareamiento de las especies como son la cleistogamia, la autogamia, la autogamia facultativa, la xenogamia y la xenogamia facultativa.

Webb y Lloyd (1986) proponen a la hercogamia como estrategia evolutiva promotora de la entrecruza y junto a Brantjes y Bos (1980) mencionan que en diversas especies de la familia Amaryllidaceae,

este sistema reproductivo promueve que los visitantes florales tengan una mayor posibilidad de contacto con la superficie estigmática que con las anteras. Para el género *Zephyranthes* se ha reportado que las especies cuyo estilo es más largo que los estambres no realizan autopolinización (Broyles & Wyatt 1991).

Para la mayoría de las angiospermas, en especial aquellas que son xenógamas, los polinizadores juegan un papel fundamental en su reproducción ya que a través de su interacción permiten el intercambio genético. En el caso de *Zephyranthes carinata*, al ser una especie cuyo desarrollo de vida aérea activa es muy corto, se espera que sus polinizadores sean generalistas, de manera que no presenten una asociación específica con las flores, promoviendo así la existencia de limitación por polen.

Debido a lo expuesto, el objetivo de la presente investigación fue identificar el sistema reproductivo de *Zephyranthes carinata*, a través de los datos morfométricos de sus verticilos sexuales, tratamientos de polinización mediante polen suplementario. Al mismo tiempo, se determinaron los visitantes florales y la existencia de limitación por polen de esta especie.

## Material y Métodos

### Especie y sitio de estudio

*Zephyranthes carinata* Herb (1825), es una planta fácilmente reconocible por su bulbo de más de 3.5 cm de diámetro, escapo floral color rojo oscuro, tallo de 10 a 15 cm de largo, bráctea lila oscuro de 35 a 50 mm de longitud siempre más larga que el pedicelo. El perigonio es largo, de color rosa con un tubo de más de 20 mm de largo. Los tépalos miden en promedio 60 mm de largo y 15 - 20 mm de ancho.

Las anteras son erectas, amarillas de entre 15 - 22 mm de extensión; el estilo mide 50 a 60 mm de largo, presenta tres lóbulos cortos de 1.5 a 2 mm de largo (Fernández-Alonso & Groenendijk 2004) (Foto 1 y 2).

El género *Zephyranthes* posee 65 especies descritas (Greizerstein 1987) que presentan una amplia distribución en el Continente Americano, en altitudes que van desde nivel del mar hasta los 3400 m snm (Rzedowski 2006). De éstas, *Z. carinata* se encuentra con mayor abundancia en zonas áridas y semiáridas, como en el desierto Queretano-Hidalguense.

El estudio se realizó en dos distintas temporadas, una del 25 al 28 de junio de 2012 y otra del 22 al 23 de mayo de 2013, en el área silvestre del Jardín Botánico Regional del municipio de Cadereyta de Montes, "Ing. Manuel González de Cosío" (Foto 3), en el estado de Querétaro. La zona pertenece a la provincia florística Zona Árida Queretano-Hidalguense (Rzedowski 2006), conocida como semidesierto queretano del extremo sur del desierto Chihuahuense y se localiza entre los 20° 41' 15.8" latitud Norte y los 99° 48' 17.7" latitud Oeste, a una altitud de 2046 m snm. La vegetación natural corresponde a un matorral xerófilo crassicaule. El clima es de tipo BS1 kw (w), semiseco templado con lluvias en verano, temperatura anual entre 12 °C a 19 °C y la precipitación promedio es de cerca de 550 mm al año. El suelo es de origen volcánico y se presenta como una mezcla de vertisol pélico y feozem háplico.

### Determinación del patrón de distribución espacial de *Z. carinata*

Se censaron todos los individuos dentro de un área de 300 m<sup>2</sup>, a través de transectos (Bullock 2007) para determinar el patrón de distribución de la especie mediante el método de Hopkins y Skellam (1954):

$$I_h = h/(1+h)$$

Dónde:

$h$  corresponde al valor estadístico de Hopkins:

$$h = \frac{\sum(X_i^2)}{\sum(r_i^2)}$$

Y:

$X_i$  = Distancia del punto  $i$  al organismo más cercano.

$r_i$  = Distancia del organismo  $i$  al vecino más cercano.

### Morfometría floral: Índice de entrecruza

Se midieron los verticilos florales de 70 individuos seleccionados al azar de *Z. carinata* dentro del jardín botánico (Fig. 1). Con éstos se calculó el índice de entrecruza OCI (Outcrossing Index) propuesto por Cruden (1977), el cual permite conocer el sistema de apareamiento de la especie mediante la suma de los valores asignados en las siguientes categorías: apertura corolar promedio, hercogamia y dicogamia (Cuadro 1),

donde la segunda es la barrera espacial de separación antera-estigma y la última consiste en la maduración diferencial de los verticilos florales; denominándose protandria cuando el androceo es el primero en madurar y protoginia cuando el gineceo es el primero en hacerlo. La madurez del androceo se midió a partir de la dehiscencia de las anteras y la del gineceo a través de observaciones directas de la receptividad estigmática, siguiendo el método de Osborn *et al.* (1988).

Una vez calculado el índice de entrecruza, los valores obtenidos se compararon con los establecidos por Cruden (1977), cuando la especie es xenógama obligada el valor de OCI corresponde a 4, por su parte, si es xenógama facultativa el valor de este índice será a 3.

Por otro lado, si la especie presenta un OCI de 1 se considera como autógena obligada. Finalmente, las especies autógenas facultativas son aquellas en las que el valor de este índice corresponde a 2.

