



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

**Centro Interdisciplinario de Investigación el Desarrollo Integral Regional
Unidad Oaxaca**

**Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de los Recursos Naturales
(Biodiversidad del Neotrópico)**

**Biología de la Reproducción de *Tillandsia prodigiosa*
(Lem.) Baker Bromeliaceae**

T E S I S

Para obtener el grado académico de:
Maestro en Ciencias

Presenta:
Guadalupe Jeanett Escobedo Sarti

Directoras:
Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro
Dra. Ivón Mercedes Ramírez Morillo

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México.

Noviembre 2007.



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO**

ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13.00 horas del día 9 del mes de Noviembre del 2007 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA)** para examinar la tesis de grado titulada:

Biología de la reproducción de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker Bromeliaceae

Presentada por la alumna:

Escobedo	Sarti	Guadalupe Jeanett
Apellido paterno	materno	nombre(s)

Con registro:

B	0	5	1	3	0	9
---	---	---	---	---	---	---

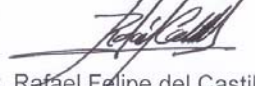
aspirante al grado de: **MAESTRO EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

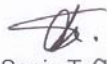
LA COMISION REVISORA
Directoras de tesis:


Dra. Demetria Martha Mondragón
Chaparro


Dra. Ivón Mercedes Ramírez Morillo


Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez


M. en C. Alejandro Flores Martínez


M. en C. Sonia Trujillo Argueta

LA PRESIDENTA DEL COLEGIO

Dra. María del Rosario Arnaud Viñas





INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día 9 del mes noviembre del año 2007, el (la) que suscribe **ESCOBEDO SARTI GUADALUPE JEANETT** alumno (a) del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro **B051309**, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección de la Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro y la Dra. Ivón Mercedes Ramírez Morillo y cede los derechos del trabajo titulado: "**Biología de la reproducción de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker Bromeliaceae**", al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección **Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**, e-mail: posgradoax@ipn.mx ó jescosar@hotmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.



INSTITUTO POLITÉCNICO
NACIONAL
CENTRO UNIDAD OAXACA

ESCOBEDO SARTI GUADALUPE JEANETT

RESUMEN

Se estudió la fenología reproductiva, el síndrome de polinización y sistemas de cruzamiento de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker, bromelia epífita y monocárpica endémica de México que habita bosques de encino-pino. El trabajo en campo se desarrolló de mayo de 2006 a mayo de 2007. Se estudió la fenología reproductiva en nueve individuos; se hicieron los análisis de morfología floral en 20 individuos y se llevó a cabo el experimento de sistemas de cruzamiento en 15 individuos en el invernadero del CIIDIR, Oaxaca y se estimó la eficiencia natural en su hábitat. La especie presenta un patrón de floración anual con una duración intermedia (noviembre a febrero). La producción de flores a nivel de individuo es constante de 19 ± 13 flores por día por 19 semanas. La formación de frutos se observó a las 15 semanas después de la floración, la maduración de los mismos se presentó nueve meses después, coincidiendo con la época de secas; la dispersión de semillas inicia en el periodo más seco y termina cuando empiezan las primeras lluvias. Se presenta un índice de sincronía individual de floración con sus co-específicos de 0.999. El síndrome de polinización que se sugiere es troquilogamia. Las flores presentaron protandria y hercogamia. En todos los tratamientos de sistemas de cruzamiento (autopolinización, polinización cruzada, polinización automática y agamospermia) hubo producción de frutos y semillas, siendo este el primer reporte de agamospermia para la familia Bromeliaceae. De acuerdo con el índice de cruzamiento (IOC) y la relación polen/óvulo, la especie se clasifica como autógena facultativa y xenógama facultativa. El índice de fertilidad fue de 1. El índice de autocompatibilidad de 1.028 y el índice de autogamia de 0.79. *Tillandsia prodigiosa* presenta un sistema de cruzamiento característico de hábitats con condiciones ambientales poco estables.

ABSTRACT

Reproductive phenology, pollination syndrome and breeding systems were studied for an epiphytic, monocarpic bromeliad, *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker. The study was carried out from May 2006 to May 2007. For reproductive phenology we monitored nine individuals; floral morphology was evaluated for 20 individuals; and 15 individuals were manipulated for experimental crosses in order to evaluate mating systems. All experiments were carried out at CIIDIR greenhouses, Oaxaca. Natural efficiency was evaluated in the field as well. *Tillandsia prodigiosa* showed an annual floral pattern with an intermediate duration (November to February). Flower production at individual level was constant (19 ± 13 flowers opening per day throughout 19 weeks). Fruit production began 15 weeks after flowering, fruit maturation occurred after nine months during dry season; seed dispersal initiated during the peak of the dry season and ended at the beginning of the rainy season. Individual synchrony index with respect to its co-specifics was 0.999. Pollination syndrome suggested was ornitophily (hummingbirds). Flowers were protandrus and herkogamous. All manipulated crosses (self pollination, automatic pollination, cross pollination and agamospermy) yielded fruits and seed, which is first report of agamospermy in the Bromeliaceae family. According to the crossing index (IOC) and pollen/ovule ratio, the species was classified as facultative autogamous and facultative xenogamos. Fertility index was equal to one, self compatibility index was 1.028 and autogamy index was 0.79. *Tillandsia prodigiosa* present mixed mating systems typical of species inhabiting unstable environmental conditions.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por permitirme seguir estudiando y mostrarme que cuando Dios abre una puerta nadie la cierra.

A mi mamá y mis hermanas por ser mis cómplices y amigas.

Al Dr. Vicente De la Cruz Santiago, por su apoyo verdadero, incondicional e invaluable para desarrollar mis estudios de maestría.

A la Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro, por **toda** su paciencia, por el tiempo que invirtió en mi, por darme la oportunidad de ser parte de su equipo de trabajo y por su apoyo, tanto para desarrollar la tesis como para realizar las tareas encomendadas en las clases de la maestría.

A la Dra. Ivón Mercedes Ramírez Morillo, por la asesoría y el material que me facilitó, ¡ah! y muchas gracias por su tiempo.

A los miembros del comité tutorial Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez, M. en C. Sonia Trujillo Argueta y M. en C. Alejandro Flores Martínez por la asesoría y por todos sus comentarios.

Al Dr. José Luis Chavéz Servia y al M. en C. José Antonio Santos Moreno, por su paciencia y por el apoyo que me brindaron para desarrollar los análisis de estadística.

A la M. en L. A. Elía García Méndez, por su amistad y apoyo.

A mis co-tesistas Sandra Colmenares Escobar y Carlos Fernández Ríos, muchas gracias por su apoyo para realizar la parte técnica de este trabajo tanto en campo como en laboratorio, por sus comentarios y sobre todo por su valiosa amistad.

A todos los que me acompañaron a realizar el trabajo de campo a Renato, Heidi, Neri, Israel, Verónica, Arturo y Javier.

A mis compañeros de generación y laboratorio, por su amistad y los ratos tan agradables juntos.

A CONACYT, por la beca (201796) que me otorgó para realizar los estudios de maestría.

Al Instituto Politécnico Nacional, que a través del Programa Institucional de Formación de Investigadores me dio la oportunidad de ser becaria PIFI durante mi estancia en el CIIDIR.

A la comunidad de Santa Catarina Ixtepejé, por permitirme realizar la tesis en su bosque.

DEDICATORIA

*“Bendice alma mía al Señor
y no olvides ninguno de sus beneficios,
El es quien te corona de favores y misericordias”
Salmos 103: 1*

A Dios por el don de la vida y por todo lo que incluye el paquete.

A la memoria de mi padre Alonso Xavier Escobedo Valdés, por tu amor y cuidado.

A mi mamá Marilú Yolanda Zarti García, por tu amor, cuidado y motivación, porque con ejemplos vivos enseñas que la fe en Dios más el esfuerzo, trabajo y dedicación son claves para alcanzar los sueños.

A mis hermanas Eve y Mari, por ser mis amigas y cubrirme siempre con su amor, ¡chicas llamadas a heredar bendición! ¡Son un regalo maravilloso!

A mi sobrino Alonso Ángel Escobedo (el único hasta el momento), quien es la bendición más grande del 2007.

A cada miembro de la familia Escobedo Valdés y la familia Sarti García, por su amor.

Al Dr. Vicente De la Cruz Santiago, por motivarme y apoyarme a seguir adelante con mi formación académica, por sus consejos, su paciencia y sobre todo su valiosa amistad.

Abreviaturas usadas

AGA	Agamospermia
AP	Autopolinización
PA	Polinización automática
GEI	Geitonogamia
PC	Polinización cruzada
PNC	Polinización natural en campo
PNL	Polinización natural en laboratorio
gl	Grados libertad
IAF	Índice de fertilidad
ISS	Índice de autocompatibilidad
IAS	Índice de autogamia
P/O	Relación polen/óvulo

ÍNDICE

RESUMEN	
ABSTRACT	
INTRODUCCIÓN	1
Objetivo general y objetivos particulares	2
ANTECEDENTES	3
<i>Tillandsia prodigiosa</i> (Lem.) Baker	4
Sitio de estudio	6
Referencias	8
CAPITULO I. FENOLOGÍA	
Introducción	10
Objetivo	16
Materiales y Métodos	16
Resultados	18
Discusiones y conclusiones	20
Referencias	23
CAPITULO II. SÍNDROMES DE POLINIZACIÓN Y SISTEMAS DE CRUZAMIENTO	
Introducción	26
Objetivos	41
Materiales y Métodos	42
Resultados	49
Discusiones y conclusiones	55
Referencias	58
DISCUSIÓN GENERAL	63
Referencias	67
CONCLUSIONES	70

ÍNDICE DE CUADROS

	Página
CAPÍTULO I FENOLOGÍA	
Cuadro 1. Porcentaje de individuos en floración por mes, más de un mes y total de duración para <i>Tillandsia prodigiosa</i> . (*± Desviación estándar).	19
CAPÍTULO II SÍNDROMES DE POLINIZACIÓN Y SISTEMAS DE CRUZAMIENTO	
Cuadro 1. Síndromes de polinización para las angiospermas en general.	29
Cuadro 2. Características de la flor y el comportamiento floral para determinar el OCI	38
Cuadro 3. Clasificación del índice de Cruden	38
Cuadro 4. Atributos morfológicos medidos en <i>Tillandsia prodigiosa</i> Lem. (Baker).	49
Cuadro 5. Coeficientes de correlación entre los tratamientos de sistemas de cruzamiento en <i>Tillandsia prodigiosa</i> Lem. (Baker).	51
Cuadro 6. Producción de frutos en los diferentes sistemas de cruzamiento en <i>Tillandsia prodigiosa</i> Lem. (Baker).realizados durante noviembre 2006 en el CIIDIR Oaxaca.	52
Cuadro 7. Diferencias de proporciones entre los tratamientos de agamospermia, autopolinización, polinización automática, polinización cruzada y polinización natural en campo, hechos en <i>Tillandsia prodigiosa</i> (Lem.) Baker con un intervalo de confianza del 95%; entre paréntesis los límites de las diferencias de proporciones.	52
Cuadro 8. Eficiencia natural de <i>Tillandsia prodigiosa</i>	53
Cuadro 9. Índice de fertilidad, autocompatibilidad y autogamia de <i>T. prodigiosa</i> .	54

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
ANTECEDENTES	
Figura 1. <i>Tillandsia prodigiosa</i> (Lem.) Baker	5
Figura 1. Localización del paraje el Cerezal en el municipio de Santa Catarina, Ixtepejí, en el estado de Oaxaca, México.	6
CAPÍTULO I FENOLOGÍA	
Figura 1. Calendario fenológico de <i>Tillandsia prodigiosa</i> en el Cerezal, temperatura y precipitación media mensual.	19
CAPÍTULO II SÍNDROMES DE POLINIZACIÓN Y SISTEMAS DE CRUZAMIENTO	
Figura 1. Patrón de producción y concentración total de azúcares promedio del néctar de <i>T. prodigiosa</i> .	50
Figura 2. Producción promedio de semillas por agamosperma, autopolinización, polinización automática, polinización cruzada y polinización natural en campo, en <i>Tillandsia prodigiosa</i> (Lem.) Baker.	53

INTRODUCCIÓN

Las epífitas son plantas que pasan al menos una parte de su vida posadas sobre otras plantas sin tener ningún contacto metabólico con su hospedero (Benzing 2000). Este tipo de plantas son importantes para el funcionamiento de los ecosistemas ya que incrementan la diversidad biológica, establecen numerosas interacciones con otros organismos e intervienen en los ciclos de nutrientes (Nadkarni y Solano 2002, Ospina-Bautista *et al.* 2004, Krömer *et al.* 2005).

Las epífitas se desarrollan en ambientes que se caracterizan por la baja estabilidad del sustrato, así como por una extrema carencia hídrica y nutrimental debido a la delgada cobertura del sustrato (García-Franco 1990 y Gravendeel *et al.* 2004); estas características han propiciado que este tipo de plantas hayan desarrollado estructuras especiales para adaptarse a un ambiente totalmente aéreo como las raíces trepadoras, metabolismo de las ácido crasuláceas (CAM), tricomas foliares peltados, hojas arrosadas en forma de tanque, raíces con velamen, parénquima acuoso, etc. (Benzing 1990).

Entre las adaptaciones desarrolladas dentro del epífitismo, están las relacionadas con los síndromes de polinización, así mismo la capacidad reproductiva expresada como la generación de colores, formas y recompensas (fragancias, polen, néctar, aceites) que favorecen la polinización por animales, entre ellos colibríes, palomillas nocturnas, abejas, murciélagos, entre otros (Akerman 1986, Krömer *et al.* 2006). Asimismo, han desarrollado el potencial de producir hijuelos y la producción de semillas con alta vagilidad (Benzing 2000).

Sin embargo, poco se sabe de los sistemas de cruzamiento de epífitas. La mayoría de los estudios de este tipo se han desarrollado en orquídeas (Johnson y Steiner 2000, Parra-Tabla y Vargas 2007). Dentro de las bromelias, la segunda familia con mayor número de especies epífitas, solamente se tiene conocimiento de alguna fase de su biología reproductiva, de aproximadamente el 15 % de especies epífitas y sólo en el 0.2 % se

conoce el patrón de floración, el síndrome de polinización y el sistema de cruzamiento que presentan.

Dado que el conocimiento de la biología floral (fenología floral y síndromes de polinización), así como de los sistemas de cruzamiento de las diferentes especies, son de suma importancia porque brinda una noción de los procesos evolutivos de las poblaciones en lo que respecta al intercambio genético, además del uso de los recursos por parte de los polinizadores (Ramírez *et al.* 2004), se plantea desarrollar el estudio de la biología reproductiva de una especie de bromelia epífita endémica de México, que crece en uno de los ecosistemas mejor representados del país, los bosques de encino.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar diferentes aspectos de la biología reproductiva de *Tillandsia prodigiosa* en el bosque de pino-encino de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México.

Para cumplir con este objetivo, se plantean desarrollar los siguientes objetivos particulares:

- Conocer la fenología reproductiva de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker.
- Identificar el síndrome de polinización de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker con base en sus caracteres morfológicos y fenológicos.
- Conocer los sistemas de cruzamiento de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker.

ANTECEDENTES

Se calcula que existen 29, 000 especies de epífitas repartidas en al menos 876 géneros pertenecientes a 83 familias vasculares; las familias mejor representadas son Orchidaceae con aproximadamente el 37%, Araceae con 3.5 % y Bromeliaceae, 3.9 % de especies epífitas (Gentry y Dodson 1987).

La familia Bromeliaceae agrupa a nivel mundial cerca de 3,086 especies (Luther, 2006) en 58 géneros, con rangos de distribución desde Virginia en Estados Unidos a la Patagonia en el sur de Argentina. México es uno de los centros de diversificación de la familia, donde se encuentran un poco más de 300 especies localizadas principalmente en Oaxaca, Chiapas y Guerrero (Espejo-Serna *et al.* 2004)

En general, las bromelias presentan una inflorescencia terminal (espigas, racimos o panículas) con coloraciones llamativas en las brácteas y en el escapo, las flores son frecuentemente de colores brillantes (rojo, morado, azul, amarillo, naranja), casi siempre trímeras, el perianto está diferenciado en tres sépalos y tres pétalos, los pétalos pueden ser libres o connados igual los sépalos, generalmente la secuencia de la floración es indeterminada (de abajo hacia arriba). Los detalles de eventos florales de anthesis son poco conocidos para la mayoría de las bromeliáceas (Martinelli 1994, Benzing 2000, Sajo *et al.* 2004).

Dentro de las estructuras florales que han sido frecuentemente mencionadas en la literatura, tanto por su valor taxonómico como por su valor funcional, se encuentran las escamas o apéndices en los pétalos presentes en muchas especies de bromelias. Una de las funciones propuestas que se le asigna es su papel en la retención del néctar en las flores (Martinelli 1994, Galetto y Bernardello 1992). Martinelli (1994) refiere que los nectarios en las flores de las bromelias están sobre el septario dividiendo el ovario en lóculos.

La arquitectura del estigma puede ser conduplicada-espiralada, lámina convoluta, simple erecta, copulada o coraliforme (Gilmartin y Brown 1985); los estambres se

presentan en dos espirales de tres, en corolas con pétalos connados o libres, los filamentos son más o menos adnatos con los pétalos, el ovario consiste de tres carpelos los cuales son mas o menos fusionados a los márgenes; la placentación es usualmente axilar, extendiéndose a lo largo del lóculo.

