

**UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA**  
**CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y**  
**AGROPECUARIAS**



“SELECCIÓN NATURAL EN CARACTERES  
FLORALES DE *Tigridia meleagris* (IRIDACEAE) EN  
EL CERRO DEL COL, MUNICIPIO DE ZAPOPAN,  
JALISCO”

TRABAJO DE TITULACIÓN EN LA MODALIDAD DE  
TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA

RAFAEL BELLO BEDOY

Las Agujas, Zapopan, Jalisco., Noviembre de 2002.

189758/022863  
B754

97



# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

COORDINACIÓN DE CARRERA DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

COMITÉ DE TITULACIÓN

C. RAFAEL BELLO BEDOY  
P R E S E N T E .

Manifestamos a Usted que con esta fecha ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de TESIS E INFORMES opción Tesis con el título "SELECCIÓN NATURAL EN CARACTERES FLORALES DE *Tigridia meleagris* (Iridaceae) EN EL CERRO DEL COL, MUNICIPIO DE ZAPOPAN, JALISCO", para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director de dicho trabajo el DR. AARÓN RODRÍGUEZ CONTRERAS.

A T E N T A M E N T E  
"PIENSA Y TRABAJA"  
"2002, Año Constanancio Hernández Alvirde"  
Las Agujas, Zapopan, Jal., 04 de julio del 2002

DRA. MÓNICA ELIZABETH RIOJAS LÓPEZ  
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

M.C. LETICIA HERNÁNDEZ LÓPEZ  
SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

c.c.p. DR. AARÓN RODRÍGUEZ CONTRERAS.- Director del Trabajo.  
c.c.p. Expediente del alumno

MERL/LHL/mam

C. DRA. MÓNICA ELIZABET RIOJAS LÓPEZ  
PRESIDENTE DEL COMITE DE TITULACIÓN  
DE LA DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES  
DE LA UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA  
PRESENTE

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo revisado el trabajo de tesis que realizó el pasante: Rafael Bello Bedoy con código 091185962 con el título: Selección natural en caracteres florales de *Tigridia meleagris* (Iridaceae) en el cerro del Col, municipio de Zapopan, Jalisco., consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorización de impresión y, en su caso programación de fecha de examen respectivo.

Sin otro particular, agradecemos de antemano la atención que sirva brindar a la presente y aprovechamos la ocasión para enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE

Las Agujas, Zapopan, Jal., a 28 de Octubre del 2002.

EL DIRECTOR DEL TRABAJO

  
Aarón Rodríguez Contreras  
NOMBRE Y FIRMA

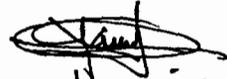
SINODALES

1.- ING. RAYMUNDO RAMÍREZ DELGADILLO

2.- M.C. ALEJANDRO MUÑOZ URÍAS

3.- BIOL HUGO FIERROS LÓPEZ

4.- ING. OSCAR REYNA BUSTOS



Alejandro Muñoz Urias

Hugo C. Fierros López



El presente trabajo se realizó en el departamento de Botánica y Zoología de la Universidad de Guadalajara, bajo la dirección de Aarón Rodríguez Contreras.

### **Dedicatoria**

Este trabajo esta dedicado con mucho cariño a mis padres Rogelio y Lidia por su apoyo durante mis estudios.

A mis 6 hermanos por su apoyo incondicional.

A mi tío Rubén por su ayuda.

A mis segundos padres Antonio y Lucero Beas por su apoyo siempre.