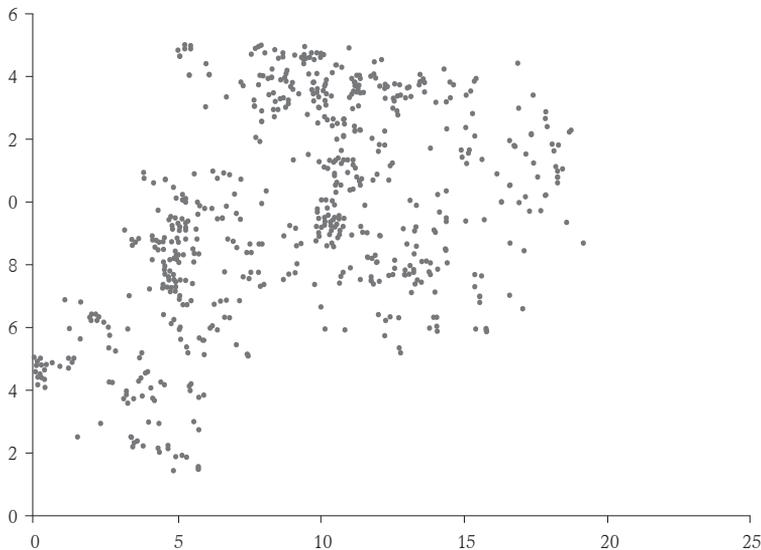


FIGURA. 1. Distribución espacial de individuos de *Zephyranthes carinata* que emergieron en la temporada lluviosa del 26 a 28 de Junio de 2012 en Cadereyta, Querétaro, México. El valor estadístico de Hopkins indica que la población está agregada.

Magda Argueta



Magda Argueta



FOTO 2. Vista frontal de la flor de *Zephyranthes carinata* en el Jardín Botánico Regional “Manuel González Cosío” de Cadereyta de Montes, Querétaro.

FOTO 1. Vista lateral de *Zephyranthes carinata* en floración.

FOTO 3. Área de estudio dentro del Jardín Botánico Regional “Manuel González Cosío” de Cadereyta de Montes, Querétaro.

Magda Argueta



CUADRO 1. Criterios florales para la determinación del índice de entrecruza (OCI) propuesto por Cruden (1977). La suma de los valores de OCI obtenidos en las tres categorías determina el sistema reproductivo de la especie.

Abertura de la corola	1 mm	0
	1-2 mm	1
	2-6 mm	2
	> a 6 mm	3
Hercogamia	Si	1
	No	0
Dicogamia	Homogamia o protoginia	0
	Protandria	1

Complementario al índice de entrecruza, se calculó la relación polen/óvulo por individuo. Se realizó el conteo de óvulos de las tres cavidades ováricas de 53 flores. Para la obtención del número promedio de granos de polen por flor, se colectaron en tubos eppendorf (preparados con 0.5 ml de alcohol etílico al 80%), 13 anteras sin dehiscencia del primer día de floración. Posteriormente, se realizó el conteo de estas estructuras en el Laboratorio de Taxonomía y Sistemática Vegetal de la Universidad Autónoma Metropolitana – Xochimilco.

En la Tabla 2 se muestra la correspondencia de los sistemas reproductivos florales con las categorías OCI antes mencionadas y establecidas por la relación polen/óvulo.

#### Índice de limitación por polen

Se realizaron tratamientos de polinización de polen suplementario a 31 flores, consistentes en la aplicación manual de polen a individuos con el estigma receptivo. Este polen provino de más de diez flores de parches diferentes. Las flores polinizadas se dejaron expuestas a la



polinización natural. A la par se tuvo un lote control de 48 flores, las cuales fueron expuestas a polinización natural.

Cuando todas las flores completaron el periodo de antesis floral se protegieron de forma individual con bolsas de tela de 5 x 4 cm para asegurar la recolecta de las semillas (Foto 4). Los frutos de los tratamientos se colectaron y se contabilizó el número de semillas producidas por flor y su germinación. Una semilla germinada se consideró con la emergencia de la radícula.

El índice de limitación por polen se obtuvo de acuerdo a Larson & Barrett (1999), quienes proponen el cálculo del porcentaje promedio de semillas desarrolladas por polinización manual (polen suplementario) y por polinización abierta (control):

$$L = 1 - (P_o/P_s)$$

Dónde  $P_o$  es el porcentaje de semillas formadas *seed set* por el grupo control y  $P_s$  es el *seed set* producido por el tratamiento de polinización suplementaria, y en donde  $L = 0$  indica que no existe limitación por polinización en la población estudiada (Larson & Barrett 1999).

Se germinaron las semillas producidas por ambos tipos de polinización dentro de cajas petri con agar nutritivo al 1% dentro de una cámara ambiental (Lab-Line®) con fotoperio-

do controlado, 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad, a temperatura constante de 25 °C durante la simulación diurna y a 16 °C durante la simulación nocturna. La humedad relativa se controló al guardar las cajas de petri en bolsas de polietileno transparentes y herméticas. Se utilizaron 15 repeticiones por tratamiento y un grupo control de cajas de petri envueltas en papel aluminio para evaluar si las semillas eran fotoblásticas.

Para en análisis estadístico de los datos obtenidos, se utilizó el programa estadístico R (R Core Team, 2013), donde se realizó una desviación típica residual y un análisis de varianza, con distribución tipo Poisson para los datos del número de semillas producidas en control y polen suplementario. De igual forma, este mismo modelo se aplicó a los datos de las semillas germinadas en oscuridad y en presencia de luz, mientras que, para el análisis de germinación de semillas de polen suplementario y control, se realizó una proporción de germinación con variables explicativas en proporción, donde el tipo de distribución de la varianza fue binomial (Crawley 2007).

### Visitantes florales y marcha floral

A una muestra de 36 flores se les midió el diámetro de la corola cada hora, desde las 09:00 horas hasta las 17:00 horas, usando un vernier

CUADRO 2. Sistemas de apareamiento de acuerdo al índice de entrecruza (OCI) de Cruden (1977) y a la relación polen/óvulo.