Con base en su hábito (epífito y/o terrestre), a las características de sus semillas (desnudas, aladas o con apéndices), posición del ovario (súpero o ínfero) y a los márgenes de sus hojas (enteros o serrados), los miembros de la familia Bromeliaceae se han dividido en tres subfamilias: Pitcairnioideae, Bromelioideae y Tillandsioideae (Smith y Downs 1974, 1977, 1979).

La subfamilia Tillandsioideae se caracteriza por que sus miembros presentan ovario súpero, semillas con apéndices plumosos, hojas enteras, frutos capsulares deshicentes y generalmente hábito epífito. El género *Tillandsia* es el más diverso con más de 700 especies (Luther 2006), se caracteriza por presentar generalmente rosetas formadas por las vainas de las hojas que dan lugar a un tanque en algunas de ellas, en otras hay carencia de tanque y hojas densamente cubiertas por tricomas foliares-“tillandsias atmosféricas”-, sus hojas son enteras, sus inflorescencias son usualmente terminales, vistosas, pueden ser simples o compuestas, de diferentes colores, en general los estambres y el estigma son exertos, presentan ovario súpero y su fruto es una cápsula con semillas con apéndice plumoso (Martinelli 1994, González 2004, Ramírez *et al.* 2004).

***Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker**

Tillandsia prodigiosa es una especie endémica de México, con poblaciones registradas en los estados de Colima, Distrito Federal, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca y Puebla (Espejo-Serna *et al.* 2004). Es una planta sin tallo, las hojas forman una roseta que mide ca. 150 cm de longitud cuando está en flor, las hojas pueden ser elípticas, ovadas-oblongas, miden cerca de 15 cm de longitud, color café oscuro a verde cenizo. El escapo es decurvado, con brácteas erectas, foliosas, densamente imbricadas, algunas veces de color rojo.

La inflorescencia bipinnada, subcilíndrica, 30-60 cm de longitud, las brácteas primarias son ovadas, acuminadas y exceden las espigas axilares más bajas, las cuales son suberectas, sésiles o con un pedúnculo desnudo, fuertemente complanado, con 10-12 flores, con pocas brácteas estériles en la base; las brácteas florales son erectas, densamente imbricadas y ocultas en el raquis, ovadas, acuminadas y carinadas, 30-35 mm de longitud y 24 mm de ancho, igual o pueden exceder a los sépalos, los sépalos son coriáceos, nervados, glabros o lepidotos; las flores presentan un pedicelo corto, los sépalos son lanceolados, acuminados, miden 3 cm de longitud, coriáceos, nervados, glabros, en la parte posterior carinados, los pétalos son lineares, erectos, miden 5 cm de longitud, violetas o verdes, los estambres y el pistilo exertos ((Figura 1; Smith y Downs 1977).



Figura 1. *Tillandsia prodigiosa* Lem. (Baker)

Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en un bosque de encino en el paraje conocido como Cerezal (latitud 96°35'89" latitud norte y 17°15'96" latitud oeste) a 2259 msnm, en el municipio de Santa Catarina Ixtepeji en la región Sierra Norte, del Estado de Oaxaca (Figura 2).

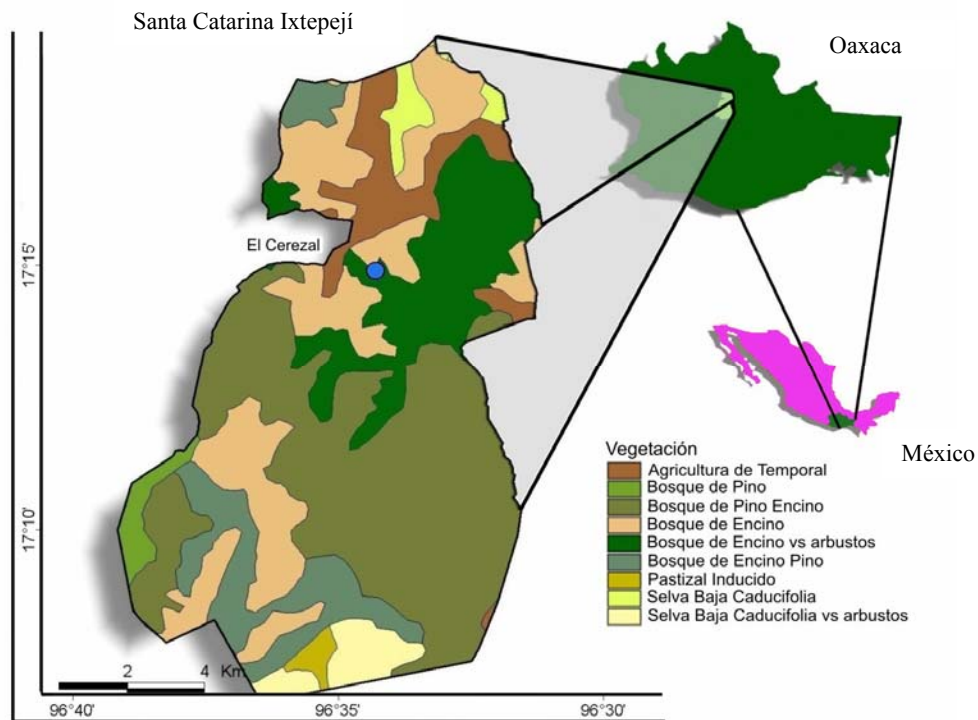


Figura 2. Localización del paraje El Cerezal en el Municipio de Santa Catarina, Ixtepejé, en el estado de Oaxaca, México.

El clima varía de templado a frío subhúmedo con lluvias en verano, presenta una isoterma media anual que oscila entre los 11 y 16 ° C; el rango de la precipitación media anual de los 600 a los 1300 mm. (INEGI, 1998).

Las especies principales en el sitio de estudio son: *Pinus patula* Schltdl. & Cham. var *longepedunculata* Loock & Martínez, *Pinus ayacahuite* C. Ehrenb. ex Schltdl., *Quercus scytophylla* Liebm., *Quercus crassifolia* Humb. & Bonpl., también se presenta *Quercus glabrescens* Benth., *Alnus* sp., *Clethra* sp., *Oreopanax xalapensis* (Kunth) Decne. & Planch., *Quercus castanea* Née, *Arbutus xalapensis* Kunth, *Litsea glaucescens* Kunth, *Tripogandra* sp. y *Pernettya ciliata* (Schltdl. & Cham.) Small.

La flora epífita está constituida por *Tillandsia carlos-hankii* Matuda, *Tillandsia bourgaei* Baker, *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker, *Tillandsia juncea* (Ruiz & Pav.) Poir, *Tillandsia usneoides* L., *Tillandsia magnusiana* Wittm., *Tillandsia calothyrsus* Mez, *Catopsis berteroniana* (Schult. & Schult. f.) Mez, *Viridantha plumosa* (Baker) Espejo, *Tillandsia recurvata* (L.) L., *Tillandsia utriculata* L., *Tillandsia achyrostachys*

E. Morren ex Baker, *Tillandsia shiedeana* Steud. (Mondragón, 2006 *com. pers.*) y diferentes especies de orquídeas dentro de las cuales está *Artorima erubensis* (Lindl.) Dressler & G.E. Pollard, los helechos como *Pleopeltis* spp. Humb. & Bonpl. ex Willd. y *Peperomia* spp. Ruiz & Pav.

REFERENCIAS

- Ackerman, J. D. 1986. Coping with the epiphytic existence: pollination strategies. *Selbyana* 9: 52-60
- Benzing, D. H. 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press. Cambridge. 655 pp.
- Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari, I. Ramírez-Morillo, B. K. Holst, H. E. Luther y W. Till. 2004. Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana* 25 (1): 33 -86.
- Galetto, L. y L. M. Bernadello. 1992. Extrafloral nectaries that attract ants in Bromeliaceae: structure and nectar composition. *Can. J. Bot.* 70:1101-1106
- García-Franco, J. G. 1990. Biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae). Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Biología. México. 86 pp.
- Gentry, A. H. y C. Dodson. 1987. Diversity and biogeography on neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 205-233
- Gilmartin, A. J. y G. K. Brown. 1985. Cleistogamy in *Tillandsia capillaris* (Bromeliaceae). *Biotropica* No. 17, Vol 3, 256-259
- González, J. D. 2004. Biología de la reproducción y variación isoenzimática en *Tillandsia elongata* Kunth var. *subimbricata* (Baker) L.S. Sm y *Tillandsia brachycaulos* Schltdl. (Bromeliaceae), en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán, México. Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. 90 pp.
- Gravendeel, B., A. Smithson, W. Slik y A. Schuiteman. 2004. Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? *The Royal Society* 359: 1523-1535.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. 1998. Carta topográfica. Escala 1: 250 000. Oaxaca E14-9.
- Jonson, S. D. y K. E. Steiner. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Tree* 15(4): 140-143
- Krömer, T., M. Kessler, S. R. Gradstein y A. Acebey. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *J. Biogeogr.* 32: 1799-1809
- Krömer, T., M. Kessler y S. Herzog. 2006. Distribution and flowering ecology of Bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica* 38 (2): 183-195.

- Martinelli, G. 1994. Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic Rainforest of Southeastern Brazil. Tesis doctoral, School of Biological and Medical Sciences University of St. Andrews. 197 pp.
- Nadkarni, N. M. y R. Solano. 2002. Potencial effects of climate change on canopy communities in a tropical cloud forest: an experimental approach. *Oecologia* 131:508-586.
- Ospina-Bautista, F. J., V. Estévez- Varón, J. Betancur y E. Realpe-Rebolledo. 2004. Estructura y Composición de la Comunidad de Macroinvertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia tuneri* Baker (Bromeliaceae) en un bosque alto andino colombiano. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 20 (1):153-166
- 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*. 1-10
- Ramírez, M. I., G. Carnevali F. y F. Chi M. 2004. Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la porción mexicana de la Península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. México. 124 pp.
- Sajo, M. C., P. J. Rudall y C. J. Prychid. 2004. Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinid monocots. *Plant Syst. Evol.* 247: 215-231.
- Smith, L. B. y R. J. Downs. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae) In: *Flora Neotropica* 14(1): 1-658.
- Smith, L. B. y R. J. Downs. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae) In: *Flora Neotropica* 14(2): 659-1492.
- Smith, L. B. y R. J. Downs. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae) In: *Flora Neotropica* 14(3): 1493-2142.

CAPITULO I. FENOLOGÍA REPRODUCTIVA

Existen diferentes definiciones de la palabra fenología, pero en general los autores coinciden en que es el estudio de los organismos vivos y sus respuestas a las estaciones y cambios en su ambiente (Newstrom *et al.* 1994, Ochoa-Gaona y De la Cruz 2002, Dunne *et al.* 2003, Yamarte *et al.* 2004, Olangua *et al.* 2004, Dias *et al.* 2005, Salazar *et al.* 2006, Palacio y Monserrat-Martí 2007). Desde el punto de vista botánico, un ejemplo que se puede mencionar son los eventos biológicos recurrentes en las plantas correlacionados con factores bióticos y abióticos, como son la caída de hojas, crecimiento, floración, fructificación y germinación; es decir, se estudian los cambios externos bien diferenciados y visibles como resultado de sus interacciones con las condiciones ambientales, medidos mediante una apreciación visual en la que se determinan los distintos eventos de cambio o transformación fenotípica de la planta, su estado vegetativo y reproductivo (Newstrom *et al.* 1994, Bhat y Murali 2001; Ochoa-Gaona y De la Cruz 2002, Dunne *et al.* 2003, Olangua *et al.* 2004, Dias *et al.* 2005, Palacio y Monserrat-Martí 2007).

La interpretación de los patrones fenológicos debe considerar los factores próximos, aquellos que explican como los patrones operan físicamente y los últimos, que son los que explican como los patrones son selectivos en ciertas especies (Newstrom *et al.* 1994, Parra-Tabla y Vargas 2007).

La plasticidad genética de las plantas les permite responder a las diferentes situaciones ambientales determinadas por factores abióticos como los cambios en clima, particularmente temperatura, precipitación, radiación solar, estrés, fotoperíodo, heladas y vientos (Camacho y Orozco 1998, Bhat y Murali 2001, Pino y Mosquera 2004, Dias *et al.* 2005, Salazar *et al.* 2006, Sekhwela y Yates 2007, Sparks 2007, Fisher y Mustard 2007, Motzo y Giunta 2007, Courty *et al.* 2007, Yamamura *et al.* 2007). La influencia de los factores ambientales es tan determinante, que genotipos idénticos cuando crecen bajo condiciones climáticas heterogéneas pueden mostrar etapas de desarrollo diferentes (Salazar *et al.* 2006).

La iniciación de la floración está muy relacionada con los patrones de lluvia diferidos a través del año, considerando con ello que las plantas han evolucionado para florecer en parte en respuesta a diferentes periodos de lluvia. La producción de flores está limitada por el crecimiento del meristemo y éste a su vez está limitado por el agua, por lo cual se da la relación entre patrones de lluvia local y floración (McIntosh 2002).

Por otro lado, la bioquímica propia de la especie también interfiere en la variedad de respuestas de las plantas a los cambios ambientales, pues se ha reportado la inducción a la etapa reproductiva en especies de bromelias de los géneros *Guzmania* Ruíz & Pav., *Aechmea* Ruíz & Pav., *Neoregelia* L. B. Sm. y *Ananas* Mill. por la aplicación de gas acetileno y carbonato de calcio, los cuales en contacto con el agua reaccionan liberando etileno que en pequeñas cantidades induce la floración, y en cantidades grandes la inhibe (Dukovski *et al.* 2006).

Dias y colaboradores (2005) señalan que la acción de los factores bióticos incluye fauna, puede permitir ya sea la minimización o la maximización del solapamiento fenológico entre las especies de una población o comunidad vegetal, lo cual concuerda con lo que mencionan Lara y Ornelas (2001), Bhat y Murali (2001) y Yamamura *et al.* (2007), al encontrar específicamente que la presión de herbivoría en la floración puede ser una señal para la planta se puede alterar su fenología, siendo que el tiempo de floración se incrementa con la intensidad de herbivoría sobre las partes reproductivas, o disminuya cuando la herbivoría es en las partes vegetativas Bhat y Murali (2001) y Dias y colaboradores. (2005) sugieren que los factores bióticos tienen tal influencia en la fenología de las especies que las interacciones con herbívoros, polinizadores y dispersores de semillas, pueden actuar como agentes selectivos para la fenología de la planta, pues en el caso específico de la fenología de floración, el periodo máximo de floración aun puede estar relacionado con el periodo reproductivo de sus polinizadores, considerando una interdependencia entre plantas y animales (Yamamura *et al.* 2007, Kohler *et al.*, 2007).

En botánica la fenología reproductiva estudia la transformación fenotípica de la planta del estado vegetativo al reproductivo, es decir sólo se enfocan a la etapa de

reproducción (Bhat y Murali 2001, Schleip *et al.* 2006, Vöge 2006, Motzo y Giunta 2007).

Newstrom y colaboradores (1994) y McIntosh (2002) mencionan que los análisis de la floración se pueden hacer a nivel de flor, inflorescencia, rama, ramas complejas, toda la planta, población o comunidad, permitiendo estudiar así la floración a diferentes escalas de tiempo, ya sea como un fenómeno diario, tal como la hora de anthesis o como un fenómeno de ocurrencia anual.

Dependiendo del nivel de estudio se puede hablar de **patrón de floración individual o de la población**, el primero es la duración de la floración relacionado con el número y distribución temporal de las flores a nivel individuo, y el segundo se define por el patrón de floración de los individuos de la población. Así mismo, **sincronía individual** es una medida compuesta de la cantidad de solapamiento de los días en floración de las flores de un mismo individuo en la población definida, y **sincronía de la población** es una medida compuesta de la cantidad de solapamiento de todos los días de floración de todos los individuos que forman la población en estudio (Augspurger 1983, McIntosh 2002).

Los patrones de floración han sido clasificados considerando variables como: la frecuencia, regularidad, duración, amplitud, fecha y sincronía de la floración. La frecuencia se refiere al número de ciclos por año con respecto al inicio y término de las fases; la regularidad a la variabilidad en la longitud de las fases; la duración al tiempo que permanece cada fase; la amplitud a la intensidad o cantidad de flores; la fecha al mes o fecha del año en la cual ocurre la floración y la sincronía a la ocurrencia simultánea de un evento en particular (Augspurger 1983, Newstrom *et al.* 1994).

Newstrom y colaboradores. (1994) refieren cuatro tipos de floración con base en las cuatro variables anteriores:

- Continua (siempre en floración): cuando la planta siempre está en flor con pequeños intervalos.

- Sub-anual (múltiple big bang, episódica, intermitente periódica): las características que la definen son fases de floración múltiples con longitud de ciclos irregulares por año, y en general se dice que son poco predecibles, que pueden ocurrir en cualquier época del año.
- Anual: este patrón es el más predecible, tiene solamente una fase principal de floración, la cual se repite cada año de manera regular. Puede ser corto (con una duración menor de un mes), intermedio (que es de uno a cinco meses) y prolongado (que es más de cinco meses).
- Supra-anual: definida porque se presenta en ciclos multianuales de floración que pueden ser alternos o raros.

La sincronía de los periodos reproductivos puede tener efectos directos en la estructura genética de una población, pues la distancia del flujo de polen para cada flor se ve determinado por el número de flores y el grado de solapamiento de los periodos de floración tanto a nivel de individuo, de población o de especies, dando lugar a una presión endogámica o a mayor variabilidad genética, lo cual afecta el poder de adaptación de las poblaciones (Augspurger 1983, McIntosh 2002, Kitamoto *et al.* 2006).