### Agradecimientos

- A Aarón Rodríguez Contreras por dirigir este trabajo y por que sin su apoyo no habría sido posible explorar la evolución.
- A José María Gómez, Juan Núñez Farfan y Fabián Rodríguez por las asesorías durante este trabajo.
- A todos en el IBUG, especialmente a Ofelia Vargas.
- A IDEA WILD por que sin su apoyo no habría sido posible llevar a cabo este trabajo.
- A mi compañero de trabajo y amigo Luis Ortiz Catedral un especial agradecimiento.
- A Raymundo Ramírez, Hugo Fierros, Alejandro Muñoz y Oscar Reyna por sus consejos y revisión del manuscrito.
- Muy especial agradecimiento a Jesús Cortés por su apoyo en campo.
- A Joanna Acosta por todo.
- A mis compañeros del IBEC Enrico Yépez, Pablo Munguía, Eric de la Barrera, Pedro Medina y Laura Rodríguez por las tardes de ciencia.
- A mis hermanos biológicos Paola Bauche, Rodrigo Beas, Julio Lorda, Cecilia Valencia y Martín Adalberto Tena Espinoza de los Monteros con mucho cariño.
- A mis compañeros Erika, Silvia, Dánae y Pablo carrillo, Citlalli, Leyla, Jorge Fonseca, Sandra gallo y al "Peru".
- A mis segundos hermanos Claudio Uribe, Vanessa Bogaert el presidente del club, Armando Martínez, el "bola" y "juan" Beas, el "bro" y Sofia Bauche y a Juan Pablo y Jaime Acosta.
- A Sandra Greb por los días perfectos y a Karin Steimel por los ratos de buena diversión.
- Y a los que por falta de espacio no están en esta lista, gracias.

## CONTENIDO

<b>Resumen</b> .....	i
<b>Indice</b> .....	ii
<b>Introducción</b> .....	1
<b>Planteamiento del problema</b> .....	5
<b>Justificación</b> .....	8
<b>Objetivos</b> .....	10
Objetivo general .....	10
Objetivos particulares .....	10
<b>Metodología</b> .....	11
Sitio de estudio .....	11
Descripción de la planta .....	12
Trabajo de campo .....	13
Caracteres analizados .....	13
Análisis estadístico .....	16
Estadística descriptiva .....	16
Correlación de caracteres .....	16
Estimación de la selección .....	17
<b>Resultados</b> .....	19
Correlación de caracteres .....	20
Análisis de componentes principales.....	21
Selección fenotípica .....	21
Determinación y comportamiento de los insectos .....	22
<i>Comportamiento de los insectos</i> .....	22
<i>Observaciones en laboratorio</i> .....	23
<i>Comportamiento de los insectos</i> .....	23
<b>Discusión y conclusiones</b> .....	26
Selección sobre la forma, la altura y comportamiento de los insectos .....	27
<b>Bibliografía</b> .....	32
<b>Cuadros</b> .....	39
Cuadro 1. Estadística descriptiva .....	39
Cuadro 2. Coeficientes de correlación de Pearson.....	40
Cuadro 3. Análisis de componentes principales .....	41
<b>Figuras</b> .....	42
Figura 1. Análisis de Regresión .....	43

## Resumen

La variabilidad en el tamaño, la estructura y forma de la flor, así como el néctar tienen efecto en la atracción de insectos. Esto se refleja en el éxito reproductivo a través de la polinización. *Tigridia meleagris* es una planta que presenta una gran variabilidad en su morfología floral. En el presente estudio se cuantificó la selección natural actuando sobre caracteres florales en *T. meleagris* durante la polinización. En general, los valores de los coeficientes de variación para los caracteres medidos fueron bajos (< 20%). Los coeficientes de correlación de Pearson mostraron valores positivos entre la altura y la producción de frutos, los caracteres florales mostraron correlaciones positivas entre sí, pero débiles con la producción de frutos. El análisis de componentes principales mostró tres componentes que explican el 83.34 de la varianza acumulada. El modelo de regresión detectó selección natural actuando sobre la altura de la planta y sobre la forma de la flor (cp2). Sin embargo, el modelo no se encontró selección sobre la talla de la flor (cp1) y la recompensa (cp3). Durante las observaciones de los polinizadores se encontraron tres diferentes patrones de inserción del polen que pueden afectar el éxito reproductivo por depresión por endogamia. Finalmente, individuos de *t. meleagris* más altos y con cierta forma de la flor, adaptada al tamaño de los polinizadores o que manipula el comportamiento de los polinizadores, presentaron mayor adecuación.