Sistema reproductivo	OCI	Relación P/O (promedios)
Cleistógamo	0	4.7:1
Autógamo	1	27.7:1
Autógamo facultativo	2	168.5:1
Xenógamo facultativo	3	796.6:1
Xenógamo obligado	4	5859.2:1

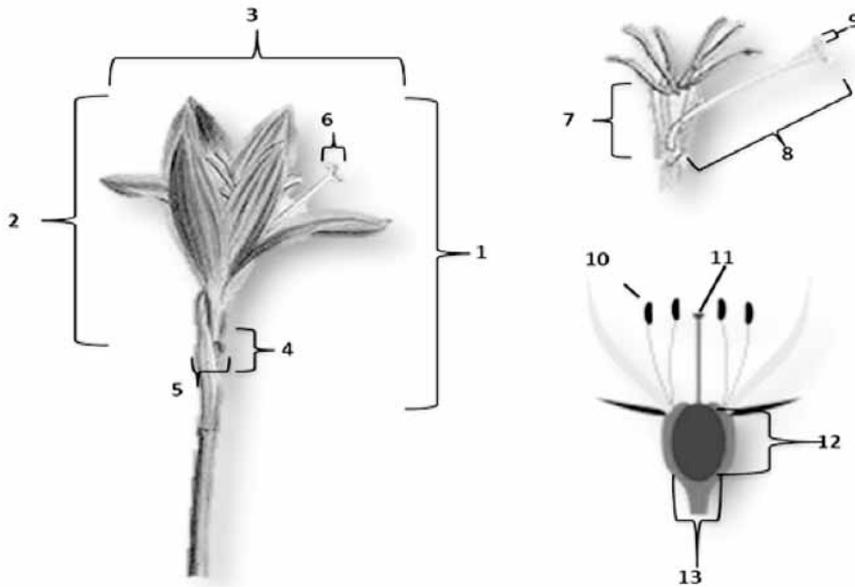


FIGURA 2. Morfometría tomada: 1. Altura total de la flor (cm). 2. Alto del perianto (cm). 3. Ancho del perianto (cm). 4. Alto del pericarpelo (mm). 5. Ancho del pericarpelo (mm). 6. Distancia mínima antera-estigma (cm). 7. Longitud del estambre (cm). 8. Longitud estilo-estigma (cm). 9. Altura lóbulos del estigma (mm). 10. Número de anteras. 11. Número de lóbulos del estigma. 12. Ovario polar (mm). 13. Ovario ecuatorial (mm).

digital. Se observaron y colectaron de forma directa los visitantes florales en tres parches con 11 individuos de *Z. carinata* cada uno sumando un total de 33 flores. Este proceso se llevó a cabo en lapsos cíclicos de 20 minutos en cada parche floral. Los organismos colectados se fijaron en frascos etiquetados con alcohol al 70% para su posterior identificación en el laboratorio de la Colección Nacional de Arácnidos, del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Para la identificación de los visitantes florales se utilizaron las claves taxonómicas de Hanson y Gauld (2006) para Hymenoptera, Hull (1973) para Diptera, para Coleoptera y para Orthoptera, Borror y De Long (1971) y Ubick *et al.* (2009) para Araneae. Con los datos obtenidos para la marcha floral, se calculó la media estadística para representarlos en

una gráfica de dispersión junto a la abundancia de visitantes florales registrados.

## Resultados

### Patrón de distribución espacial

Se usaron 748 individuos para estimar el índice de agregación  $F_{(748,748), 0.975} = 1.1$ . El índice de Hopkins fue de 0.98 y el patrón de distribución espacial de la población fue agregado (Hopkins  $h = 60.4$ ) (Fig. 2) con un promedio de 2.49 ind/m<sup>2</sup> en los parches en donde se encuentra *Z. carinata*.

### Morfometría floral

A lo largo del año *Z. carinata* presenta un ciclo de vida aéreo muy breve, el cual se presenta pocos días después de comenzada



FOTO 4. Protección con bolsas de malla de las flores de *Zephyranthes carinata* después de realizar la polinización manual con polen suplementario.

la temporada de lluvias entre mayo y junio. Este ciclo aéreo corresponde a la etapa reproductiva y comienza con la generación de un tallo seguido por la floración, la cual dura un promedio de entre tres y cuatro días. Posteriormente, las flores se cierran y la maduración de los frutos en una cápsula dehiscente se realiza en alrededor de 15 días. Las semillas producidas presentan una testa de color negro brillante, con morfología lacrimiforme (forma de lágrima), son planas y su germinación bajo condiciones de laboratorio ocurre al tercer día.

La altura promedio de la flor corresponde a 7 cm (0.11 EE), la longitud promedio del estambre sin anteras es igual a 1.5 cm (0.020 EE) y la longitud promedio estilo estigma es 3.77 cm (0.047 EE; ver Cuadro 3).

Tras el cálculo del Índice de Cruden (1977) se obtuvo un valor OCI igual a 3, lo cual aunado a la relación polen/óvulo obtenida (P/O = 1009:1), posiciona a *Z. carinata* como una especie xenógama facultativa (Cuadro 4).

El análisis de regresión lineal realizado para evaluar la asociación entre el ancho del perianto y la longitud del estambre no mostró relación estadística significativa ( $r^2 = 0.024$ ,  $t = 0.211$ ,  $\alpha = 0.05$ ), mientras que la de la abertura de la corola y la longitud del estilo sí presentó relación estadística significativa ( $r^2 = 0.083$ ,  $t = 0.211$ ,  $\alpha = 0.05$ ).