El éxito reproductivo de las plantas puede ser favorecido por los eventos fenológicos tanto por la sincronía como por la asincronía en que se presenten. Cuando se presentan de manera sincrónica, los eventos fenológicos reproductivos pueden incrementar la eficiencia del uso de los recursos energéticos por parte del polinizador en respuesta a la competencia por el recurso, respecto a la planta podría favorecer el escape de depredadores, como ocurre en el patrón de floración masiva (Augspurger 1983). Los eventos fenológicos reproductivos asincrónicos también son ventajosos, como por ejemplo en poblaciones de baja densidad con especies con sistemas de polinización por decepción o engaño, cuyo éxito reproductivo depende de cuantas veces logre engañar al polinizador; la selección natural favorece la asincronía para disminuir el riesgo del fracaso reproductivo (Augspurger 1983, Parra-Tabla y Vargas 2007).

La fenología reproductiva es influenciada por las fuerzas de la selección natural que se acota para la historia filogenética de la plantas, reflejándose ello en la evolución del

tiempo de floración y fructificación, a tal grado que se reporta que plantas relacionadas cercanamente tienen fenologías muy similares (McIntosh 2002), así como también que la fenología reproductiva en éstas puede ser divergente funcionando como un mecanismo de aislamiento, el cual puede ser reforzado si plantas relacionadas ocurren simpátricamente (Sanmartín-Gajardo y Morellato 2003, Parra-Tabla y Vargas 2007).

Los estudios fenológicos son importantes porque ayudan a comprender mejor las respuestas de las plantas al ambiente físico y biótico donde se desarrollan, así como la misma dinámica poblacional de la especie o especies en estudio, al poder entender las adaptaciones que presentan a dichos cambios como mecanismos de sobrevivencia y reproducción y en sí, por un propio entendimiento de los procesos genéticos que se pueden generar en la estructura de una población como resultado de la fenología de la flor. Por otro lado, este entendimiento permite predecir el efecto potencial de los cambios ambientales, al ser la fenología uno de los principales bio-indicadores de los impactos del cambio climático en los ecosistemas (Newstrom *et al.* 1994, Camacho y Orozco 1998, Ochoa-Gaona y De la Cruz 2002, Pino y Mosquera 2004, Dias *et al.* 2005, Schleip *et al.* 2006, Kitamoto *et al.* 2006, Sekhwela y Yates 2007, Fisher y Mustard 2007, Sparks 2007).

Conjuntamente el conocimiento generado provee de información para opciones de estrategias de conservación y protección, al identificar las condiciones óptimas para que se lleven a cabo los diferentes eventos fenológicos de la especie en estudio, permitiendo dar un manejo sustentable y en términos económicos para el manejo de producción (Newstrom *et al.* 1994, Camacho y Orozco 1998, Bhat y Murali 2001, Pino y Mosquera 2004, Dias *et al.* 2005, Schleip *et al.* 2006, Kitamoto *et al.* 2006, Sekhwela y Yates 2007, Fisher y Mustard 2007, Salinas-Peba y Parra-Tabla 2007, Sparks 2007).

Sparks (2007) y Fisher y Mustard (2007) mencionan que hay un número limitado de estudios fenológicos para plantas silvestres. Camacho y Orozco (1998) y Ochoa-Gaona y De la Cruz (2002) sugieren que en la actualidad los estudios fenológicos tienden a hacerse para especies con importancia económica consideradas promisorias a fin de construir su calendario fenológico y garantizar la disponibilidad de sus flores y frutos

para su consumo y comercialización. Para el caso de la flora silvestre, los estudios fenológicos no son abundantes; la mayoría de los estudios se restringen a la fenología de árboles anuales y pocos lo proporcionan para epífitas y hemiepífitas que sin duda alguna contribuyen a la variación fenológica de los ecosistemas y a la diversificación de la composición de los bosques (Augspurger 1983, Ibarra- Manríquez 1991, Camacho y Orozco 1998).

En lo que respecta a estudios sobre fenología reproductiva de bromelias, García-Franco (1990), estudió la biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steud. en Veracruz, México y sus resultados indican que la especie presenta sincronía tanto en la floración como de la dispersión de las semillas con el periodo caducifolio del bosque, lo que facilita el contacto de los propágulos con la corteza en los sitios con mayor superficie (troncos y ramas cerca de horquetas); además que se maximiza el encuentro de los colibríes (sus polinizadores) con la bromelia al permitir que se exponga la inflorescencia sin que las hojas de los árboles interfieran.

Martinelli (1994) estudio 35 especies de bromelias en el bosque de lluvia del Atlántico en el sureste de Brasil, para las cuales describe su fenología y clasifica las estrategias de floración en cuatro tipos conforme a la clasificación de Gentry (1974):

- Constante, las plantas producen relativamente pocas flores por día por largos periodos de varios meses o más;
- Abundante, con las plantas que producen grandes números de flores diariamente por varias semanas;
- Big bang, en las cuales las plantas en un área determinada tienen una muy precisa sincronización, a tal grado que llegan a estar en flor en un tiempo relativamente breve de unos pocos días; y
- Múltiple big bang, en las cuales las plantas en una población llegan a estar en flor en más o menos sincronía por periodos de pocos días varias veces al año.

Con base en ésta clasificación, Martinelli (1994) encuentra que la mayoría de las especies que estudió presentan un patrón fenológico o estrategia tipo constante, pues de las 35 especies que estudio, 22 producen de dos a cuatro flores por día o noche por

períodos de 20 días, y las otras 13 especies muestran una floración tipo abundante, ellas abren de tres a ocho flores por día, además con un pico de floración al final de la época de secas y en las lluvias tempranas de la estación lluviosa, dicha sincronía en la floración podría ser beneficiado por la presencia de los polinizadores.

González (2004) estudió la biología reproductiva en *Tillandsia brachycaulos* Schltdl, (Baker) y *Tillandsia elongata* Kunth var. *subimbrincata* (Baker) L.B. Sm en una selva baja caducifolia de Yucatán, México, encontrando que ambas especies presentan una floración de uno a cinco meses, pero se concentra más en *T. brachycaulos* que en *T. elongata* var *subrimbrincata*, la cual es más distribuida a lo largo de los meses, y con base a los resultados obtenidos éstas especies presentan una floración tipo constante, de acuerdo a la clasificación de Martinelli (1994).

Con el fin de incrementar el conocimiento de la fenología floral de una de las familias más características del dosel de los ecosistemas del Neotrópico, se plantea el estudiar la fenología de *Tillandsia prodigiosa*, bromelia epífita, con lo que se pretende aportar información científica de ésta especie.

OBJETIVO

- Conocer la fenología de floración de *Tillandsia prodigiosa* tanto a nivel de población como a nivel de individuo.

HIPÓTESIS

- H₁ Se presentará una sincronía de floración a nivel de individuo.
- H₂ Se presentará una sincronía de floración a nivel de población.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo de campo se realizó de mayo de 2006 a mayo del 2007. Se hicieron observaciones mensuales para registrar los estados fenológicos reproductivos y se construyó el calendario de la fenología reproductiva de la población en estudio de *T. prodigiosa*. Cabe hacer mención que los individuos que se observaron fueron seleccionados aleatoriamente.

Se marcaron cinco transectos al azar, cada uno con una longitud de 50 m y 3 m de ancho. Con la ayuda de unos binoculares se observaron los individuos de *Tillandsia prodigiosa* con una longitud mayor de 30 cm que estuvieran dentro de un metro y medio a la derecha y un metro y medio a la izquierda en torno a la cinta métrica que indicaba los 50 m. Los datos que se registraron fueron el estado fenológico en el cual se encontraban, siendo: liberación de semillas como producto de la floración el año anterior, floración en el año 2006 y estado vegetativo; los dos primeros basados en la evidencia de floración por la presencia de flores secas en la inflorescencia o la liberación de semillas producto de la floración del año 2005.

Se registraron los datos locales de temperatura máxima, mínima, media diaria, media mensual y precipitación media mensual, con el fin de poder determinar si alguno de dichos factores influenciaba el comportamiento fenológico de la especie. La temperatura se midió con un termómetro de mercurio; la precipitación fue colectada en una cubeta de 12 litros y con la ayuda de una probeta, se cuantificó cuanta agua se había acumulado cada veinticuatro horas, se vaciaba cada día y se hacía la anotación correspondiente, dichas medidas fueron realizadas diariamente por un año.

Para evaluar los eventos fenológicos y calcular mensualmente el porcentaje de la actividad de *Tillandsia prodigiosa* por individuo, en campo se marcaron nueve individuos con la presencia de escapo floral y se utilizaron algunas variables del método aplicado por Sanmartín-Gajardo y Morellato (2003) que a continuación se describen:

- Duración total: Número de meses que cada individuo permaneció en floración.

- Fecha de la primera floración: Mes cuando el individuo inicia la floración.
- Fecha pico de la floración: Mes con mayor intensidad de floración de cada individuo.
- Índice de sincronía para un individuo dado con sus co-específicos, definido de acuerdo a Augspurger (1983)

$$X_i = (1 / n-1) (1 / f_i) \sum_{ij} e$$

Donde:

e= número de días que ambos individuos i y j estuvieron en floración sincrónica

f_i=número de días del individuo i en floración

n= número de individuos en la población

Cuando X= 1 ocurre una sincronía perfecta o hay un solapamiento completo entre los periodos de floración del individuo i y j, en la población; cuando X= 0 no ocurre una floración sincrónica o no hay solapamiento en los periodos de floración de esos individuos. Los valores intermedios entre 0 y 1 indican que hay una sincronía parcial.

RESULTADOS

El calendario de la fenología reproductiva de la población en estudio de *T. prodigiosa* se puede observar en la gráfica 1, donde se reporta: la formación de escapo, floración, fructificación y dispersión de semillas en ellos y su relación con la temperatura y precipitación media mensual.

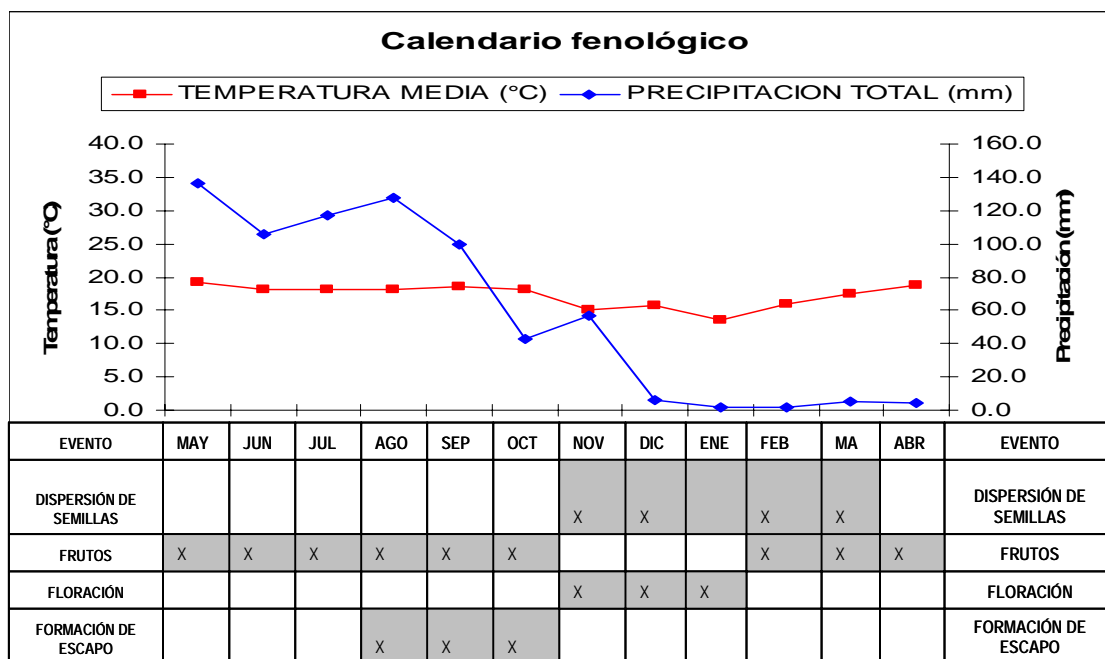


Figura 1. Calendario fenológico de *Tillandsia prodigiosa* en el Cerezal, temperatura (°C) y precipitación media mensual (mm).

Tillandsia prodigiosa presentó una sola fase de floración, con una duración de cuatro meses continuos (noviembre, diciembre, enero, febrero), meses en los cuales disminuye la temperatura media mensual hasta 13.5 °C y la precipitación hasta 1.5 mm.

La formación de frutos se observó a las 15 semanas después de que aparecieron las flores, la maduración se presentó nueve meses después, coincidiendo con la época de secas (octubre a abril), la liberación de semillas inicia en el periodo más seco y termina cuando empiezan las primeras lluvias (mayo a septiembre).

De un total de 178 individuos observados en los cinco transectos hechos, sólo el 11% floreció en el año 2006, el 81% a pesar de presentar el tamaño reproductivo permaneció

en estado vegetativo y el 8% se encontró en la etapa de dispersión de semillas, producto de la floración del año 2005.

La fenología reproductiva a nivel individuo se calculó a partir de los datos de solamente ocho plantas, ya que se murió uno de los nueve individuos marcados (**Cuadro 1**).

Cuadro 1. Porcentaje de individuos en floración por mes, más de un mes y total de duración para *Tillandsia prodigiosa*. (*± Desviación estándar).

Variables fenológicas	Resultados (%)
% Individuos que florecieron un mes	77
% Individuos que florecieron más de mes	23
Promedio de la duración floral (meses)	1.25 ± 0.46 *

La floración para *Tillandsia prodigiosa* inicia en el mes de noviembre, mes en el que el 11% de los individuos marcados florecieron, abriendo de 12 ± 3.7 flores por día, el 64% de los individuos floreció en diciembre, presentando 14.75 ± 11.08 flores abiertas por día y para enero el 25% floreció con 0.75 ± 2.4 flores abiertas por día. Los individuos con floración en un mes presentaron un índice de sincronía individual con respecto a sus co-específicos de 0.999 y para los individuos con floración en dos meses fue de 0.557.

DISCUSIONES Y CONCLUSIONES

Al parecer el hecho que no haya florecido el 81% de los individuos marcados podría estar relacionado con el microhabitat específico donde se ubica cada individuo en el dosel, pues es un hábitat que en general se caracteriza por que las condiciones ambientales son discontinuas y heterogéneas, la cual se ve incrementada por la diversidad de los forofitos y las diferentes condiciones ambientales por la fenología propia de éstos (García-Franco 1990, Benzing 2000, Mondragón 2000, Gravendeel *et al.* 2004). Salazar y colaboradores (2006), refieren que la influencia de las condiciones climáticas es tan determinante que aun genotipos semejantes en un entorno climático heterogéneo, muestran etapas de desarrollo diferentes y es este contexto es que se sugiere que el hecho que haya un porcentaje bajo de floración se deba posiblemente a las circunstancias ambientales donde se desarrollan.

De acuerdo a la clasificación que presenta Newstrom y colaboradores=(1994), el patrón de floración de *T. prodigiosa* es anual, al ser una sola fase de floración en el año con una duración intermedia (noviembre, diciembre, enero, febrero). Con base en la clasificación que presenta Martinelli (1994), *T. prodigiosa* tiene una estrategia de floración constante al producir 19 ± 13 flores cada inflorescencia por día por 19 semanas.

La presencia de flores en la época seca otorga ventajas ecológicas a la especie, en primer lugar podría ser una buena estrategia para reducir el riesgo de ataque de insectos herbívoros, ya que en la época de secas los herbívoros disminuyen drásticamente (Bhat y Murali 2001, Yamamura *et al.* 2007). En cuanto a la eficiencia fotosintética, ésta se podría favorecer en *Tillandsia prodigiosa* al proveerse con más sustancias carbonadas que proporcionan energía para la floración y fructificación, proceso que ocurren mayormente en la época de secas y aunque la falta de agua puede limitar la fotosíntesis, esto beneficia la acumulación de sustancias osmóticamente activas e importantes para la resistencia al estrés hídrico (McIntosh 2002, Dukovski *et al.* 2006). Como tercer punto, la floración en época de secas facilitaría la ubicación visual por parte de los polinizadores al haber pocas hojas en sus forofitos ya que son caducifolios (García-Franco 1990).

El patrón de floración obtenido es similar al descrito en trabajos previos para el género *Tillandsia* (Martinelli 1994, González 2004), que presentaron una floración constante. Adicionalmente, el pico de floración está relacionado con los tiempos necesarios para la formación de los frutos, cuyo intervalo de producción de flores a frutos abarca 15 semanas para las poblaciones de *Tillandsia prodigiosa* en el sitio de estudio ya que una vez maduros los frutos, la liberación de semillas inicia en el periodo más seco y termina cuando empiezan las primeras lluvias, lo cual debe estar relacionado con los fenómenos de establecimiento de la semillas y la germinación como lo indica Ibarra- Manríquez (1991) y García-Franco (1990).

La formación de frutos se observó a las 15 semanas después de que aparecieron las primeras flores, la maduración se presentó nueve meses después, coincidiendo con la época de secas; este comportamiento podría estar influenciando la dispersión de las semillas, lo que concuerda con lo publicado por Ibarra-Manriquez (1991) quienes mencionan que en general las semillas poganócoras (semillas que poseen apéndices plumosos como pelos o penachos) se concentran al final de la temporada de secas, pues así se le facilita a las semillas arribar a nuevos micrositios para la germinación, establecimiento de las plántulas y colonización de nuevos hospederos, además que se reduce la probabilidad de ser depredadas. Así mismo, Mondragón (2000) menciona que la ventaja de hacerlo en época de secas es que existe una menor obstrucción para la dispersión de las mismas en vegetación caducifolia.