## Indice

<b>Introducción</b> .....	1
<b>Planteamiento del problema</b> .....	5
<b>Justificación</b> .....	8
<b>Objetivos</b> .....	10
Objetivo general .....	10
Objetivos particulares .....	10
<b>Metodología</b> .....	11
Sitio de estudio .....	11
Descripción de la planta .....	12
Trabajo de campo .....	13
Caracteres analizados .....	13
Análisis estadístico .....	16
Estadística descriptiva .....	16
Correlación de caracteres .....	16
Estimación de la selección .....	17
<b>Resultados</b> .....	19
Correlación de caracteres .....	20
Análisis de componentes principales.....	21
Selección fenotípica .....	21
Determinación y comportamiento de los insectos .....	22
<i>Comportamiento de los insectos</i> .....	22
<i>Observaciones en laboratorio</i> .....	23
<i>Comportamiento de los insectos</i> .....	23
<b>Discusión y conclusiones</b> .....	26
Selección sobre la forma, la altura y comportamiento de los insectos .....	27
<b>Bibliografía</b> .....	32
<b>Cuadros</b> .....	39
Cuadro 1. Estadística descriptiva .....	39
Cuadro 2. Coeficientes de correlación de Pearson .....	40
Cuadro 3. Análisis de componentes principales .....	41
<b>Figuras</b> .....	42
Figura 1. Análisis de Regresión .....	43

## Introducción

La diversidad de formas florales que presentan las angiospermas ha sido tema de estudio de la biología evolutiva. Springel (1793) describió la función ecológica de las estructuras de la flor en la reproducción de las plantas. Darwin (1859) explicó la teoría de la evolución por selección natural a través de la variabilidad de los caracteres reproductivos de la flor. Ambos estudios se enfocan en la adaptación a sus polinizadores para explicar dicha diversidad. Aunque la deriva génica es responsable del proceso evolutivo, la mayoría de los investigadores enmarcados dentro de la teoría neodarwiniana, han considerado a la selección natural como el principal motor para explicar el origen de la variabilidad morfológica de las flores (Schemke y Bierzychudek, 2001).

La selección natural es un proceso que preserva las variaciones, éstas se acumulan y se transmiten a la siguiente generación como respuesta. En consecuencia, la evolución procede de manera gradual (Darwin, 1859; Mayr, 1978; Dawkins, 1986; Endler, 1986; Nuñez-Farfán, 1993). Es necesario que existan tres condiciones para que se presente: 1) la variación, 2) su relación con la adecuación diferencial y 3) la herencia de estos caracteres en la población (Endler, 1986). La selección natural actúa sobre la variación fenotípica en la población afectando

los valores promedio del fenotipo (selección direccional) o las varianzas (selección estabilizante y disruptiva) dentro de la misma generación en diferentes episodios de selección (Arnold y Wade, 1984a; Arnold y Wade, 1984b).

La selección natural puede ser medida a través de la observación en la naturaleza. Lande y Arnold (1983) propusieron un modelo de regresión múltiple para cuantificar la selección natural en una generación. El modelo está basado en la correlación de Pearson. Este permite incluir varios caracteres morfológicos para determinar la forma y magnitud de la selección y el efecto directo e indirecto de la variación de los caracteres en la adecuación (Lande y Arnold, 1983; Mitchell-Olds y Shaw, 1987; Irwin, 2000). El modelo es usado en plantas para determinar la selección actuando sobre caracteres morfológicos con variación continua (Ver Endler, 1986; Kingslover *et al*, 2001).

En plantas, la producción de néctar y el tamaño, estructura y forma de la flor son ideales para llevar a cabo estudios de selección. Estos caracteres cumplen con las condiciones para que la selección natural opere y se pueden medir en el campo (Campbell *et al* , 1991; Johnston, 1991; Irwin, 2000, Gómez, 2000). Existe evidencia del efecto de la variabilidad de dichos caracteres sobre el éxito reproductivo que se refleja en la producción de frutos o semillas (Tia-Lynn y Stanton, 1991; Moller, 1995; Real y Ratchke, 1991; Mitchell y Waser, 1992; Hodges, 1995; Golubov *et al*. 1999; Salguero-Faria y Ackerman,

1999; Lara y Ornelas, 2001). Cuando una planta depende de la polinización zoofila para su reproducción, éstos caracteres permiten medir el efecto de la atracción y la recompensa en la producción de frutos y semillas en una generación.