#### Visitantes florales y marcha floral

Entre la fauna asociada se encontraron un total de 648 visitantes florales, los cuales

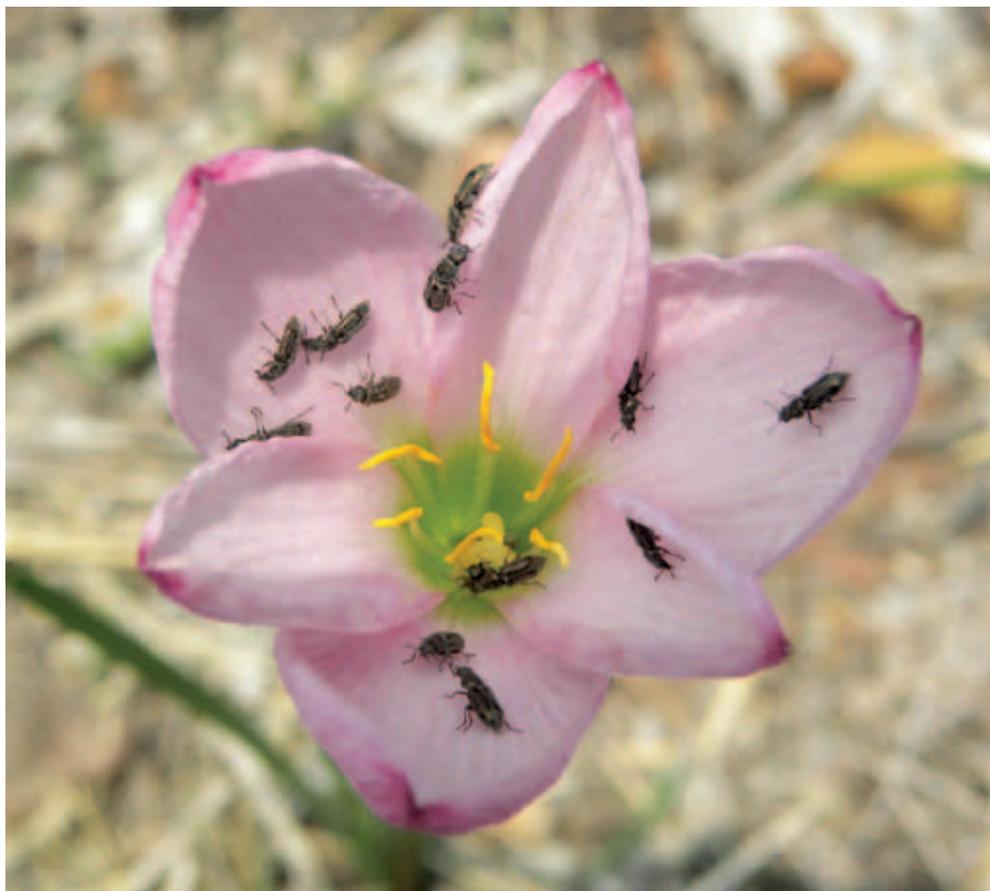


FOTO 5. Coleópteros de la subfamilia Dasytinae sobre los atributos florales de *Zephyranthes carinata*, su presencia registró el 86.3% de todas las visitas florales observadas.

se ubican en seis órdenes taxonómicos: Coleoptera (86.3%), Hymenoptera (12.2%), Diptera (0.9%), Lepidoptera (0.3%), Araneae (0.15%) y Orthoptera (0.15%).

Dentro del orden Coleoptera, 559 visitas florales registradas corresponden a la familia Melyridae, subfamilia Dasytinae (Foto 5); mientras que dentro de los dípteros, se encuentra la familia Bombyliidae, representada por el género *Xenos* sp. Los visitantes del orden Hymenoptera colectados pertenecen a la familia Apidae, Crabronidae y a la subfamilia Formicinae.

El representante del orden Orthoptera corresponde a la familia Tettigoniidae y el visitante del orden Araneae es de la familia Salticidae.

#### **Producción de semillas Índice de limitación por polen (L)**

Del promedio de 53 óvulos desarrollados por flor de *Z. carinata*, el número de semillas producidas en el tratamiento polen suplementario (promedio = 48  $\pm$  11) corresponde al 90.5% de lo esperado, en contraste con el promedio obtenido en el

CUADRO 3. Medidas florales de *Zephyranthes carinata* en Cadereyta, Querétaro, México. ( $N = 70$ , promedio y error estándar).

Parte medida	Promedio (cm)	E.E.
Altura de la flor (mm)	7.058	0.116
Alto del pericarpelo	0.592	0.013
Ancho del pericarpelo	0.366	0.011
Número Lóbulos del estigma	3	0
Distancia mínima antera-estigma	0.73	0.013
Número Estambres	3	0
Altura del perianto	5.564	0.085
Ancho del perianto	3.704	0.122
Altura lóbulos	0.069	0.002
Ovario ecuatorial	0.244	0.005
Ovario polar	0.512	0.008
Longitud Estambre (sin anteras)	1.545	0.020
Longitud Estilo-estigma	3.773	0.047

CUADRO 4. Categorías del índice de entrecruza (OCI) obtenidas basadas en el criterio de Cruden (1977).

Abertura de la corola	<b>OCI</b>	3
	Promedio	3.7 cm
Hercogamia	<b>OCI</b>	0
	Si	44.76%
	No	55.23%
Dicogamia	<b>OCI</b>	0
	Homogamia o protoginia	97.14%
	Protandria	2.85%

lote control (promedio =  $32 \pm 14$ ), cuya equivalencia es igual al 60.3%, por lo que el índice de limitación por polen ( $L$ ) calculado es el siguiente:

$$L = 1 - (60.3 / 90.5)$$

$$L = 0.33$$

La desviación residual con distribución tipo *Poisson* (parámetro de dispersión tomado como 1), mostró la existencia de diferencia estadística significativa entre las semillas producidas por flores con polen suplementario y las de flores del grupo control ( $Z = 11, P < 0.01$  gl = 78).