Por otro lado, con base en el índice de sincronía individual con respecto a sus co-específicos que se presentó se puede decir que hay sincronía en los periodos reproductivos, lo cual podría favorecer la polinización cruzada, lo que por ende tiene influencia directa en la estructura genética de una población, favoreciendo mayor diversidad genética, lo que podría beneficiar favorecer la plasticidad genética para su adaptación en el medio, de acuerdo con Augspurger (1983), McIntosh (2002) y Kitamoto *et al.* (2006).

La floración de *T. prodigiosa* en el año que se estudio presentó un patrón de floración anual constante en el sitio de estudio.

REFERENCIAS

- Augspurger, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15:257-267
- Benzing, D. H. 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation. Cambridge University Press. Cambridge. 655pp.
- Bhat, D. M. y K. S. Murali. 2001. Phenology of understorey species of tropical moist forest of Western Ghats region of Uttara Kannada district in Souht India. *Current Science* 81 (7):799-805
- Camacho, M. y L. Orozco. 1998. Patrones fenológicos de doce especies arbóreas del bosque montano de la Cordillera de Salamanca, Costa Rica. *Rev. Bio. Trop. Set.* 46 (3): 533-542.
- Courty, P. E., N. Bréda y J. Garbaye. 2007. Relation between oak tree phenology and the secretion of organic matter degrading enzymes by *Lactarius quietus* ectomycorrhizas before and during bud break. *Soil Biology and Biochemistry* 39 (7): 1655-1663.
- Dias, D., M. Mello y S. Van. 2005. Phenology and floral visitors of two sympatric *Heliconia* species in the Brazilian Atlantic forest. *Flora* 201: 519-527
- Dukovski, D. R., Bernatzky, S. Han. 2006. Flowering induction of *Guzmania* by ethylene. *Scientia Horticultura* 110: 104-108.
- Dunne, J. A., J. Harte y K. J. Taylor. 2003. Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: integrating experimental and gradient methods. *Ecological Monographs* 73(1):69-86.
- Fisher, J. I. y J. F. Mustard. 2007. Cross-scalar satellite phenology from ground, Landsat, and MODIS data. *Remote Sensing of Environment* 109 (3): 261-273.
- García-Franco, J. G. 1990. Biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae). Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Biología. 86pp.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- González, D. 2004. Biología de la reproducción y variación isoenzimática en *Tillandsia elongata* Kunth var. *subimbricata* (Baker) L.B. Sm y *Tillandsia brachycaulos* Schltdl. (Bromeliaceae), en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán,

- México. Tesis de Maestría, Centro Investigación Científica de Yucatán, A.C. México. 90pp.
- Gravendeel, B. A. Smithson, F. J. W. Slik y A. Schuiteman. 2004. Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? *The Royal Society*. 359: 1523-1535
- Ibarra- Manríquez, G. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálido-húmeda de México. *Biotrópica* 23(3): 242-254.
- Kohler, F., J. Verhulst, E. Know, F. Herzog y D. Kleijn. 2007. Indirect effects of grassland extensification schemes on pollinators in two contrasting European countries. *Biological conservation*. 135: 302-307
- Kitamoto, N., S. Veno., A. Takenaka., Y., Tsumura, I., Washitan y R. Ohsawa. 2006. Effect of flowering phenology on pollen flow distance and the consequences for spatial genetic structure within a population of *Primula sieboldii* (Primulaceae). *American Journal of Botany* 93 (2): 226-233.
- Lara, C. y F. Ornelas. 2001. Nectar “theft” by hummingbird flower mites and its consequences for seed ser in *Moussonia deppeana*. *Functional Ecology* 15: 78-84
- Martinelli, G. 1994. Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic Rainforest of Southeastern Brazil. Tesis doctoral, School of Biological and Medical Sciences University of St. Andrews. 197pp.
- McIntosh, M. E. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 159: 1-13.
- Mondragón, Ch. D. 2000. Dinámica poblacional de *Tillandsia brachycaulos* Schiltdl en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Yucatán, México. 92 pp
- Motzo, R. y F. Giunta. 2007. The effect of breeding on the phenology of Italian durum wheats: From landraces to modern cultivars. *Eur. J. Agron.* 26 (4): 462-470
- Newstrom, L., E. Frankie, W. Baker y R. Colwell 1994. Diversity of long-term flowering patterns. In: McDade L.A., Bawa K.S., Hespdenheide H.A. and Hartshorn G.S. (eds). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. University of Chicago Press. Chicago, pp. 140-160.
- Ochoa-Gaona, S. y V. De la Cruz A. 2002. La distribución y fenología de la flora arbórea del estado de Tabasco con base en la información de herbario. *Universidad y Ciencia*. 18 (36) : 114-127.
- Olangua, C., R. Febles y J. Pérez. 2004. Fenología estacional y del capítulo de la sección monoptera (Sch. Bip.) Humph. de *Argyranthemum* Webb ex Sch. Bip.

(Asteraceae-Antehmidiae) endémica de Gran Bretaña. Bot. Macaronesica 25:127-141.

- Palacio, S. y G. Montserrat-Martí. 2007. Above and belowground phenology of four Mediterranean sub-shrubs: preliminary results on root-shoot competition. J. of Arid Enviroments 68: 522-533.
- 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
- Pino Benitez, N. y H. R. Mosquera M. 2004. Phenology of three timber species in risk of extinction in Colombia and high indices of explotation in the Choco: *Huberodendron pationi* "Carra", *Cariniana pyriformis* Mier "Abarco" y *Humiriastrum procerum* Little "Chano". Lyonia 7(1): 107-114.
- Salazar, D., P. Melgarejo, R. Martínez, J. Martínez, F. Hernández y M. Burguesa. 2006. Phenological stages of the guava tree (*Psidium guajava* L.) Scientia Horticulturae 108: 157-161
- Salinas-Peba, L. y V. Parra-Tabla. 2007. Phenology and pollination on *Manilkara zapota* in forest and homegardens. Forest Ecology and Management 248:136-142.
- Sanmartín-Gajardo, I. y L. P. Morellato. 2003. Inter and intraspecific variation on reproductive phenology of the Brazilian Atlantic forest Rubiaceae: ecology and phylogenetic constraints. Rev. Biol. Trop. 51:3-4.
- Schleip, C., A. Menzel, N. Estrella y V. Dose. 2006. The use of *Bayesian* analysis to detect changes in phenological events throughout the year. Agricultural and Forest Meteorology. 141: 179-191.
- Sekhwela, M. B. M. y D. J. Yates. 2007. A phenological study of dominant acacia tree species in areas with different rainfall regimes in the Kalahari of Botswana. Journal of Arid Enviroments. 70: 1-17.
- Sparks, T. 2007. Lateral thinking on data to identify climate impacts. Trends in Ecology and Evolution. 22:(4) 169-171.
- Vöge, M. 2006. The reproductive phenology of *Isoetes lacustris* L.: Results of field studies in Scandinavian Lakes. Limnológica 36: 228-233.
- Yamamura, N., N. Fujita, M. Hayashi, Y. Nakamura y A. Yamauchi. 2007. Optimal phenology of annual plants under grazing pressure. J. Theor. Biol. 246 (3): 530-537

Yamarte, M., L. Avilán, M. Marín, E. Rendiles, M. J. Tales, J. Solarte y R. Maldonado.
2004. Fenología Floral del guanábano (*Annona muricata L.*) injertado sobre
combinaciones de patrones y a pie franco. Rev. Frac. Agron. (LUZ) 1: 91-101.

CAPÍTULO II. SÍNDROMES DE POLINIZACIÓN Y SISTEMAS DE CRUZAMIENTO

En la sobrevivencia de las especies la reproducción es un proceso vital ya que se generan los nuevos individuos que perpetuaran la especie. Existen dos formas de reproducción: asexual y sexual. La reproducción asexual supone un gameto el cual se divide para formar su descendencia, cuyos caracteres genéticos son idénticos al antecesor al no haber una recombinación genética, este proceso es ventajoso para el mantenimiento de las poblaciones a corto plazo, porque no representa un gasto energético para las operaciones previas a la fecundación, además de que se evitan los riesgos relacionados a la germinación y establecimiento de plántulas, dos de los estadios más críticos en el ciclo de vida de las especies (Harper 1977, Snyder y Richards 2005); sin embargo se consideran puntos ciegos de la evolución, al no haber variabilidad genética.

En contraste, la reproducción sexual necesita dos gametos, los cuales se reúnen y forman el huevo fecundado. La ventaja biológica es que permite la combinación de las características de los dos gametos y sostiene la diversidad genética en las poblaciones, ayudando a evitar la depresión endogámica; es por ello eficaz para el mantenimiento de las poblaciones a largo plazo (Snyder y Richards 2005).

El periodo de reproducción sexual es una parte fundamental de la vida de las plantas con flores, pues es en este lapso cuando se realiza el intercambio genético a través del flujo de polen (Galliot *et al.* 2006). Uno de los pasos fundamentales de la reproducción sexual es la polinización, la cual ha sido definida como la transferencia del polen de la antera al estigma (Cronquist, 1997). Dada la trascendencia de la polinización para que se lleve a cabo la reproducción sexual, muchas plantas polinizadas por animales han desarrollado adaptaciones morfológicas y fenológicas para atraer a sus polinizadores y por tanto incrementan la probabilidad de que este evento se realice (Johnson y Steiner 2000, Perret *et al.* 2001, Valiente-Banuet 2002, Schuwartz-Tzacho *et al.* 2006, Galliot *et al.* 2006).

Fenster y colaboradores (2004) refieren que el espectro de los polinizadores para una planta, puede contener muchas especies o solamente una especie, o incluso puede ser un polinizador de múltiples especies. En contraste, en sistemas de polinización generalistas, todos los polinizadores son funcionalmente equivalente, donde la selección favorece a nuevos polinizadores sin perder los ya existentes, garantizando así la polinización de las flores.

Johnson y Steiner (2000) mencionan que los sistemas de polinización especialistas son influenciados por la historia de vida de una planta, los sistemas reproductivos y la interacción mutualista planta-polinizador. Los polinizadores especialistas ayudan a disminuir la pérdida de polen y garantizar que llegue al estigma correcto (de la misma especie) por su alta fidelidad, en ocasiones las plantas especialistas presentan mecanismos de aislamiento reproductivo dirigidos por la selección natural, así como elementos compensatorios como clonalidad, longevidad y autopolinización, de tal manera que aseguran su existencia en ausencia del compañero mutualista, situación vista generalmente en plantas de larga vida y dioicas. Lehnebach y Riveros (2003) reportan que sistemas de polinización específicos ocurren en muchas especies, sin embargo, la especialización hace que las especies sean más dependientes y vulnerables a la pérdida del compañero mutualista, como es el caso de muchas orquídeas con sistemas de polinización altamente especializados (Lehnebach y Riveros 2003).

De acuerdo con el principio del polinizador más efectivo, una planta debe especializarse sobre el polinizador más efectivo y/o más abundante. Contrariamente la generalización es favorecida cuando la viabilidad del polinizador más efectivo es impredecible año con año, haciendo que la planta sea menos vulnerable y dependiente. Los sistemas generalistas se reportan para plantas de vida corta y hermafroditas, siendo alto el riesgo de polinización intra planta (geitonogamia) (Johnson y Steiner 2000).

A pesar de lo anterior, es importante mencionar que las plantas ocupan un punto continuo del extremo de generalización al extremo de especialización en sus sistemas de

polinización, el que se desarrollen éstos está influenciado por diferentes factores propios de la planta y del comportamiento y preferencias del polinizador, por ejemplo la composición química, la cantidad y la accesibilidad del néctar pueden limitar fuertemente tanto en número como en tipo la atracción de grupos funcionales de polinizadores, lo cual sugiere que las plantas responden a las preferencias nutrimentales de sus polinizadores (Pyke y Waser 1981, Johnson y Steiner 2000, Schulke y Waser 2001, Fenster *et al.* 2004, Galliot *et al.* 2006), encontrándose que la concentración de néctar tiende a decrecer cuando el tamaño del cuerpo del polinizador incrementa, mientras que el volumen del néctar tiende a incrementar cuando el tamaño del polinizador incrementa (Pyke y Waser 1981).

En el caso de los colibríes por ejemplo, se sugiere que sus altas necesidades de energía hacen que seleccionen néctares que no sean muy viscosos ya que se les dificulta su consumo, prefiriendo néctares a concentraciones bajas de azúcares pero con mayor volumen (0.74 a 26.9 μl por flor al día) pues les provee de energía y agua (Pyke y Waser 1981, Arizmendi y Ornelas 1990), además los colibríes muestran preferencia por néctares que contengan sacarosa sobre aquellos que contienen fructuosa y glucosa (Perret *et al.* 2001).

Kessler y Krömer (2000), Maciel y Machado (2001) y Fenster y colaboradores (2004) mencionan que además del néctar, existe otro tipo de recompensas para los polinizadores en los trópicos y subtrópicos como son:

- a) Los **aceites** son colectados por algunas abejas melíferas, las cuales polinizan cientos de plantas tropicales y subtropicales (Fenster *et al.* 2004).
- b) La **fragancia** es colectada por polinización de abejas euglósidos machos (Fenster *et al.* 2004).
- c) Las **resinas** de plantas florales son usadas en la construcción de nidos de algunas especies de abejas y avispas; la producción floral de recompensa de resinas ha evolucionado tres o cuatro veces entre los varios cientos de especies de plantas que crecen en las partes bajas de territorios tropicales (Fenster *et al.* 2004).

- d) El **polen** es una de las recompensas más importantes, es la recompensa ofrecida por las plantas en anteras dehiscentes o con polinios (Lehnebach y Riveros. 2003, Fenster *et al.* 2004).

Con base en las recompensas que ofrecen las angiospermas a sus polinizadores, así como su morfología floral, color y fenología floral, se han propuesto diferentes síndromes de polinización. Se define como **síndrome de polinización** al conjunto de caracteres florales que atraen a un tipo específico de polinizadores (Bawa 1990, Machado y López 2000, Raguso *et al.* 2003, Dias *et al.* 2005, Lenza y Oliveira 2006, Colaço *et al.* 2006, Wester y Claßen-Bockhoff, 2006).

Con fundamento en los trabajos de Bawa 1990, Machado y López 2000, Lara y Ornelas 2001, Raguso *et al.* 2003, Dias *et al.* 2005, Lenza y Oliveira 2006, Colaço *et al.* 2006, Wester y Claßen-Bockhoff, 2006, Makhlolelat y Manning 2006, se presenta el Cuadro 1, donde se indican los síndromes de polinización.

Cuadro 1. Síndromes de polinización para las angiospermas en general.

Síndrome de polinización			
	Vector	Características	
Factores abióticos	Viento (Anemofilia)	Con proporciones mucho más altas de polen sobre óvulos, con bajos porcentajes de efectividad en los granos de polen, generalmente no presentan estructuras florales que les generen un costo energético alto, ni recompensas, con estilos expuestos.	
	Agua (Hidrofilia)	Sus flores tienden a ser pequeñas e inconspicuas con muchos y grandes granos de polen y estigma plumoso para la captura del polen.	
	Vector	Tipos	Características
Factores bióticos	Insectos (Entomofilia)	Abejas (melitofilia)	Flores cortas con un corto y amplio tubo floral en forma de disco o copa con altas concentraciones de azúcares ricos en hexosas. Por lo general éstas presentan un floración masiva.
		Lepidopterofilia (Mariposas)	Esfíngidos o palomillas nocturnas (phalaenofilia). Flores de colores claros brillantes, con corolas tubulares y largas, con néctares ricos en sucrosa y aromas volátiles dulces nocturnos, los cuales están compuestos por nitrógeno, esteroides benzoicos o alcoholes terpenoides, así como anthesis nocturna.

		Lepidópteras o mariposas (psycofilia). Antesis diurna, son flores con esencias florales, con colores brillantes ya sea azules, púrpura o rojo en forma de cepillo.
	Escarabajos (coleopterofilia o cantorofilia)	Son flores amarillentas, verdosas con olores fuertes, antesis diurna y nocturna, hay ausencia de néctar y la presencia de recompensa.
	Moscas (phalaenofilia)	Antesis diurna con perianto pálido, con flores color crema o blanco, con fragancias en el tubo floral y anteras, la presencia de néctar relativamente diluido 20-34% sacarosa.
	Avispas	Antesis diurna son flores blancas con corolas cortas y dispuestas en inflorescencias aglomeradas.
Aves (Ornitofilia)	Colibríes (Troquilogamia)	Flores péndulas con corolas rojas, rosas, naranjas, verdes, violetas con flores tubulares, con presencia de néctar, siendo el constituyente dominante en éste la sucrosa, ausencia de fragancias, éstas flores generalmente se encuentran en una posición horizontal.
Mamíferos	Murciélagos (Quiropterofilia)	Coloras abiertas con muchos estambres o en forma de esófago, de color verde grisáceo o pálidas, en algunos casos cubiertas con manchas oscuras, con fragancias nocturnas y presencia de néctar rico en hexosas. Por lo general florecen masivamente por unos pocos días o podrían producir pocas flores cada día por varios meses.
	Mamíferos no voladores	Son flores ricas en néctar y con antesis nocturna (se ha estudiado poco a detalle).

Para el caso de las plantas epífitas, García-Franco (1990), Kessler y Krömer (2000) y González (2004), mencionan que los polinizadores más comunes y mejor conocidos en la región neotropical son: las abejas, colibríes, palomillas y murciélagos los cuales son atraídos por la presencia de estructuras especiales, colores, formas y recompensas, como son aromas, polen, líquidos (néctar y aceites), floración por largos periodos, producción diaria de flores en pequeñas cantidades, entre otras (Ackerman 1986, Benzing 1990, García-Franco *et al.* 2001).