Aunque existen diferentes presiones selectivas que influyen en el fenotipo floral (Gómez y Zamora, 2000; Maad, 2000), la selección natural mediada por insectos a través de la polinización es considerada la causa principal de la diversidad floral (Darwin, 1859; Stebbins, 1981; Burger, 1981; Galen, 1995; Judd et al., 1999). Los insectos ejercen suficiente fuerza en procesos de aislamiento reproductivo (Hodges y Arnold, 1994; Schemske y Bradshaw, 1999), especiación (Wesselingh y Arnold, 2000) y adaptación (Grant, 1992; Armbruster, 1997). Sin embargo, es necesario demostrar el efecto de la selección sobre los componentes reproductivos de la planta para determinar el valor adaptativo de los caracteres a los polinizadores y su papel en la evolución de las plantas con flor (Sánchez-Lafuente, 2002).

Los polinizadores son atraídos por efecto conjunto de varios caracteres, más que por un carácter individual (Herrera, 1993, Gómez, 2000). La forma y tamaño de la corola tienen relación con el tamaño del polinizador y afecta el transporte y deposición del polen (Meléndez-Ackerman et al., 1997, Sánchez-Lafuente, 2002). Además, la altura de la flor mejora su detección por los polinizadores (Cohen y Shmida, 1993; Spaethe et al., 2000). Por lo tanto, el análisis de selección natural debe integrar un grupo de caracteres estrechamente relacionados

con la adecuación que permita determinar de manera detallada el proceso selectivo individual e integrativo sobre los individuos (Lande y Arnold, 1983; Johnston, 1991; Irwin, 2000; Gómez, 2000).

*Tigridia meleagris* (Lindl.) Nichols. (Tigridieae, Iridaceae) es una especie abundante y de amplia distribución geográfica en México. Sus flores tienen una gran variabilidad en color y tamaño; producto, posiblemente, de la variedad y calidad de hábitats en que crece y a los efectos de interacciones bióticas (Rodríguez, 1999). Sin embargo, se conoce poco de su biología reproductiva, polinización, ecología e historia evolutiva (Molseed, 1970). En el presente trabajo se mide la magnitud y forma de la selección natural sobre el tamaño y forma de la corola y la producción de néctar en *T. meleagris*.



BIBLIOTECA CENTRAL

### Planteamiento del problema

La familia Iridaceae tiene una distribución geográfica amplia con centros de diversificación en África del Sur, América de Sur y México. En México, crecen 109 especies agrupadas en 17 géneros; de éstas 109 especies 43 son endémicas y 41 pertenecen al género *Tigridia* (Espejo-Serna y López-Ferrari, 1996b; Espejo-Serna et al., 2001; Rodríguez y Ortiz-Catedral, 2001).

La familia Iridaceae presenta gran variabilidad en la forma, arquitectura y color de la flor, y el género *Tigridia* no es la excepción. Rodríguez (1999) sugirió que las causas de dicha variabilidad es la reciente radiación adaptativa generada a partir de las relaciones planta-polinizador. Desafortunadamente, las observaciones en campo acerca de la biología de la polinización son escasas y las causas de la intrincada variación floral se mantienen desconocidas.

En África, los estudios en polinización de la familia Iridaceae han sido exhaustivamente investigados. Estos han permitido inferir el efecto de los polinizadores en la morfología floral en especies de los géneros *Aristea*, *Gladiolus*, *Homeria*, *Ixia*, *Leperousia*, *Moraea*, *Romulea*, *Sparaxis* y *Tritonia* (Goldblatt et al., 1995; Goldblatt et al., 1989; Goldblatt et al., 1998a; Goldblatt et al., 1998b). En cambio, en México la mayoría de los estudios sobre este grupo han sido taxonómicos (Molseed, 1970), florísticos (Espejo-Serna y López-Ferrari, 1996a; 1996b) y filogenéticos (Rodríguez, 1999). Aún no se han realizado

estudios relacionados a la interacción planta-polinizador los cuales tratan de explicar el origen y las causas de la variabilidad floral, en éste caso, el de la familia Iridaceae, lo que puede derivar en conclusiones erróneas sobre la evolución del grupo (Gould y Eldredge, 1979). Las interacciones ecológicas representan una alternativa para determinar su historia evolutiva y las causas de su diversificación.