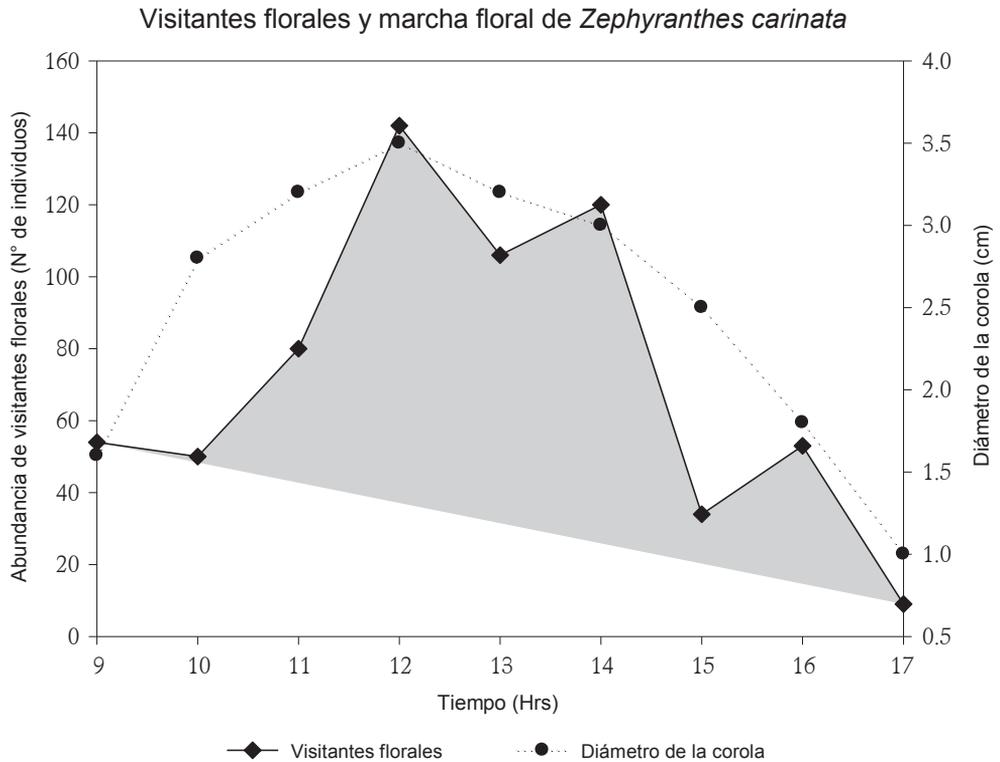


FIGURA 3. Diámetro promedio en cm por hora de la apertura de la corola en 36 flores de (Max = 3.5 cm y Min = 1 cm) en contraste con la abundancia de visitantes florales registrados por hora (Max = 142, Min = 9) en 33 flores de *Zephyranthes carinata* en la temporada reproductiva de Junio – Julio del 2012.

### Germinación

El porcentaje de semillas germinadas bajo condición de luminosidad fue del  $90\% \pm 1$ , mientras que el valor correspondiente para las semillas germinadas en oscuridad fue de  $93\% \pm 1$ ; sin embargo, no hubo diferencia significativa entre ambos tratamientos ( $Z = 0.16, P = 0.873, gl = 28$ ).

Del número de semillas producidas en el tratamiento por polen suplementario (promedio =  $48 \pm 11$ ) germinó el  $69.5\% \pm 3$  en contraste con el  $40.4\% \pm 3$  de germinación correspondiente al promedio de semillas producidas por el grupo control

(promedio =  $32 \pm 14$ ). El valor estadístico obtenido en el análisis de varianza entre las semillas germinadas del tratamiento polen por suplementario y las semillas germinadas del lote control ( $Z = 5.77, P < 0.01$ ), fue significativo al comparar la germinación de ambos grupos.

### Discusión

#### Patrón de distribución espacial

En especies no clonales como *Z. carinata* (Brown 1951), un patrón de distribución agregado implica la existencia de fuertes

interacciones entre los individuos y/o el medio (Leirana–Alcocer & Parra–Tabla 1999), una probable división heterogénea de los recursos (Couteron & Kokou 1997; Chen & Bradshaw 1999) o bien una dispersión limitada de semillas (Gibson & Menges 1994; Okuda *et al.* 1997; Clark-Tapia *et al.* 2005). Referente a las interacciones con el medio *Z. carinata*, al ser una planta cuya perennidad depende la mayor parte del año de un bulbo subterráneo sin parte aérea, debe aprovechar de la manera más eficiente posible su breve temporada reproductiva, por esta razón, el patrón de distribución agregada puede fungir como estrategia para la atracción del mayor número de visitantes florales durante la floración.

#### **Morfometría floral: Índice de entrecruza**

*Zephyranthes* es un género versátil que alberga especies con sistemas reproductivos que favorecen tanto la polinización cruzada como la autopolinización. La hercogamia juega un papel en la diversidad de sistemas reproductivos en *Zephyranthes* ya que de las especies con un estigma posicionado al mismo nivel que las anteras, Raina y Knosshoo (1971) reportan que cerca del 80% de las flores realizan autopolinización de forma natural, mientras que cuando el estigma mide de 5 a 15 mm más que las anteras, los sistemas reproductivos que promuevan la autopolinización no son posibles, favoreciéndose la polinización cruzada.