Con base en la morfología floral y la conducta del polinizador, Ackerman (1986), propone básicamente tres síndromes de polinización para las epífitas:

- Polinización forrajera o trapline, que se presenta en individuos con periodos prolongados de floración (con producción de 1 a 10 flores por día), y brindan a sus polinizadores recompensas como néctar, polen y aceites, los cuales pueden cambiar en

su concentración y volumen dependiendo de la temperatura y humedad relativa. Los forrajeros son animales robustos, fuertes voladores como son colibríes, murciélagos y abejas grandes; en general tanto las abejas como los colibríes presentan un comportamiento territorialista que contribuye al éxito reproductivo de la planta (Maciel y Machado, 2001).

- Polinización por engaño (ya sea olfatorio u óptico) que es una estrategia común de las epífitas en la cual las flores pueden o no ofrecer recompensas al polinizador, es más común en orquídeas. Lehnebach y Riveros (2003) mencionan que el éxito de este sistema depende del número de veces que engañe al polinizador, por lo que es importante reducir la oportunidad al polinizador de aprender y así eludir la visita. Este tipo de mecanismo está más asociado a una floración asincrónica.
- Polinización de euglósidos machos, en el Neotrópico, un gran número de epífitas son polinizadas por abejas machos de euglósidos mientras ellos colectan las resinas y aceites florales, que es la recompensa que se ofrece.

Dentro de las familias con más representantes de hábitos epífitos después de Orchidaceae se encuentran la familia Bromeliaceae. Muchas de las investigaciones sobre esta familia se ha hecho en torno a su morfología y aspectos ecofisiológicos mientras que sus relaciones ecológicas con sus polinizadores han sido poco estudiadas (Gentry *et al.* 1987, González 2004, Martinelli 1994, Kessler y Krömer 2000, Sazima, *et al.* 2003).

En general en la familia prevalece la polinización por colibríes, pues las bromelias son una fuente de alimento muy importante de éstos en muchas regiones neotropicales (Gentry *et al.* 1987, Garcia-Franco 1990, González 2004, Martinelli 1994, Kessler y Krömer 2000, Sazima *et al.* 2003), no obstante también hay reportes de polinización por insectos y murciélagos (Martinelli 1994, Kessler y Krömer 2000, Sazima *et al.* 2003).

De acuerdo con Benzing (2000) los polinizadores en Bromeliaceae son recompensados con abundante néctar y no existe evidencia que indique que los visitantes de las bromelias colecten resinas, fragancias o algún otro tipo de recompensa no trófica.

Entre los trabajos que se han hecho en materia de morfología y biología floral y biología reproductiva para la familia Bromeliaceae están los siguientes:

Gardner (1986) estudió los diferentes caracteres florales como la morfología y pigmentación de la flor e inflorescencia, así como la fenología de 85 especies pertenecientes al género *Tillandsia* subgénero *Tillandsia* y subgénero *Allardtia*, investigación que propone hipótesis sobre polinización con base en la morfología floral, dando origen a una clasificación de cinco grupos naturales de acuerdo a sus características morfológicas florales y su fenología.

Grupo I enlista 60 taxa, cuyos miembros tienen inflorescencias de colores brillantes, sin fragancias, brácteas florales verdes, y grandes brácteas primarias rojas brillantes. Gardner (1986) sugiere que la falta de especialización en recompensas para sus polinizadores, es un factor importante para el éxito de los miembros del grupo. Igualmente, para flores crepusculares o nocturnas, se sugiere la polinización por colibríes principalmente. Muchas de las especies abren pocas flores por día durante varias semanas o meses.

Grupo II contiene especies con flores pálidas (desde un rango de blanco, verde-blanco, a lavanda pálido), tubulares, con anteras versátiles, anthesis nocturna y una fuerte fragancia dulce, características de flores polinizadas por grandes palomillas nocturnas. Gardner (1986) incluye 11 taxa para los cuales sugiere una polinización especializada, debido a su floración por varios meses.

Grupo III enlista 8 especies, caracterizadas por estar más adaptadas a sus polinizadores es decir, que no son generalistas, donde el principal atractivo son las grandes cantidades de néctar que producen, fragancias dulces, pétalos amarillos, corolas abiertas para el aterrizaje

de sus polinizadores, por lo que estas flores presentan características de flores polinizadas por abejas.

Grupo IV *Tillandsia filifolia* Schlechtendal & Chamizo es la única especie de las que estudio que ella incluye, caracteriza al grupo por se plantas con hojas filiformes y delgadas, las brácteas florales son pequeñas y sus flores son pálidas y anteras con tegumentos. Sus polinizadores son probablemente pequeñas palomillas nocturnas.

Grupo V incluye 4 especies, clasifica al grupo con plantas con pétalos verdes, con las partes florales profundamente incluidas en la corola, las flores permanecen turgentes por varios días sugiriendo autogamia, por lo que ella considera que son pequeñas palomillas sus potenciales polinizadores.

Gardner (1986) concluye que los colibríes son los principales polinizadores del género *Tillandsia*, las características del síndrome de palomillas lo reporta a pesar de haber registrado fragancias solamente en una especie estudiada.

García-Franco (1990) estudió la biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steudel, en Veracruz, México, en sus resultados indica que las características florales de la especie sugieren el síndrome de polinización por colibríes.

Martinelli (1994) realizó una revisión bibliográfica de la biología reproductiva para 35 miembros de la familia Bromeliaceae, y encontró una relativa uniformidad en la estrategia de polinización por colibríes, así como por insectos. En su trabajo hace un listado de estudios publicados de bromelias brasileñas con sus polinizadores y sus respectivos autores, encontrando que los principales polinizadores en la familia (77% de las especies que estudió) son los colibríes. Aunque menciona que existe polinización por insectos, dice que no hay evidencia documental de éstos últimos como polinizadores de bromeliáceas, sin embargo los reporta como posibles polinizadores para el género; *Catopsis* Grises., también mamíferos como murciélagos para algunas especies del género *Vriesea* Lindl.

Kessler y Krömer (2000) estudiaron los diferentes modos de polinización en las bromelias y su relación con sus hábitos de vida y las condiciones ambientales donde se desarrollan. Refieren que la ornitofilia está relacionada con la altitud, temperatura y principalmente con la humedad. De las 106 especies de bromelias estudiadas, el 56.6% presentaron ornitofilia, 7.5% quiropterofilia, 25.5% entomofilia, 4.7% mezcla de síndromes y 5.7% autogamia. Así mismo, con respecto a la forma de vida y el tipo ecofisiológico, la ornitofilia estuvo significativamente más representado entre taxa epífitos, mientras que la entomofilia mayormente en especies terrestres.

García-Franco *et al.* (2001) estudiaron seis especies de epífitas del género *Tillandsia* en el Parque Ecológico Clavijero en Xalapa, Veracruz, México: *T. deppeana* Steud. *T. foliosa* M. Martens & Galeotti \neq , *T. heterophylla* E. Morren, *T. leiboldiana* Schltdl., *T. multicaulis* Steud. y *T. punctulata* Schltdl. & Cham., encontrando que las flores de cada especie producen diferentes cantidades de néctar, con similares concentraciones de azúcar y que presentan ornitofilia.

González (2004) estudió la biología reproductiva en *Tillandsia elongata* Kunth var. *subrimbrincata* (Baker) L.B. Sm. y *Tillandsia brachycaulos* Schltdl. en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán, México, encontrando que en ambas especies su morfología y biología floral sugiere ornitofilia como síndrome de polinización.

Ramírez *et al.* (2004) estudiaron la taxonomía y biología reproductiva de *Tillandsia dasyliirifolia* Baker, encontrando que es una especie visitada por abejas y colibríes, polinizadores que usualmente visitan varias flores en la misma inflorescencia antes de moverse a otra planta.

El éxito de la reproducción no depende únicamente de que se lleve a cabo la polinización, sino que además se realice la fecundación. Dicha fecundación estará condicionada en parte por el origen de los granos de polen, ya sea que provengan de la misma planta o que vengan

de otro individuo de la misma especie, esto debido a que ciertas plantas presentan autoincompatibilidad, que es la inhabilidad de una planta para producir cigotos después de autopolinizarse (Saborío y Da Costa 1992). Existen diferentes mecanismos que promueven la autoincompatibilidad, por ejemplo esta puede ser controlada a nivel alélico, en algunos sistemas el polen germina sobre el estigma, pero el crecimiento del tubo polínico es detenido al llegar al ovario, así mismo existe autoincompatibilidad a nivel de superficie del estigma donde no prospera el crecimiento del tubo polínico (Vervaeke *et al.* 2001).

La polinización junto con el grado de autocompatibilidad determina el tipo de **sistema de cruzamiento** entre las plantas, las cuales pueden agruparse en dos en función de sus sistema de cruzamiento: en aquellas que son capaces de autofertilizarse (**autogamia**) y aquellas que no (**alogamia**) (Givnish 1980, Richards 1986, Martinelli 1994, Badano y Schlumpberger 2001, Lemus y Ramírez 2005).

La **autogamia** es la fecundación con polen de las anteras al estigma de la misma flor, o cuando la fertilización se da entre polen y óvulos de diferentes flores provenientes del mismo individuo genético (genet), denominado este último **geitonogamia**. La autogamia es favorecida por la estructura morfológica y la secuencia de abertura en la flor, pues aún se puede dar la autopolinización a nivel de flor sin que algún agente externo intervenga siendo inducida por situaciones azarosas, como por ejemplo, si las flores masculinas se encuentran alrededor de las flores femeninas y de esa manera el polen puede llegar al estigma por la fuerza de gravedad, llevando a cabo una polinización automática, aunque ésta no siempre llegue a la fertilización (ya que entran en acción otros factores como son las barreras de fertilización), obviamente que existen ocasiones que la autogamia requiere de un agente externo (Richards 1986, Granados y López 2001).

Genéticamente hablando, la autogamia es un mecanismo que incrementa la homocigosis, además se considera como un elemento eficiente para garantizar la polinización. Algunas ventajas que presentan las plantas autógamas son: una reproducción eficiente al asegurar la producción de semillas sobre todo cuando las probabilidades de fecundación cruzada son

bajas, ya sea porque hay escasez de polinizadores o por la baja densidad de mismas plantas. Por otro lado, la autogamia permite que un solo propágulo deje descendencia, facilita una rápida colonización, un menor gasto energético que en la polinización cruzada, ya que las plantas polinizadas por animales gastan cantidades considerables de recursos en atracción de polinizadores; además es un mecanismo de aislamiento reproductivo ya que hay una reducción en la variación genética y la fijación de genotipos altamente adaptados (Granados y López 2001).

La autogamia se llega a presentar como un mecanismo obligado en flores **cleistógamas**, caracterizadas porque no abren sus corolas, sin embargo hay una producción de frutos y semillas como productos de la autogamia, generalmente son flores con estambres y pistilos pequeños, con corolas de tamaño reducido (Richards 1986, Gilmartín y Brown 1985).

En varias plantas autocompatibles, existen mecanismo que promueven la polinización cruzada (alogamia y xenogamia) pues resulta en beneficio de las poblaciones al producir mayor variabilidad genotípica y crear nuevas combinaciones alélicas en cada generación (Wendt *et al.* 2001, Ramírez 2005). Dentro de las características florales que promueven la polinización cruzada se pueden mencionar las barreras de prefertilización, autoincompatibilidad, monoecia, dioecia, hercogamia y dicogamia (Vervaeke *et al.* 2001, Ramírez 2005, Ægisdóttir *et al.* 2007).

En plantas monoicas, i.e., con flores estaminadas y pistiladas en el mismo individuo, se promueve la polinización cruzada con mecanismos adicionales, que involucran la morfología y arreglo espacial de las partes sexuales de las flores. Así la **hercogamia** es la separación espacial entre las anteras y el pistilo, mientras que la **dicogamia** es la separación temporal de la expresión sexual de la planta. El término **protandria** se utiliza cuando la liberación de polen ocurre antes que el estigma llegue a estar receptivo y **protoginia** cuando el estigma está receptivo antes de la maduración del polen y aunque promueve la polinización cruzada no evita la autopolinización, pues las dos últimas categorías podrían presentarse de manera solapada al final de las fases sexuales, habiendo una dicogamia

incompleta, a pesar de esto la dicogamia se ha reportado como uno de los mecanismos más efectivos para prevenir la autopolinización y promover la polinización cruzada (Cruden 1977, Richards 1986, Granados y López 2001, Ramírez 2005).

La **dioecia** es el único sistema sexual con polinización cruzada obligada, pues existe una separación estricta entre plantas machos y hembras, por lo cual presenta características morfológicas que actúan como atractivos del polinizador para garantizar su polinización (Ramírez 2005).

Mayer y Pufal (2007), sugieren que con base en las características morfológicas de las plantas, se puede inferir acerca de los sistemas de cruzamiento, siendo la relación P/O un buen indicador de los sistemas de cruzamiento además del índice de polinización cruzada (OCI) (Cruden 1977).

Para conocer el OCI, se han establecido valores para ciertas características morfológicas como son diámetro de la corola de la flor en donde se le ha asignado un valor que va desde 0 hasta 3, dependiendo del diámetro de la corola de la flor (si mide 1 mm, se le asigna un valor de 0, si mide de 1 a 2 mm, un valor de 1, de 2 a 6 mm un valor de 2 y si mide 6 mm o más, un valor de 3); otra característica que toma en cuenta el OCI es si existe dicogamia, asignándole un valor de cero si la flor presenta homogamia o protoginia y un valor de 1 si presenta protandria; también considera la hercogamia (si el estigma y anteras están al mismo nivel se le asigna un valor de 0 y si hay diferencia un valor de 1). El OCI se calcula sumando los valores asignados en cada carácter morfológico. Una sumatoria igual a cero indicará que la flor es cleistógama, una sumatoria igual a 1 que la flor es autógama obligada, de 2 autógama facultativa, 3 xénogama facultativa y 4 xenógama (Cuadro 2; Cruden 1977).

Cuadro 2. Características de la flor y el comportamiento floral para determinar el OCI (Cruden 1977).

Diámetro de la corola de la flor (mm)			
1 mm = 0	1- 2 mm = 1	2- 6 mm=2	6 mm ó más =3
Separación temporal de la dehiscencia de las anteras y receptividad del estigma			
Homogamia y protoginia = 0		Protandria = 1	
Relación espacial de estigma y antera			
Si el estigma y anteras estuvieran al mismo nivel = 0		Si el estigma y anteras estuvieran a diferente nivel = 1	

Cruden (1977) propone que además de utilizar las características del OCI para identificar el sistema de cruzamiento de una planta con base en las características morfológicas, la información que aporta el OCI se puede reforzar si se calcula la relación entre el número de granos de polen con el número de óvulos producidos por una flor (P/O) y presenta la siguiente clasificación de sistemas de cruzamiento (Cuadro 3):

Cuadro 3. Clasificación del índice de Cruden (Cruden 1977).

OCI	Sistema de cruzamiento	P/O
0	Cleistogamia	4.7±.7
1	Autógama obligada	27.7±3.1
2	Autógama facultativa	168.5±22.1
3	Xenógama facultativa	796±87.7
4	Xenogamia	5859.2±936.5

Richards (1986) menciona que existe un rango completo de mezclas de situaciones que ocurren entre estos dos extremos, originando los sistemas de cruzamiento. Dentro de dichos sistemas se encuentra la **agamospermia** o **apomixis**, es decir a la producción de semillas sin fertilización la cual ha sido propuesta como una característica de plantas invasoras, pues este tipo de reproducción les permite llegar a formar colonias teniendo como origen un solo individuo (Kissling *et al.* 2006).

Granados y López (2001) mencionan las ventajas de la autopolinización y la polinización cruzada, la autofecundación permite que una planta contribuya con más genes a los cigotos, mientras que la polinización cruzada incrementa la adecuación promedio de los mismos. Bajo ciertas circunstancias una mezcla de ambos se ha atribuido como un balance que resulta en un sistema de cruzamiento óptimo, pues existen pocas especies o poblaciones completamente autógamas o completamente alógamas.

Anderson y Hill (2002) mencionan que los sistemas de cruzamiento están influenciados por la fenología reproductiva a nivel individuo y población, de los propios atributos morfológicos reproductivos de las plantas, así como por las características del ambiente donde se desarrollan (Cruden 1977, Ramírez 1989, Lehnebach y Riveros 2003, Lenzi *et al.* 2005, Ramírez 2005).

Se ha reportado que especies que habitan en ambientes severos, presentan gran variedad de patrones reproductivos, tales como autopolinización, apomixis o polinización cruzada, proveyendo flexibilidad bajo condiciones en las cuales la polinización cruzada no puede ser siempre segura, pues al mezclar las mejores estrategias para autopolinizarse puede garantizar su permanencia en el medio (Ægisdóttir *et al.* 2007, Raffl *et al.* 2007).

Cruden (1977) reporta que en hábitats perturbados generalmente se presentan especies autógamas, en hábitats intermedios la autogamia y xenogamia y en estados sucesionales avanzados, particularmente en hábitats áridos, se presentan especies facultativas; en aquellos hábitats con polinizadores efímeros se encuentran especies xenógamas y xenógamas facultativas. Al relacionar esto con los mecanismos para evitar la autocompatibilidad que presentan las plantas para favorecer la polinización cruzada, se presenta una concordancia con el planteamiento que hace Ramírez (2005), al mencionar que los mecanismos de dicogamia y hercogamia, están influenciados de manera significativa con el hábitat, siendo que la protandria tiende a incrementarse y la protoginia a disminuir en ambientes severos.

Uno de los ambientes más severos es el epifito, caracterizado por la baja estabilidad del sustrato, la extrema carencia hídrica y nutricional debido en parte a la delgada cobertura de sustrato. Existen pocos estudios relacionados con los sistemas de cruzamiento de las epífitas (García-Franco 1990, Kessler y Krömer 2000, González 2004, Castante 2006). Para la familia Bromeliaceae, se reportan sistemas de cruzamiento que combinan el hermafroditismo con la protandria con auto-incompatibles, obviamente con algunas excepciones, sin embargo, los estudios detallados de biología reproductiva de bromeliáceas son pocos (García-Franco 1990, Martinelli 1994). Los trabajos que se han hecho en esta área para la familia Bromeliaceae están los siguientes:

García-Franco (1990) estudió la biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steudel, en Veracruz, México, en sus resultados indica que la especie lleva a cabo polinización cruzada.

Martinelli (1994) estudio 35 especies de la familia, reportando que la mayoría de éstas (20 spp.) presentan un sistema de cruzamiento de autocompatibilidad, además de la andromonoecia en pocas especies de *Cryptanthus* y la dioecia completa la refiere para el genero *Catopsis*, desde un rango del totalmente dioico hasta hermafroditismo, así mismo encuentra cleistogamia en el género *Tillandsia* en las especies *T. variabilis* y *T. capillaris* (Gilmartín y Brown 1985, Martinelli 1994).

González (2004) estudió la biología reproductiva en *Tillandsia elongata* Kunth var. *subimbricata* (Baker) L.B. Sm. y *Tillandsia brachycaulos* Schltdl. en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán, México, encontrando que *T. brachycaulos* presenta una incompatibilidad parcial y *T. elongata* var *subimbricata* resultó ser autógama con una autocompatibilidad completa.

Ramírez *et al.* (2004) estudiaron la taxonomía y biología reproductiva de *Tillandsia dasyliirifolia* Baker y reportan que es una especie autocompatible, con alta reproducción sexual y crecimiento vegetativo y con polinización cruzada.

Bajo este escenario y con el fin de incrementar el conocimiento que existe de los síndromes de polinización y sistemas de cruzamiento de las bromeliáceas, se plantea estudiar dichos procesos en *Tillandsia prodigiosa*, una bromelia epífita endémica de México, estudio que se llevó a cabo en un bosque de pino-encino.

OBJETIVOS

- Identificar el síndrome de polinización de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker con base a su morfología y fenología floral.
- Evaluar los sistemas de cruzamiento de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker.

MATERIALES Y MÉTODOS

Síndromes de polinización

Para identificar el síndrome de polinización de *Tillandsia prodigiosa*, se hicieron los siguientes análisis, siguiendo la metodología aplicada por González (2004):

1) Análisis morfológico en laboratorio

Se colectaron 20 flores pertenecientes a 20 individuos diferentes del paraje conocido como El Cerezal y se conservaron para su análisis en laboratorio, en alcohol al 70% con glicerina, la flor provenía de la parte superior, medio e inferior de la inflorescencia, lo anterior para evitar la posible variación existente en las flores a diferentes niveles de la inflorescencia. A cada flor colectada se le midió con un calibrador vernier y apoyados en un microscopio estereoscopio la longitud y ancho de las brácteas florales, pétalos, estambres, anteras, pistilo y ovario. Así mismo, con la ayuda de un bisturí, se cortó longitudinal y transversalmente el ovario de cada flor y se contabilizó el número de óvulos para cada lóculo vistos a través del microscopio estereoscopio.

Estimación de número de granos de polen y su fertilidad. Para la cuantificación de los granos de polen se utilizaron seis anteras, cada una proveniente de un individuo diferente. Cada antera se tiñó con dos gotas del colorante de azul lactofenol y se dejó reposar por 24 horas, posteriormente se colocó en un porta objetos, donde con ayuda de una aguja de disección se machacó para liberar todos los granos de polen; se puso al portaobjetos sobre un papel milimétrico y se posicionó en un microscopio óptico; bajo un aumento de 25x se contabilizaron todos los granos de polen, tomando como apoyo la cuadrícula del papel milimétrico. Se consideraron como viables aquellos granos que estaban teñidos.

Una vez conocido el número total de granos de polen por antera, se procedió a calcular el número de granos de polen por flor, para lo cual se multiplicó el número de granos de polen promedio por antera por seis (porque cada flor de *T. prodigiosa* posee seis anteras).

2) Antesis

El proceso de antesis, se estimó en 15 flores provenientes de 15 individuos diferentes, para lo cual se marcaron las flores de individuos colocados en el vivero dentro del CIIDIR. Se realizaron observaciones cada hora por un día de las 7 a.m. hasta las 7 a.m. del día siguiente, registrando el tiempo de antesis (el estigma presentaba una sustancia mucilaginosa) y el tiempo de liberación del polen (los granos de polen se observaban cubriendo la antera, además se tornaban color amarillo intenso). La longevidad floral se estimó mediante observaciones periódicas cada hora, cubriendo el periodo de antesis hasta que las flores se tornaron flácidas.

3) Colecta del néctar

Para conocer la producción de néctar se embolsaron siete botones florales próximos a abrir al día siguiente, una vez que las flores abrieron (aproximadamente a partir de las 7 a.m.) se empezó a cuantificar la cantidad de néctar en las flores, para lo cual se insertaba un tubo capilar (por el tamaño y forma de la flor) y se colectaba el néctar. Esta operación fue repetida en cada flor, cada hora hasta que las flores dejaron de producir néctar.

Como los tubos capilares no están graduados, una vez que se absorbía el néctar con el tubo capilar, se marcaba inmediatamente con un plumón indeleble hasta donde llegaba el néctar, cada tubo capilar se etiquetó con cinta masking type, indicando el número de flor y la hora en la cual se utilizó.

Una vez que se terminó el registro de datos los tubos capilares se llevaron a laboratorio. Con la ayuda de dos tubos capilares nuevos se simularon micropipetas graduadas, para lo que se preparó una solución de 10 ml de agua con 5 μ l de azul de bromofenol al 0.1 %, de la cual mediante una micropipeta graduada se tomaron 0.25 μ l los que fueron vertidos en un vidrio de reloj para posteriormente ser absorbida por el tubo capilar marcando con un plumón la altura a la cual había llegado la solución en el tubo, esto fue hecho incrementando el volumen 0.25 μ l cada vez, hasta llegar a los 2 μ l, obteniendo así un tubo con graduación, se repitió el mismo procedimiento con el otro tubo capilar. El volumen de

néctar producido se calculo, colocando juntos el tubo graduado y el tubo marcado en campo.

Con el promedio de la producción de las siete flores durante cada hora se elaboró una curva de acumulación de néctar. El patrón de producción de néctar se puede relacionar con la hora de apertura floral, hora de anthesis y procesos de reabsorción y cambios en la concentración del néctar.

Concentración total de azúcares del néctar: Se estimó con las muestras colectadas en el experimento anterior. Cada muestra obtenida se colocaba en un refractómetro portátil Westover modelo RHB 32 ATC donde se tomaba la lectura, la cual expresa la concentración total de azúcares en grados Brix.

Sistemas de cruzamiento

1) Sistemas de cruzamiento

Los sistemas de apareamiento se estimaron realizando un experimento con seis tratamientos siguiendo la metodología aplicada por González (2004).

Polinización natural en campo (PNC). En el mes de noviembre de 2006 en el Cerezal se marcaron 25 yemas florales próximas a abrir al día siguiente provenientes de 9 individuos, las cuales se dejaron sin cubrir para que se llevara a cabo la polinización natural. Fueron observadas mensualmente hasta el mes de junio, fecha en que se colectaron los frutos y se llevaron a laboratorio para hacer la cuantificación del número de semillas por fruto colectado. Se obtuvo el promedio de las semillas producidas y su desviación estándar y se realizó el análisis de eficiencia natural, comparando el número de flores utilizadas, con el número de frutos amarrados.

Tratamientos en invernadero. En noviembre de 2006, se colectaron 15 individuos adultos con inflorescencia con yemas florales próximas a abrir de *Tillandsia prodigiosa* en los

bosques de Santa Catarina Ixtepeji. Los individuos colectados fueron llevados al CIIDIR-Oaxaca, donde se sembraron en macetas de plástico en un sustrato de hojarasca y carbón y se colocaron en un vivero con sombra del 25 % en un tendadero, teniendo cuidado de regarlas cada tercer día.

Aleatoriamente para cada tratamiento se seleccionaron 25 yemas florales próximas a abrir al día siguiente, provenientes de los 15 individuos colectados las cuales se marcaron con una etiqueta que indicaba el tipo de tratamiento y el número de repetición, así mismo sobre los sépalos, se les marcó una X con plumón indeleble, se registró el número de planta y el número de yema marcada.

Polinización natural en laboratorio (PNL). Las yemas florales marcadas se dejaron sin embolsar.

Polinización automática (PA). Se tuvo el cuidado de quitar las flores ya abiertas en la espiga y se encerró cada yema floral marcada en una tobi media con la ayuda de una liga con la finalidad de impedir que cualquier vector transportara polen al estigma.

Agamospermia (AGA): Cada yema floral marcada se emasculó y se embolsó con una tobi media y se sujetó con una liga con la finalidad de impedir que cualquier vector transportará polen al estigma.

Autopolinización (AP): Al día siguiente aquellas yemas florales marcadas que abrieron, sus propias anteras se frotaron sobre el estilo receptivo de las mismas, se encerraron una vez más en la tobi media con la ayuda de una liga.

Geitonogamia (GEI): Cada yema floral marcada se emasculó y al día siguiente las yemas marcadas que presentaron el estigma receptivo se les frotaron anteras procedentes de flores de la misma inflorescencia sobre el estigma de la yema emasculada, posteriormente se embolsaron otra vez.

Polinización cruzada ó entrecruzamiento (PC): Cada yema floral marcada se emasculó y al día siguiente las yemas marcadas que presentaron el estigma receptivo se polinizaron manualmente con polen proveniente de una flor de diferente individuo, posteriormente se embolsaron.

Cada tratamiento se observó semanalmente desde noviembre hasta el mes de junio que fue cuando se colectaron los frutos y se llevaron a laboratorio para hacer la cuantificación del número de semillas por fruto colectado. Se obtuvo el promedio de las semillas producidas y su desviación estándar.

Dado que los diferentes experimentos se realizaron en los mismos 15 individuos, se hizo una análisis de correlación de Pearson (con un nivel de significancia = 0.05), con la finalidad de identificar posibles efectos de haber utilizado submuestras para evaluar los sistemas de cruzamiento,

Con el fin de saber si existían diferencias estadísticamente significativas en la producción de frutos en cada cruce experimental, se hizo un análisis de diferencias de proporciones utilizando el programa NCSS 2004 y PASS 2002 (Hintze, 2004). Para conocer las diferencias entre los tratamientos a nivel de semillas, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de una sola vía en donde la variable independiente fue el sistema de cruzamiento y la variable de respuesta el número de semillas producido utilizando el programa Statistic, ambas pruebas con un nivel de significancia del 0.05.

3) Índice de fertilidad

Se determinó el índice de fertilidad (IAF):

$$IAF = \frac{NsPA}{NsPC}$$

Donde:

Ns = número de semillas para el tratamiento indicado como subíndice

PA = Polinización automática

PC = Polinización cruzada

Un valor del índice mayor o igual a 1, sugiere que existe una compatibilidad y una polinización autógena (sin mecanismos de polinización), mientras que un índice menor de 1 sugiere que la especie depende de un agente polinizador para poder producir frutos o semillas y que la planta es alógama

4) Índice de autocompatibilidad

Se determinó el índice de autocompatibilidad (ISI):

$$ISI = \frac{N_s AP}{N_s PC}$$

Donde:

N_s = número de semillas promedio para el tratamiento indicado como subíndice

AP = Autopolinización

PC = Polinización cruzada

Los valores de ISI iguales a 1 indican que la planta es autocompatible; valores entre 0.2 y 1 indican autocompatibilidad incompleta y valores menores a 0.2 indican autoincompatibilidad de acuerdo con Ruíz y Arroyo (1978).

5) Índice de autogamia

Se determinó el índice de autogamia (IAS) de acuerdo con Ruíz y Arroyo (1978):

$$IAS = \frac{\% P_s PA}{\% P_s AP}$$

Donde:

$\% P_s$ = porcentaje de formación de semillas

PA = Polinización automática

AP = Autopolinización

Los valores de IAS iguales a 1 indican autogamia completa, mientras que valores entre 0 y 1 indican autogamia parcial de acuerdo con Ruíz y Arroyo (1978).

6) Relación polen/óvulo (P/O)

Las proporciones P/O fueron determinadas dividiendo el número de granos de polen por flor entre el número de óvulo por flor, conforme la metodología de Cruden (1977).

RESULTADOS

Síndromes de polinización

1) Análisis morfológico

Las medidas de los atributos se presentan en el cuadro 4.

Cuadro 4. Atributos morfológicos medidos en inflorescencias y flores de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker

Atributo	Promedio	DVS	Máximo	Mínima
Longitud inflorescencia (cm)	96.5	13.45	117	73
Número de espigas	31.89	5.21	38	25
Longitud bráctea floral (cm)	16.69	7.82	33.60	9.30
Longitud flor (cm)	6.28	0.72	7.10	4.27
Anchura de la flor (cm)	0.50	0.08	0.69	0.30
Longitud sépalo (cm)	3.15	0.79	3.65	0.23
Anchura sépalo (cm)	0.70	0.16	0.95	0.04
Longitud pétalo (cm)	5.182	0.386	5.81	4.22
Anchura pétalo (cm)	0.567	0.08	0.78	0.04
Longitud filamento (cm)	5.36	1.27	7	0.73
Anchura filamento (cm)	0.10	0.08	0.67	0.01
Longitud antera (cm)	0.63	0.34	3.97	0.2
Anchura antera (cm)	0.17	0.04	0.29	0.1
Longitud pistilo (cm)	5.42	0.58	6.24	4.58
Anchura pistilo (cm)	0.07	0.03	0.11	0.01
Longitud ovario (cm)	0.87	0.15	1.10	0.64
Anchura ovario (cm)	0.27	0.06	0.39	0.15
Número óvulos por lóculo	122.26	35.11	200	46
Número óvulos por ovario	366.79	81.34	482	223
Número granos de polen por antera	13351	4361.19	19314	7250

2) Antesis

Las flores de *Tillandsia prodigiosa* abren entre las 18: 00 y 19:00 horas, el estigma se presenta receptivo a partir de las 10: 00 am hasta las 3: 00 am del día siguiente. La liberación de los granos de polen es a partir de las 7:00 am y no cesa hasta el momento en que los estambres ya no tienen granos de polen, lo cual es cerca de dos días. Por consiguiente y de acuerdo con la hora de apertura de las flores, éstas son protándricas, aunque luego el estigma es receptivo y se solapan con la liberación de polen. Se observó que en algunas flores el pistilo se alargó antes que las anteras y en otras ocasiones fue al

revés, primero los estambres y luego el pistilo, presentándose hercogamia cuando ambas estructuras sexuales están en anthesis. Por otro lado cabe hacer mención que no se percibió ninguna esencia floral. La longevidad floral es de aproximadamente 36 horas, después de las cuales la flor se empieza a marchitar o se torna flácida.

3) Patrón de producción y concentración de néctar

La observación se inició a las 7:00 am simultáneamente con la liberación de granos de polen y las primeras cantidades de néctar se registraron a partir de las 10:00 am, hora a la que se presenta la primera producción con el nivel de concentración de azúcares más alto. Existe un segundo pico de producción a las 12:00 hrs. que es cuando alcanza el mayor volumen, y una vez que alcanza la máxima producción va disminuyendo hasta incrementarse nuevamente una tercera ocasión a las 15: 00 hrs, con una menor concentración de azucars. El volumen del néctar producido por día en promedio fue de 13.5 μ l y los grados Brix fluctuaron entre 23 y 17° (Figura 1).

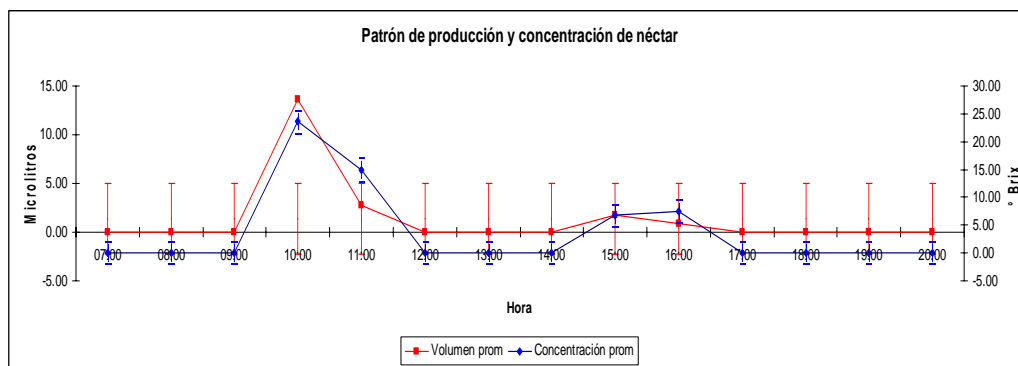


Figura 1. Patrón de producción y concentración total de azúcares promedio del néctar de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker.

Síndrome de polinización

Dada la anthesis diurna, el volumen del néctar producido y la concentración de azúcares de éste, la forma tubular de las flores, la coloración que presentan las brácteas y la ausencia de fragancia en las flores, se puede sugerir que el síndrome de polinización es la

troquilogamia. Dicho resultado es reforzado por observaciones en campo, pues en diferentes ocasiones se observaron colibríes libando el néctar de éstas bromelias.