Dentro de los criterios evaluados para obtener el índice de entrecruza propuesto por Cruden (1977) es claro que el valor promedio correspondiente al diámetro de la corola (3.7 cm) favorece la entrecruza, pues permite la entrada de polinizadores de un individuo a otro, mientras que la homogamia dominante en la población

estudiada, facilita la autopolinización, pues ambos verticilos sexuales maduran de manera simultánea. Sin embargo los valores de hercogamia obtenidos dividen a la población aproximadamente a la mitad, ya que una parte de ellos (44.76%) no presenta ningún tipo de barrera espacial entre los verticilos sexuales; por otro lado el 55.23% de los individuos restantes presentan algún tipo de heterostilia, caracterizada porque el pistilo se encuentra localizado por encima de las anteras. Este fenómeno morfológico en la población ya había sido reportado por Brown (1951), quien describe a la especie con un estigma largo, curvado y con anteras muy distantes.

Las flores hermafroditas con poca hercogamia aumentan sus probabilidades de autopolinización y por lo tanto de endogamia, debido a que incrementan la interferencia polen-estigma. Por su parte, la polinización cruzada se promueve con diseños florales especializados (como las especies con polimorfismo estilar o heterostilia) y/o cuando la cantidad de néctar y polen destinadas a la atracción de polinizadores aumenta. Aunado a esto, la separación temporal (dicogamia) de las estructuras reproductivas, constituye una estrategia asociada a los sistemas reproductivos que promueven la polinización cruzada y evitan los efectos negativos de la endogamia, pues el impacto de dichos atributos florales influye en la diversidad genética poblacional (Holsinger 2000; Abarca & García 2007). Al respecto, en la literatura científica se ha propuesto que, tanto la autofecundación, como la fecundación cruzada, pueden ser puntos estables y alternativos en la evolución de los sistemas reproductivos (Ornduf 1969; Cruden 1977; Barret & Eckert 1990; Shemske & Lande 1985 citado por Abarca & García

2007), pero que la transición evolutiva más frecuente entre las estrategias reproductivas en las plantas es la transformación del sistema reproductivo xenógamo a sistemas predominantes de autopolinización (autogamia). No obstante, una combinación mixta espacio-temporal de las estructuras reproductivas en *Z. carinata* puede permitir que una proporción de la progenie sea producto de polinización cruzada y otra de autopolinización. Por lo tanto, admite las ventajas que se han propuesto para ambas estrategias reproductivas, ya que por una parte, la progenie de polinización cruzada posee las ventajas de la recombinación genética manteniendo una mayor variación útil ante los diversos cambios ambientales y ecológicos (Holsinger 2000). Por su parte, la progenie procedente de la autopolinización asegura el mantenimiento del genotipo parental, que en la mayoría de las ocasiones se encuentra bien adaptado a las condiciones ecológicas prevalecientes (Abarca & García 2007), además de que reduce el costo energético de la reproducción. De esta forma, una estrategia mixta como es el sistema xenógamo facultativo propuesto para *Z. carinata*, es conveniente y favorecida para la especie (Uyenoyama 2000), además de ser reportada con alta probabilidad de éxito reproductivo para el género (Raina & Knosho 1971).

### Visitantes florales y marcha floral

El método de muestreo que se utilizó tiene un sesgo en la diversidad de especies registradas, por lo que la abundancia estimada es sólo una aproximación. Pese a esto, la abertura máxima de la corola se registró al medio día con un valor de 3.5 cm, horario que correspondió al mayor registro de visitas florales.

Diversas especies de la familia Melyridae (Insecta: Coleoptera) han sido señaladas como polinizadores eficientes en angiospermas. Di Iorio (2004) e incluso Torreta *et al.* (2010) registran actividad reproductora de estos escarabajos dentro de las flores. De forma específica, Mawdsley (2003) señala la importancia de los escarabajos de la subfamilia Dasytinae (Coleoptera: Melyridae) como polinizadores, ya que, al presentar pubescencia y densas cerdas en los hélios, los granos de polen se adhieren fácilmente, para ser así transportados a otras flores. Sin embargo, la actividad observada de los coleópteros Dasytinae dentro de las flores de *Z. carinata*, sugiere más un efecto autopolinizador debido a que su conducta grupal (al menos 15 escarabajos por flor) fue territorial y su actividad no se centraba en un lugar específico, pues recorrían la flor por completo.

Los individuos adultos de la familia Bombyllidae (Insecta: Diptera) han sido reportados como polinizadores en flores de zonas áridas, mientras que las larvas son frecuentemente parasitoides de insectos pertenecientes a los órdenes Diptera, Orthoptera, Coleoptera, Lepidoptera, Neuroptera e Hymenoptera (Ávalos 2007). Durante el muestreo de los visitantes florales no se observaron larvas, pero si individuos adultos de esta familia, de tal forma que la actividad que realizan en las flores de *Z. carinata* se sugiere es polinizadora, a favor de la entrecruza, ya que los individuos no permanecían en una sola flor.

Dentro de la familia Apidae (Insecta: Hymenoptera) existen numerosas especies reportadas como polinizadoras de la familia Amaryllidaceae, atraídas principalmente por el olor y el color de las flores (Ramírez *et al.* 2002). Por la actividad observada en

las flores de *Z. carinata*, esta familia de abejas es promovedora de la entrecruza; mientras que la familia Crabronidae (Insecta: Hymenoptera), es un grupo vasto en especies depredadoras y parasitoides de insectos (Gazola & Garofalo, 2003) por lo que su actividad como visitantes florales puede formar parte de su estrategia de caza, como también podría ocurrir con la familia Salticidae (Arachnida: Araneae), cuya dieta es mayoritariamente carnívora (Almada & Medrano 2006).

La familia Tettigoniidae (Insecta: Orthoptera) forma parte del grupo de insectos masticadores de verticilos florales como parte de su dieta habitual. En la década de 1960 se consideró a Tettigoniidae plaga de algunos cultivos de angiospermas en la Unión Europea, incluida la familia Amaryllidaceae (Saliba 1963). En la actualidad, se ha reportado que estos saltamontes dañan poblaciones de orquídeas (Orchidaceae) y se sostiene su actividad florívora no polinizadora en angiospermas (Salazar 2009), de tal forma que su presencia en *Z. carinata* puede indicar una relación de depredación.

### Producción de semillas

La insuficiencia cuantitativa y cualitativa de granos de polen que intercepten al estigma y la limitación de recursos para la maduración de frutos y semillas, son mecanismos ecológicos que explican el por qué las angiospermas frecuentemente desarrollan pocas semillas a pesar de poseer una gran cantidad de óvulos (Bierzychudek 1981). Esta insuficiencia se ha denominado limitación por polen y se refleja directamente en la baja producción de semillas de un grupo control en contraste con la de grupos polinizados de forma suplemen-

taria. Larson y Barret (1999) señalan que especies autógamias presentan un bajo índice de limitación por polen ( $L = 0.16$ ) en comparación con sistemas xenógamos, donde el valor obtenido es mayor ( $L = 0.38$ ). Referente a esto el índice calculado para *Z. carinata* ( $L = 0.33$ ) concuerda con el reportado para especies xenógamas y es menor a lo reportado en la familia Amaryllidaceae ( $L = 0.5$ ) por lo que se sugiere la existencia de baja producción de semillas debido a limitación por polen, concordando con el bajo porcentaje de visitantes florales promovedores de la entrecruza observados durante el trabajo en campo.

### Germinación

Baskin y Baskin (1998) dividen el efecto de la luz sobre la germinación de semillas en tres grupos: 1) Las especies con requerimiento estricto de luz (fotoblastismo positivo), 2) aquellas que germinan de forma similar en luz y en oscuridad (fotoblastismo neutro) y 3) las que requieren oscuridad absoluta (no fotoblásticas). De esta forma las semillas de *Z. carinata* corresponden al segundo grupo mencionado ya que el porcentaje de germinación en condiciones de luz y sombra no es estadísticamente significativo.

En cuanto a las diferencias estadísticas encontradas entre la germinación de semillas de *Z. carinata* del grupo control y del grupo polen suplementario, es posible que las obtenidas por este último grupo tengan mayor asignación de reservas energéticas que las del grupo control debido a que la capacidad biológica de germinación se encuentra determinada por la cantidad y calidad de los reservorios energéticos aportados a las semillas (Leishman *et al.* 2000, Brown *et al.* 2003).

La historia de vida de *Zephyranthes carinata* está comprendida por interacciones ecológicas que tienen lugar en una breve ventana de tiempo, determinándose así aspectos que son una mezcla de ventajas y desventajas pero que en conjunto le han permitido mantenerse en el ecosistema desértico, como su patrón agregado de distribución espacial, su sistema xenógamo facultativo de reproducción y su alto grado de limitación por polen para el desarrollo de semillas.

### Agradecimientos

Al Jardín Botánico Regional de Cadereyta de Montes Querétaro “Ing. Manuel González de Cosío” y a la Colección Nacional de Arácnidos del Instituto de Biología de la UNAM. Dos revisores anónimos por sus sugerencias.

### Literatura citada

- Abarca GCA & López VA. 2007. La estimación de la endogamia y la relación entre la tasa de fecundación cruzada y los sistemas reproductivos en plantas con flores: una interpretación de su significado evolutivo, páginas 183-213. En L Eguiarte, V Souza & X. Aguirre (ed.) *Ecología molecular*. INECOL. México.
- Almada M S & Medrano C. 2006. *Guía Didáctica de Arañas*. Museo Provincial de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino”. Santa Fe, Argentina.
- Ávalos HO. 2007. Bombyliidae (Insecta: Diptera) de Quilamula en el área de Reserva Sierra de Huautla, Morelos, México. *Act Zool Mex* **23**:139-169.
- Baker HG. 1967. The evolution of weedy taxa in the *Eupatorium microstemon* species aggregate. *Taxon* **16**:293-300.
- Barrett SCH & Eckert CG. 1990. Variation and evolution of mating systems in seed plants, páginas 229-254. En Shoichi Kawano (ed.). *Biological approaches and evolutionary trends in plants*. AP. London.
- Baskin CC & Baskin JM. 1998. *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. AP. San Diego, California.
- Bierzzychudek P. 1981. Pollen limitation of plant reproductive success. *Am Nat* **107**: 360-369.
- Borror DJ & De Long DM. 1971. *An introduction to the study of insects*. En Holt, Rinehart & Winston (ed.). New York.
- Brantjes NBM & Bos JJ. 1980. Hawkmoth behaviour and flower adaptation reducing self-pollination in two Liliiflorae. *New Phytol* **84**:139- 143.
- Brown J, Enright NJ & Miller B P. 2003. Seed production and germination in two rare and three common co-occurring *Acacia* species from southeast Australia. *Austral Ecol* **28**:271-280.
- Brown WV. 1951. Apomixis in *Zephyranthes texana*. *Am J Bot* **38**:697-702.
- Broyles BS & Wyatt R. 1991. The breeding system of *Zephyranthes atamasco* Amaryllidaceae. Vol. 118. *Bull of Torrey Botanical Club* **2**:37-140.
- Chen J & Bradshaw GA. 1999. Forest structure in space: a case study of an old growth spruce-fir forest in Changbaishan Natural Reserve, PR China. *Forest Ecol Manag* **120**:219-233.
- Clark-Tapia R, Alfonso-Corrado C, Eguiarte LE & Molina-Freaner F. 2005. Clonal diversity and distribution in *Stenocereus eruca* (Cactaceae), a narrow endemic cactus of the Sonoran Desert. *Am J Bot* **92**:272-278.
- Couteron P & Kokou K. 1997. Woody vegetation spatial patterns in a semi-arid savanna of Burkina Faso, West Africa. *Plant Ecol* **132**: 211-227.
- Crawley MJ. 2007. *The R Book*. Vol. 50. London. UK.