Sistemas de apareamiento

1) Sistemas de cruzamiento

De las 116 flores utilizadas en los experimentos de sistemas de cruzamiento, sólo 38 flores se ocuparon para apreciar la producción de semillas de acuerdo al sistema de cruzamiento de *Tillandsia prodigiosa*, ya que el resto de las flores fueron atacadas por larvas de un lepidóptero de la familia Noctilidae. En algunos casos fue evidente la formación del fruto pero el número de semillas presentes en él no podía considerarse como un dato confiable porque el fruto estaba mordido.

El análisis de correlación indicó que hay una dependencia entre los tratamientos aplicados (cuadro 5), siendo ésta dependencia más alta entre algunos tratamientos: agamospermia-polinización automática, agamospermia-polinización cruzada, agamospermia-polinización natural en laboratorio, polinización automática-autopolinización, polinización automática-geitonogamia, autopolinización-geitonogamia, autopolinización-polinización cruzada. Esta dependencia puede deberse a los efectos de la manipulación propia de cada tratamiento ocasionando que la planta reaccionara cada vez que se hiciera la emasculación de las anteras.

Cuadro 5. Coeficientes de correlación entre los tratamientos de sistemas de cruzamiento.

	AGA	PA	AP	GEI	PC	P.N.L.
AGA	1					
PA	0.61	1				
AP	-0.1	-0.834	1			
GEI	-0.338	0.84	1	1		
PC	0.823	0.36	-0.726	0.036	1	
PN	-0.551	-0.12	-0.05	0.366	-0.414	1

En todos los tratamientos hubo producción de frutos, los cuales no difirieron significativamente entre tratamientos o cruzas (Cuadro 6 y 7).

Cuadro 6. Producción de frutos en los diferentes sistemas de cruzamiento en *Tillandsia prodigiosa* realizados durante noviembre 2006 en el CIIDIR Oaxaca.

Tratamiento	# de flores	# de frutos	% fructificación
AGA	17	11	64.7
PA	24	23	95.83
AP	14	13	92.85
GEI	18	18	100
PC	20	19	95
PNL	23	17	73.91

Cuadro 7. Diferencias de proporciones entre los tratamientos de agamospermia, autopolinización, polinización automática, polinización cruzada y polinización natural en campo, hechos en *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker con un intervalo de confianza del 95%; entre paréntesis los límites de las diferencias de proporciones.

	AGA	PA	AP	GEI	PC	PNL
AGA	0.096					
PA	(-0.13, 0.317)					
AP	0.0886 (-0.17, 0.343)	0 (-0.23, 0.225)				
GEI	0.107 (-0.14, 0.338)	0.018 (-0.227, 0.26)	0.018 (-0.22, 0.262)			
PC	0.09 (-0.14, 0.322)	0.005 (-0.233, 0.244)	0.005 (-0.23, 0.244)	-0.012 (-0.238, 0.212)		
PNL	0.032 (-0.2, 0.262)	-0.064 (-0.268, 0.145)	-0.05 (-0.29, 0.184)	-0.075 (-0.28, 0.148)	-0.062 (-0.277, 0.158)	

A nivel de semillas tampoco hubo diferencias significativas entre los tratamientos (F=1.453, gl=5, P=0.222) (Figura 3).

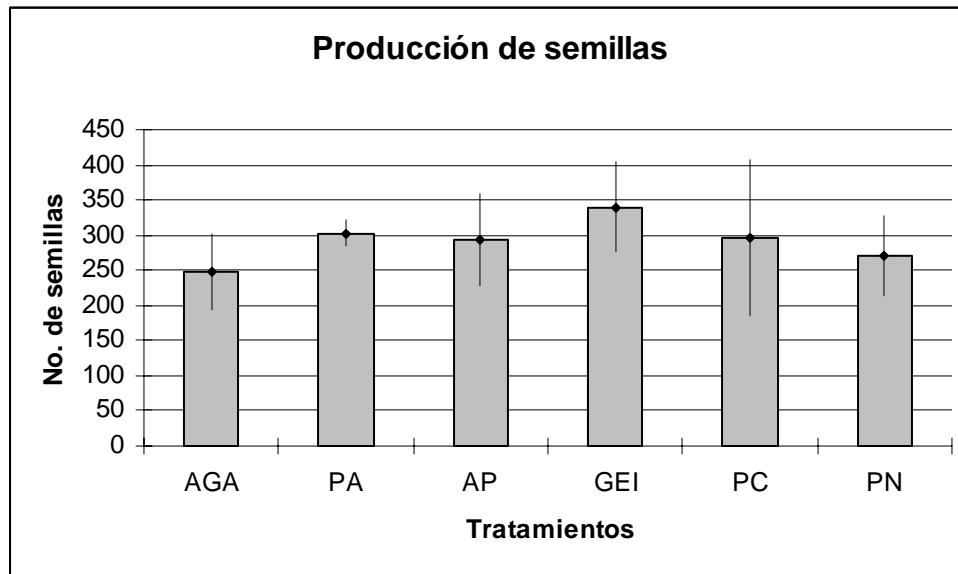


Figura 2. Producción promedio de semillas por tratamiento en *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker.

2) Eficiencia natural

El porcentaje de polinización natural en campo fue de 84%, claro que este dato debe considerar que una planta se murió.

El número de semillas producidas en polinización natural en campo comparado con el número de semillas producidas en polinización cruzada hecha en laboratorio, presenta diferencias significativas ($T_o = 7.26$, $T_{teórica} = 2.074$, $gl = 22$, $\alpha = 0.05$). Siendo 263.4 (± 90.78) semillas las que se produjeron en polinización natural en campo mientras que en polinización cruzada en campo 295.25 (± 111.31).

Cuadro 8. Eficiencia natural en campo de *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker

# Flores	# Frutos	% Polinización (# flores/# frutos x 100)	# de semillas por fruto
25	21	84%	263.4 \pm 90.78

3) Índice de fertilidad, autocompatibilidad y autogamia

Cuadro 9. Índice de fertilidad, autocompatibilidad y autogamia de *Tillandsia prodigiosa*.

Fertilidad PA/PC = IAF	Autocompatibilidad AP/PC=ISS	Autogamia PA/AP=IAS
1	1.028	0.79

4) Relación polen/óvulo

Los resultados indican una relación polen óvulo de 218 en *Tillandsia prodigiosa*. La fertilidad de los granos del polen resultó arriba del 90%.

De acuerdo al OCI que sugiere Cruden (1977), *Tillandsia prodigiosa* puede ser clasificada como una especie xenógama facultativa (OCI=3), al tener el diámetro de la corola mayor de 6 mm, presentar homogamia y ser probable que sus anteras y el estigma entren en contacto en algún momento a pesar de la hercogamia. De acuerdo al resultado obtenido de la relación P/O podría corresponder a un sistema de cruzamiento autógeno facultativo y xenógamo facultativo de acuerdo con el índice de Cruden 168.5 ± 22.1 y el OCI 769 ± 87.7 (Cruden, 1977).

DISCUSIONES Y CONCLUSIONES

Tillandsia prodigiosa exhibe los caracteres morfológicos y fenológicos propios del síndrome de troquilogamia, al presentar flores péndulas con corola verde tubular y brácteas florales de color rosa que posiblemente atraen a los colibríes, anthesis diurna, néctar diluido y sin fragancias. De acuerdo a dicho resultado es reforzado por observaciones en campo, pues en diferentes ocasiones se observaron colibríes libando el néctar de éstas bromelias (Martinelli 1994, Machado y López 2000, Perret *et al.* 2001, Raguso *et al.* 2003, Schuwartz-Tzacho *et al.* 2006 y Krömer *et al.* 2007).

Las flores de *Tillandsia prodigiosa* son protándricas (al menos tres horas 7:00 -10: 00 am), promoviendo con este mecanismo la polinización cruzada, además el horario en que las flores presentan protandria son horas en que los polinizadores están muy activos. La hora de producción de néctar inicia paralelamente cuando el estigma empieza a estar receptivo y las anteras empiezan a liberar polen, por lo cual se sugiere que existe una sincronía en los fenómenos de apertura e iniciación de producción de néctar para promover la visita de los polinizadores y garantizar la polinización cuando ambos sexos están activos, ofreciendo como recompensa el néctar (Pyke y Waser 1981, Arizmendi y Ornelas 1990, Martinelli 1994, González 2004).

El sistema de cruzamiento de *Tillandsia prodigiosa* presenta una mezcla de estrategias reproductivas como autogamia, alogamia y agamospermia. Los sistemas de cruzamiento que no requieren polinizador, posiblemente porque esto le favorezca a tener mas posibilidades de colonizar nuevos hospederos (Kissling *et al.*2006), lo que podría representar un beneficio para la planta al desarrollarse en un ambiente tan efímero como es el epífita, no solo por las condiciones ambientales extremas sino porque sus hospederos son transitorios. Es por ello que se puede decir que el sistema de apareamiento de *Tillandsia prodigiosa* es afín a lo publicado por Cruden (1977) y Ramírez (2005), quienes mencionan que los sistemas de cruzamientos están relacionados con el hábitat, reportando que en aquellos habitats con condiciones ambientales poco estables, las especies benefician las

mezclan de diferentes sistemas de cruzamiento, presentándose las xenógamas facultativas, que regularmente son autocompatibles, las cuales comúnmente requieren de un polinizador (Cruden 1977, Gilmartín y Brown, 1985).

El porcentaje de polinización natural de *Tillandsia prodigiosa* es elevado comparado con los porcentajes que reporta González (2004) para las bromelias epífitas *T. elongata var subimbricata* (56.3 %) y *T. brachicaulos* (49%), pues de acuerdo con los resultados obtenidos, más de la mitad de las flores producen un alto número de semillas, posiblemente este resultado se deba a que *T. prodigiosa* no muestra formación de hijuelos por lo tanto su única manera de reproducirse es a través de la formación de semillas a diferencia de *T. brachycaulos* quienes presentan reproducción asexual (ramets) y reproducción sexual. Respecto a la eficiencia natural del polinizador se puede decir que aunque es elevado el porcentaje de polinización natural, éste podría ser aún más alto considerando las diferencias significativas que hubo en la producción de semillas en el tratamiento de polinización cruzada llevado a cabo en el laboratorio.

El índice de fertilidad sugiere que existe una polinización autógama, es decir que no requiere de polen proveniente de otra flor u otro individuo para producir flores, es capaz de producir frutos de manera espontánea en ausencia de polinizadores. El índice de autocompatibilidad indica que la planta presenta autocompatibilidad completa, indicando que la consanguinidad de los gametos no tiene efecto en la producción de semillas. Y el índice de autogamia sugiere que hay una autogamia parcial, es decir que la transferencia de polen de las anteras al estigma en la misma flor da origen a la autofecundación, ya sea de manera automática o favorecida por un polinizador, respecto a la parcialidad podría presentarse por la estructura morfológica de la flor, ya que *T. prodigiosa* presenta hercogamia y dicogamia, como mecanismos para promover la polinización cruzada, lo cual podría ser ventajoso porque genera mayor diversidad genética que a su vez se traduce en una plasticidad más amplia para adaptarse a cualquier cambio en el medio (Granados y López 2001, Richards 1986, Ramírez 2005, Ægisdóttir *et al.* 2007, Raffl *et al.* 2007).

Conforme a lo publicado con Cruden (1977) la relación P/O se puede considerar como un mejor indicador del sistema de cruzamiento que el IOC, porque los resultados obtenidos en los tratamientos de las cruzas en *T. prodigiosa*, se puede sugerir como una planta con un sistema de cruzamiento que tiende a ser autógeno facultativo y xenógeno facultativo, al presentar una combinación de estrategias reproductivas con autogamia, alogamia y agamosperma, más que una tendencia a la xenogamia facultativa únicamente como se clasificaría de acuerdo al IOC (Cruden 1977).

REFERENCIAS

- Ackerman, J. D. 1986. Coping with the epiphytic existence: pollination strategies. *Selbyana* 9: 52-60.
- Ægisdóttir, H. H., D. Jespersen, P. Kuss y J. Stocklin. 2007. No inbreeding depression in an outcrossing alpine species: the breeding system of *Campanula thyrsooides*. *Flora* 202: 218-225.
- Anderson, G. J. y J. D. Hill. 2002. Many to flower, few to fruit: the reproductive biology of *Hamamelis virginiana* (Hamamelidaceae). *American Journal of Botany* 89 (1):67-78.
- Arizmendi, M. C. y Ornelas, J. F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22:172-180.
- Badano, E. I. y O. B. Schlumpberger. 2001. Sistema de cruzamiento y estimaciones en la eficiencia de polinización sobre *Trichocereus pasacana* (Cactacea) en dos poblaciones del noroeste Argentino. *Gayana Botánica*. 58 (2): 115-122.
- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in Tropical Rain Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21:399-422.
- Benzing, D. H. 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press. Cambridge University Press. Cambridge. 346 pp.
- Benzing, D.H. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press. Cambridge. 655 pp.
- Castante, M. A. M. 2006. Establishment, Reproduction and Genetics of Epiphytic Bromeliad Commuties during Premontane Forest Succession in Costa Rica. Tesis doctoral. University of Amsterdam, Institute Biodiversity Ecosystem Dynamics. 192 pp.
- Colaço, M., R. Fonseca, S. Lambert, C. Costa, C. Machado y E. Borba. 2006. Biología reproductiva de *Melocactus glaucescens* Buining & Brederoo e *M. paucispinus* G. Heimen & R. Paul (Cactaceae), na Chapada Diamantina, Nordeste do Brasil. *Revista Brasil. Bot.*, 29 (2): 239-249.
- Cronquist, A. 1997. *Introducción a la Botánica*. Compañía Editorial Continental, S.A. de C.V. Décima Segunda Reimpresión. México. 825 pp.
- Cruden, R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*. 31: 32-46.
- Dias, D., M. Mello y S. Van. 2005. Phenology and floral visitors of two sympatric *Heliconia* species in the Brazilian Atlantic forest. *Flora* 201: 519-527.

- Fenster, Ch. B. W., S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash y J. D. Thomson. 2004. Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 375-403.
- Galliot, C., J. Stuurman, y C. Kuhlemeier. 2006. The genetic dissection of floral pollination syndromes. *Current Opinion in Plant Biology* 9: 78-82.
- García-Franco, J. G. 1990. Biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae). Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Biología. pp. 7-58.
- García-Franco, J. G., D. Martínez B., y T. M. Pérez. 2001. Hummingbird Flower Mitres and *Tillandsia spp* (Bromeliaceae). Polyphagy in a Cloud Forest of Veracruz, México. *Biotrópica* 33(3):558-542.
- Gardner, C.S. 1986. Inferences about pollination in *Tillandsia* (Bromeliaceae) *Selbyana* 9: 76-87
- Gentry, A.H. y C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 205-233
- Givnish, T. J. 1980. Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants: dioecy and dispersal in gymnosperms. *Evolution*, 34 (5): 959-972.
- González, J. D. 2004. Biología de la reproducción y variación isoenzimática en *Tillandsia elongata* Kunth var. *subimbricata* (Baker) L.S. Sm y *Tillandsia brachycaulos* Schltdl. (Bromeliaceae), en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán, México. Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. 90 pp.
- Granados, S. D. y G. F. López R. 2001. Ecología de poblaciones vegetales. Universidad Autónoma Chapingo. México. 144pp.
- Hintze, J. 2004. Number Cruncher Statistical Systems Kaysville, Utah. www.ncss.com
- Jonson, S. D. y K. E. Steiner. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Tree* 15(4): 140-143
- Kessler, M. y T. Krömer. 2000. Patterns and Ecological Correlates of Pollination Modes among Bromeliad Communities of Andean Forest in Bolivia. *Plan Biol.* 2: 659-669
- Kissling, W.D., J.M. Lord y M. Schnittler. 2006. Agamospermous seed production of the invasive tussock grass *Nardus stricta* L. (Poaceae) in New Zealand – evidence from pollination experiments. *Flora* 201: 144-151

- Krömer, T., M. Kessler y R. Gradstein. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane of the understory. *Plant Ecol.* 189: 261-278.
- Lara, C. y J. F. Ornelas. 2001. Nectar “theft” by hummingbird flower mites and its consequences for seed set in *Moussonia deppeana* *Functional Ecology* 15: 78-84
- Lehnebach, C. y M. Riveros. 2003. Pollination biology of the Chilean endemic orchid *Chloraea lamellata*. *Biodiversity and Conservation.* 12: 1741-1751.
- Lemus, J. L. J. y N. Ramírez. 2005. Sistemas reproductivos de las plantas en tres hábitats de la planicie costera de Paraguaná, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 53 (3-4): 415-430.
- Lenzi, M., A. I. Orth y T. M. Guerra. 2005. Ecologia da polinização de *Momordica charantia* L. (Cucurbitaceae) em Florianópolis S.C. Brasil. *Revista Brasil, Bot.* 28 (3): 305-313
- Lenza, E. y P. E. Oliveira. 2006. Biología reproductiva e fenología de *Virola sebifera* Aubl. (Myristicaceae) em mata mesofítica de Uberlândia, M.G. Brasil. *Revista Brasil Bot.* 29 (3) 443-451
- Machado, I. C. y A. V. Lopes. 2000. *Souroubea guianensis* Aubl.: Queso for its Legitimate Pollinator and the First Record of Tapetal Oil in the Magraviaceae. *Annals of Botany* 85:705-711
- Maciel, Q. Z. G. y I. C. Machado. 2001. Biología da polinização de três espécies de *Combretum* Boefl. (Combretaceae). *Tevta. Brasil. São Paulo.* 24(2): 181-193
- Makhlolelat, D.C. y J. C. Manning. 2006. First report of moth pollination in *Struthiola ciliata* (Thymelaeaceae) in Southern Africa. *South African Journal of Botany* 72: 597-603
- Martinelli, G. 1994. Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic Rainforest of Southeastern Brazil. Tesis doctoral, School of Biological and Medical Sciences University of St. Andrews. 197pp
- Mayer, C. y G. Pufal. 2007. Investigation of the breeding systems of four Aizoaceae species in Namaqualand, South African. *South African Journal of Botany.* 73 (4): 657-660
- Newstrom, L., E. Frankie, W. Baker y R. Colwell 1994. Diversity of long-term flowering patterns. In: McDade L.A., Bawa K.S., Hespenheide H.A. and Hartshorn G.S. (eds). *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest.* University of Chicago Press. Chicago, pp. 140-160.
- Perret, M., A. Chautems, R., Spichinge, M. Peixoto y V. Savolainen. 2001. Nectar Sugar Composition in Relation to Pollination Syndromes in Sinningieae (Gesneriaceae). *Annals of Botany Company.* 87:267-273.

- Pyke, G. H. y N. M. Waser. 1981. The production of dilute nectar by hummingbird and honeyeater flower. *Biotropica* 13: 260-270.
- Raffl, C., S. Marcante, B. Erschbamer. 2007. The role of spontaneous selfing in the pioneer species *Saxifraga aizoides*. *Flora* 202:128-132.
- Raguso, R.A., R. A. Levin, S. E. Foose, M. W. Holmberg y L. A. McDade. 2003. Fragrance chemistry, nocturnal rhythmus and pollination "síndromes" in *Nicotiana*. *Phytochemistry* 63:265-284.
- Ramírez, M. I. M., G. C. Fernández-Concha y F. Chi May. 2004. Portraits of Bromeliaceae from the Mexican Yucatán Península –IV: *Tillandsia dasylirrifolia* Baker: Taxonomy and Reproductive Biology. *JBS* 54 (3): 97-144.
- Ramírez, N. 1989. Aspectos morfológicos y funcionales relacionados con los niveles de óvulos abortados, flores-frutos abortados y eficiencia reproductiva en angiospermas. *Memorias del Instituto de Biología Experimental* 1:181-184.
- Ramírez, N. 2005. Plant sexual systems, dichogamy and herkogamy in the Venezuelan Central Plain. *Flora* 200:30-48.
- Richards, A. 1986. *Plant Breeding systems*. Academic Division of Unwin Hyman Lid, London. 529 pp.
- Ruíz, T. y M. Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221-230.
- Saborío, M. y C.P. Da Costa. 1992. Autoincompatibilidad en *Capsicum pubescens*. *Agronomía Costarricense* 16(2): 279-286.
- Sazima, M., S. Buzato, e I. Sazima. 2003. *Dysochroma viridiflorum* (Solanaceae): a reproductively bat dependent epiphyte from Atlantic Rain Forest in Brazil. *Annals of Botany* 92: 725-730.
- Schulke, B. y N. M. Waser. 2001. Long-distance pollinator flights and pollen dispersal between populations of *Delphinium nuttallianum*. *Oecología* 127: 239-245.
- Schwartz-Tzacho, R., A. Dafni, S. G. Potes y D. Eisikowitch. 2006. An ancient pollinator of a contemporary plant (*Cyclament persicum*): When pollination syndromes break down. *Flora* 201: 370-373.
- Snyder, J. M. y J. H. Richards. 2005. Floral Phenology and Compatibility of sawgrass, *Cladium jamaicense* (Cyperaceae). *American Journal of Botany*. 92 (4): 736-743.

- Valiente-Banuet, Alfonso. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Rev. Chilena de Historia Natural*. 75 (1) : 99-104.
- Vervaeke, L., E. Parton, L. Maene, R. Derroose y M.P. De Proft. 2001 Prefertilization barriers between different Bromeliaceae. *Euphytica* 118:91-97.
- Wendt, T., M. Ferreira-Canela, A. P. Gelli de Faria y R. Iglesias-Rios. 2001. Reproductive biology and natural hybridization between two endemic species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 88(10): 1760-176.
- Wester, P. y Claßen-Bockhoff. 2006. Bird pollination in South African *Salvia* species. *Flora* 201:396-406

DISCUSIÓN GENERAL

Muchos factores influyen en el éxito reproductivo de las angiospermas. Los sistemas de cruzamiento están influenciados por la fenología reproductiva a nivel de individuos y de población, por la morfología reproductiva de las plantas, así como por sus interacciones con el ambiente que les rodea y las características de éste (Cruden 1977, Ramírez 1989, Anderson y Hill 2002, Lehnebach y Riveros 2003, Lenzi *et al.* 2005, Ramírez 2005).

En el caso del ambiente epífita (caracterizado por ser ambientes extremos, con poca estabilidad del sustrato y baja permanencia), la presión de selección que se ha ejercido sobre las plantas ha influido en el desarrollo de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y reproductivas que les han permitido colonizar de manera exitosa en este medio (Ackerman 1986, Krömer *et al.* 2006). Este conjunto de adaptaciones influyen en la fenología reproductiva, síndromes de polinización y sistemas de cruzamiento.

Tillandsia prodigiosa (Lem.) Baker es una bromelia epífita que presenta un patrón de floración anual intermedio según el trabajo de Newstrom *et al.* (1994) ya que por cuatro meses continuos (noviembre, diciembre, enero, febrero), de acuerdo con la clasificación que presenta Martinelli (1994), el patrón de floración es constante, pues a nivel de inflorescencia produjo 19 ± 13 flores por día durante 19 semanas.

Su alta sincronía en floración con respecto a sus co-específicos, podría influir en el comportamiento del polinizador, lo que a su vez tendría influencia en el movimiento del polen al estigma a nivel de individuo y población, dando lugar a una presión endogámica por el solapamiento de tiempos de la anthesis o a mayor variabilidad genética por la sincronía con sus co-específicos lo cual podría favorecer la polinización cruzada, ya que se incrementan la eficiencia de los recursos energéticos por los polinizadores, en respuesta a la competencia entre ellos, lo que por ende tiene influencia directa en la estructura genética de una población y afecta el poder de adaptación de las poblaciones (Augspurger 1983, McIntosh 2002, Kitamoto *et al.* 2006).

En general se ha reportado para la familia Bromeliaceae la polinización por colibríes especialmente para especies del género *Tillandsia*, debido a las características florales que presentan, además de considerarse como fuentes de alimento para los colibríes en muchas regiones neotropicales (Gentry *et al.* 1987, González 2004, Martinelli 1994, Kessler y Krömer 2000, Sazima *et al.* 2003).

Para *Tillandsia prodigiosa* se puede sugerir con base en sus caracteres morfológicos un síndrome de polinización por colibríes (troquilogamia), considerando que presenta flores péndulas con corola tubular, y brácteas florales de color rosa, anthesis diurna, producción de néctar diluido y ausencia de fragancia perceptible, además que en campo en diferentes ocasiones se observaron colibríes libando el néctar de éstas bromelias. Lo que concuerda con Gardner (1986), pues de acuerdo con la clasificación que presenta, ésta especie se clasificaría en el grupo I, por las características morfológicas y porque abre pocas flores por día durante varias semanas o meses.

Así mismo concierda con Ackerman (1986), quien reporta que los colibríes son polinizadores forrajeros, que visitan flores con periodos prolongados de floración (10 flores por día por varios meses), patrón fenológico que se presenta en *T. prodigiosa* al abrir 19 ± 13 flores por día durante cuatro meses. García-Franco (1990), Johnson y Steiner (2000), Maciel y Machado (2001) refieren que este tipo de polinizadores presentan un comportamiento territorialista, lo que posiblemente contribuye al éxito reproductivo de la planta, al incrementar la probabilidad de visita de todas las flores de la especie y de alguna manera beneficia la geitonogamia.

El conocimiento de las estrategias de polinización permiten inferir acerca del flujo de genes en una población, lo que es importante para conocer las estrategias reproductivas que las plantas han desarrollado, combinando sus características morfológicas, fisiológicas, genéticas y sexuales, dando origen con ello a su **sistema de cruzamiento** (Givnish 1980, Newstrom *et al.* 1994, Martinelli 1994, Badano y Schlumpberger 2001, Lemus y Ramírez 2005).

El sistema de cruzamiento de *Tillandsia prodigiosa* presenta una mezcla de estrategias reproductivas como autogamia, alogamia y agamosperma, lo que sugiere que han evolucionado diferentes estrategias que garantizan que se lleve a cabo su reproducción. Al ser una especie monocárpica y epífita que vive en un hábitat hostil, ésta estrategia que combinada sistemas de cruzamiento, le da mayores posibilidades de colonizar nuevos hospederos y asegurar su permanencia. Otra ventaja de tener varias estrategias para producir semillas aun en ausencia de polinizadores, pues el no contar con la alternativa de la reproducción vegetativa, como otras epífitas, toda la asignación de recursos se enfoca a la producción de semillas con la finalidad de mantener el número de individuos de la población (Benzing 1980, Richards 1986, Ægisdóttir *et al.* 2007, Raffl *et al.* 2007).

Aunado a lo anterior estas plantas habitan en lugares considerados como de “corta vida” que están potencial y permanentemente expuestas a perturbación y de gran estrés hídrico y nutricional, por lo que al contar con un gran número de semillas fácilmente dispersables, la probabilidad de que su progenie alcance sitios adecuados para su desarrollo aumenta.

La presencia de mayor número de semillas en el tratamiento de geitonogamia, sugiere que la polinización natural puede involucrar este tipo de cruce, hipótesis soportada por la sincronía individual en *Tillandsia prodigiosa* y por el comportamiento de los colibríes, los cuales tienen una conducta territorialista y visitan una flor y luego otra flor en la misma inflorescencia. Por otro lado, la autogamia podría ser favorecida por la estructura morfológica y la secuencia de abertura en la flor; mientras que la polinización cruzada posiblemente se vea promovida por la presencia de hercogamia y dicogamia, asistida por los colibríes los cuales tienen una conducta de “trapline”, que se caracteriza por rutas de forrajeo bien definidas, beneficiando así la eficiencia natural.

Conforme a lo publicado con Cruden (1977) la relación P/O se puede considerar como un mejor indicador del sistema de cruzamiento que el IOC (índice de polinización cruzada), sin embargo el no realizó ningún experimento que involucrará cruces controladas para confirmarlo, en este trabajo se utilizó el IOC, la relación P/O y se

realizó un experimento con cruzas controladas. Los resultados obtenidos en los tratamientos de los cruzas, pueden sugerir a *T. prodigiosa*, como una planta con un sistema de cruzamiento que tiende a ser autógeno facultativo y xenógeno facultativo conforme a los resultados obtenidos en el experimento, lo que es congruente con la relación P/O, esto porque presenta una combinación de estrategias reproductivas con autogamia, alogamia y agamosperma, más que una tendencia a la xenogamia facultativa únicamente como se clasificaría de acuerdo al IOC (Cruden 1977).

La relación polen/óvulo es un indicador importante de los sistemas reproductivos en plantas con flores. Esta proporción tiende a estar correlacionada con estados sucesionales, por ejemplo, con plantas que aparecen en los estadios sucesionales tempranos, las cuales tienden a ser autocompatibles y/o autógamaspermanencia, crecimiento y reproducción de las plantas; desarrollar sistemas de cruzamiento mixtos que involucren por un lado autocompatibilidad, autogamia y sobretodo apomixis, garantizan la permanencia del genotipo; al combinarse estos sistemas de cruzamiento con polinización cruzada, se provee así la oportunidad de incorporar variación genética (Cruden 1977, Ægisdóttir *et al.* 2007, Raffl *et al.* 2007).

REFERENCIAS

- Ackerman, J. D. 1986. Coping with the epiphytic existence: pollination strategies. *Selbyana* 9: 52-60
- Ægisdóttir, H. H., D. Jespersen, P. Kuss y J. Stocklin. 2007. No inbreeding depression in an outcrossing alpine species: the breeding system of *Campanula thyrsoides*. *Flora* 202: 218-225
- Anderson, G. J. y J. D. Hill. 2002. Many to flower, few to fruit: the reproductive biology of *Hamamelis virginiana* (Hamamelidaceae). *American Journal of Botany* 89 (1):67-78
- Arizmendi, M. C. y Ornelas, J.F. 1990. Hummingbirds and their floral resources in tropical dry forest in Mexico. *Biotropica* 22:172-180
- Augspurger, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15:257-267
- Badano, Ernesto I. y Schlumpberger, Boris O. Sistema de cruzamiento y estimaciones en la eficiencia de polinización sobre *Trichocereus pasacana* (Cactacea) en dos poblaciones del noroeste Argentino. *Gayana Botánica*, 2001, Vol. 58, No. 2. p 115-122
- Benzing, D. H. 1980. The biology of the bromeliads. Mad River Press, California.
- Cruden, R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*. 31: 32-46
- García-Franco, J. G., D. Martínez B., y T. M. Pérez. 2001. Hummingbird Flower Mimics and *Tillandsia spp* (Bromeliaceae). Polyphagy in a Cloud Forest of Veracruz, México. *Biotrópica* 33(3):558-542
- Gardner, C. S. 1986. Inferences about pollination in *Tillandsia* (Bromeliaceae) *Selbyana* 9: 76-87
- Gentry, A. H. y C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 205-233
- Givnish, T. 1980. Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants: dioecy and dispersal in gymnosperms. *Evolution* 34 (5): 959-972
- González, J. D. 2004. Biología de la reproducción y variación isoenzimática en *Tillandsia elongata* Kunth var. *subimbricata* (Baker) L.S. Sm y *Tillandsia brachycaulos* Schltdl. (Bromeliaceae), en el Parque Nacional de Dzibilchaltún,

Yucatán, México. Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. 90 pp.

Jonson, S. D. y K. E. Steiner. 2000. Generalization *versus* specialization in plant pollination systems. *Tree* 15(4): 140-143

Kessler, y T. Krömer. 2000. Patterns and Ecological Correlates of Pollination Modes among Bromeliad Communities of Andean Forest in Bolivia. *Plan Biol.* 2: 659-669

Kitamoto, N., S. Venó., A. Takenaka., Y., Tsumura, I., Washitan y R. Ohsawa. 2006. Effect of flowering phenology on pollen flow distance and the consequences for spatial genetic structure within a population of *Primula sieboldii* (Primulaceae). *American Journal of Botany* 93 (2): 226-233.

Krömer, T., M. Kessler, S. Herzog. 2006. Distribution and flowering ecology of Bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica* 38 (2): 183-195.

Lehnebach, C. y M. Riveros. 2003. Pollination biology of the Chilean endemic orchid *Chloraea lamellata*. *Biodiversity and Conservation*. 12: 1741-1751.

Lemus, J. L. J. y N. Ramírez. 2005. Sistemas reproductivos de las plantas en tres hábitats de la planicie costera de Paraguaná, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 53 (3-4): 415-430.

Lenzi, M., A. I. Orth y T. M. Guerra. 2005. Ecología da polinização de *Momordica charantia* L. (Cucurbitaceae) em Florianópolis S.C. Brasil. *Revista Brasil, Bot.* 28 (3): 305-313

Kitamoto, N., S. Venó., A. Takenaka., Y., Tsumura, I., Washitan y R. Ohsawa. 2006. Effect of flowering phenology on pollen flow distance and the consequences for spatial genetic structure within a population of *Primula sieboldii* (Primulaceae). *American Journal of Botany* 93 (2): 226-233.

Martinelli, G. 1994. Reproductive biology of Bromeliaceae in the Atlantic Rainforest of Southeastern Brazil. Tesis doctoral, School of Biological and Medical Sciences University of St. Andrews. 197pp.

McIntosh, M. E. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 159: 1-13.

Newstrom, L., E. Frankie, W. Baker y R. Colwell 1994. Diversity of long-term flowering patterns. In: McDade L.A., Bawa K.S., Hespenheide H.A. and

Hartshorn G.S. (eds). La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. University of Chicago Press. Chicago, pp. 140-160.

Raffl, C., S. Marcante, B. Erschbamer. 2007. The role of spontaneous selfing in the pioneer species *Saxifraga aizoides*. *Flora* 202:128-132

Ramírez, N. 1989. Aspectos morfológicos y funcionales relacionados con los niveles de óvulos abortados, flores-frutos abortados y eficiencia reproductiva en angiospermas. *Memorias del Instituto de Biología Experimental* 1:181-184

Ramírez, N. 2005. Plant sexual systems, dichogamy and herkogamy in the Venezuelan Central Plain. *Flora* 200:30-48

Richards, A. 1986. *Plant Breeding systems*. Academic Division of Unwin Hyman Lid, London. 529pp

Sazima, M., S. Buzato, e I. Sazima. 2003. *Dyssochroma viridiflorum* (Solanaceae): a reproductively bat dependent epiphyte from Atlantic Rain Forest in Brazil. *Annals of Botany* 92: 725-730

CONCLUSIONES

Tillandsia prodigiosa (Lem.) Baker presenta un patrón de floración anual constante, con alta sincronía a nivel de individuo con respecto a sus co-específicos.

El síndrome de polinización que se sugiere con base en sus caracteres morfológicos es troquilogamia.

Las flores de *T. prodigiosa* son protándricas y hercogamas.

El sistema de cruzamiento de *Tillandsia prodigiosa* es una mezcla de estrategias reproductivas como son autogamia, alogamia y agamospermia, siendo este el primer trabajo que reporta agamospermia para la familia.

Presenta un índice de polinización cruzada (OCI) igual a tres, por lo que se clasificaría como xenógama facultativa.

La relación polen/óvulo (P/O) es de 218, por lo tanto se clasifica como una especie autogama facultativa y xenógama facultativa.