- Cruden RW. 1973. Reproductive biology of weedy and cultivated *Mirabilis* Nyctaginaceae. *Am J Bot* **60**:802-809.
- Cruden RW. 1977. Pollen-Ovule Ratios: A Conservative Indicator Of Breeding Systems In Flowering Plants. *Evolution* **31**:32-46.
- Darwin C. 1877. *The different forms of flowers on plants of the same species*. En John Murray (ed.). London.
- Di Iorio OR. 2004. Melyridae, páginas 175-179. En Cordo HA, Logarzo G, Braun K & Di Iorio OR. (eds.). *Catálogo de los insectos fitófagos de la Argentina y sus plantas asociadas*. Soc Entomo Arg. Buenos Aires Argentina.
- Fernández-Alonso JL & Groenendijk J. 2004. A new species of *Zephyranthes* Herb (Amaryllidaceae, Hippeastreae), with notes on the genus in Colombia. *Rev Acad Colomb Cienc* **28**:177-186.
- Gazola AL & Garofalo CA. 2003. Parasitic behavior of *Leucospis cayennensis* Westwood (Hymenoptera: Leucospidae) and rates of parasitism in populations of *Centris* (Heterocentris)  *analis* (Fabricius) (Hymenoptera: Apidae: Centridini). *J Kansas Entomol Soc* **76**:131-142.
- Gibbs PE, Milne C & Vargas-Carrillo M. 1975. Correlation between the breeding system and recombination index in five species of *Senecio*. *New Phytol* **75**:619-626.
- Gibson DJ & Menges ES. 1994. Population structure and spatial pattern in the dioecious shrub *Ceratiola ericoides*. *J Veg Sci* **5**: 337-346.
- Greizerstein EJ. 1987. Estudios cromosómicos en especies de *Zephyranthes* (Amaryllidaceae). *Darwiniana* **28**:169-186.
- Haig D & Westoby M. 1988. On limits to seed production. *Am Nat* **131**:757-759.
- Hanson PE & Gauld ID. (eds.). 2006. Hymenoptera de la Región Neotropical. *Mem Am Entomol Soc* **77**:1-994.
- Hernández HM. 2006. *La vida en los desiertos Mexicanos*. Fondo de Cultura Económica (ed.). México, D.F.
- Holsinger KR. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Proc Natl Acad Sci USA* **97**:7037-7042.
- Hopkins B & Skellam JG. 1954. A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Ann Bot* **18**:213-227.
- Hull FM. 1973. *Bee flies of the world: the genera of the family Bombyliidae*. Washington, DC.
- Larson BMH & Barrett SCH. 2000. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biol J Linn Soc* **69**:503-520
- Leirana-Alcocer J & Parra-Tabla P. 1999. Factor affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri*, and endemic cactus of coastal Yucatán, México. *J Arid Env* **41**:421-428.
- Leishman MR, Wright IJ, Moles AT & Westoby M. 2000. The Evolutionary Ecology of Seed Size, páginas 31-57. En Fenner, M. (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Cabi. Wallingford, England.
- Mawdsley JR. 2003. The importance of species of Dasytinae (Coleoptera: Melyridae) as pollinators in Western North America. *Coleopterist Bull* **57**:154-160.
- Okuda T, Kachi N, Yap SK & Manokaran N. 1997. Tree distribution pattern and fate of juveniles in a lowland tropical rain forest, implications for regeneration and maintenance of species diversity. *Plant Ecol* **131**: 155-171.
- Ornduff R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics *Taxon* **18**:121-123.
- Osborn MM, Kevan P G & Lane MA. 1988. Pollination biology of *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in Southern Colorado. *Plant Syst Evol* **159**: 85-94.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R

- Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raina NS & Khoshoo TN. 1972. Cytogenetics of tropical bulbous ornamentals. IX. Breeding systems in *Zephyranthes. Euphytica* **21**:317-323
- Ramírez S, Dressler RL & Ospina M. 2002. Abejas euglosinas (Hymenoptera: Apidae) de la región Neotropical: Listado de especies con notas sobre su Biología. *Biota Colombiana* **3**:7-118.
- Rzedowski J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital. <[http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx\\_Cont.pdf](http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf)>.
- Salazar CWJ. 2009. Descripción de problemas fitosanitarios en Orquídeas de dos ambientes: Zona protectora Cerros de la Carpintera y Orquídeario 25 de Mayo, Sabanilla de Montes de Oca. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias de la Tierra y el Mar, Escuela de Ciencias Agrarias. Heredia, Costa Rica.
- Saliba LJ. 1963. *Insect pests of crop plants in the Maltese Islands*. Plant Pathologist and Entomologist Department of Agriculture (ed.). Malta, UE.
- Bullock JM. 2007. Plants, páginas 186-212. En W. J. Sutherland (ed.). *Ecological Census Techniques a handbook*. Second. Cambridge University Press. New York.
- Torreta JP, Medan D, Roig AA & Montaldo HN. 2010. Visitantes florales diurnos del girasol (*Helianthus annuus*, Asterales: Asteraceae) en la Argentina. *Soc Entomol Argent* **69**:17-32.
- Ubik D, Paquin P, Cushing PE & Roth V. 2005. *Spiders of North America*. American Arachnological Society.
- Uyenoyama MK. 2000. The evolution of breeding system, páginas 300-316. En R. S. Singh, C. Krimbas, (ed.). *Evolutionary genetics from molecules to morphology*. Cambridge University Press. New York.
- Vogler DW & Kalisz S. 2001. Sex among the flowers: the distribution of plant mating systems. *Evolution* **55**:202-204
- Webb CJ & Lloyd DG. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zeal J Bot* **24**:163-178.