*Tigridia meleagris* presenta características vegetativas y florales que la hacen un sistema interesante para el estudio de la polinización. De las vegetativas, destaca la variabilidad en el tamaño de la planta y en consecuencia la altura de la flor respecto al suelo. En la flor son notables la longitud, diámetro y color de los tépalos. Otro carácter importante es la posición de las anteras en relación a los estigmas, que impide la autopolinización a pesar de ser hermafroditas. Además, cada individuo produce una flor por día. Esta característica es importante en el sistema de apareamiento ya que elimina la posibilidad de geitonogamia. En consecuencia, se espera que *T. meleagris* dependa de los insectos como vectores de polen. Entonces, si la planta depende solo de una flor para atraer insectos sobre otros individuos de la misma especie, se espera que plantas con flores de mayor tamaño reciban más visitas que sus vecinos. Sakay (2000) remarca los conflictos que puede tener esta estrategia de atracción y sugiere hacer estudios en el sistema de polinización para explicar las causas y las ventajas evolutivas de esta estrategia. Estas características fenotípicas la convierten en un sistema idóneo para estudiar el papel de las estructuras de atracción y recompensa en la polinización de *T. meleagris*.

La medición de la selección natural integra la morfología, interacciones planta-polinizador y su efecto en la adecuación

(Johnston, 1991; Irwin, 2000; Gómez, 2001). Por lo tanto, este tipo de análisis es el ideal para llevar a cabo estudios evolutivos en caracteres florales de *Tigridia*. El presente estudio pretende determinar la magnitud y forma de la selección y su papel en la evolución floral de *T. meleagris* y contribuir al conocimiento del proceso evolutivo del género.

CUCBA



BIBLIOTECA CENTRAL

### Justificación

La adecuación es una medida de la eficiencia biológica de los individuos. En plantas, las medidas de adecuación utilizadas son la producción de frutos y semillas (Schemske y Horvitz, 1989; Johnston, 1991). A través de la medición de caracteres morfológicos, es posible cuantificar la contribución de cada fenotipo en la adecuación y relacionarlo con la polinización. En consecuencia, se determina el efecto de la variación fenotípica.

En plantas, los estudios de selección natural sobre caracteres morfológicos y florales se han utilizado con éxito para determinar las causas de la variación morfológica de diferentes especies (Campbell et al., 1991; Johnston, 1991; Irwin, 2000; Wilson y Thomson, 1996; Worley y Barret, 2000). Bajo este marco, la inclusión de la biología de la polinización en los modelos de selección, permiten hacer más consistente las hipótesis de adaptación. Este es el primer trabajo cuantitativo que se realiza sobre el efecto de los caracteres morfológicos en biología reproductiva de *Tigridia*.

La estabilidad de las interacciones planta-polinizador tienen un papel muy importante en la subsistencia de las plantas, insectos y vertebrados que participan en el sistema. Una gran cantidad de plantas dependen de los insectos como vectores de polen y se ha

documentado el efecto negativo de las interrupciones en las redes de los sistemas de polinización (Cox y Elqvist, 2000). La historia natural de *Tigridia meleagris* sugiere que los insectos son responsables de su polinización (Molsed, 1970; Aarssen, 2000). Aunque esta especie no está amenazada (NOM059-ECOL-1994 y NOM059-ECOL-2000), es importante conocer y describir su biología reproductiva para proponer mecanismos de preservación.

## Objetivos

### Objetivo general

1. Cuantificar la selección natural en *Tigridia meleagris* en el cerro El Col, municipio de Zapopan, Jalisco.

### Objetivos particulares

- 1.1 Cuantificar la correlación entre los caracteres de atracción y recompensa con la producción de frutos y semillas en *Tigridia meleagris*.
- 1.2 Determinar la contribución de las estructuras de atracción y recompensa en la adecuación de *Tigridia meleagris*.

### Metodología

#### Sitio de estudio.

La población estudiada de *Tigridia meleagris* se localiza en el municipio de Zapopan, Jalisco; en el cerro El Col a 6.7 km del pueblo de Santa Lucía por el camino a La Coronilla, 20°52'00''N y 103°30'56''W. Esta población crece a una altitud de 1900 m en un terreno de cultivo de agave azul (*Agave tequilana* Weber) y maíz (*Zea mays* L.). El clima de la zona es templado con lluvias de junio a octubre. La precipitación pluvial anual varía de 600-800 mm y la temperatura promedio oscila entre los 18°C y 20°C (Villalpando y García, 1993). Anteriormente, el área estuvo cubierta por bosque de encino y bosque tropical caducifolio pero ahora sólo se observan algunos de sus elementos en las cañadas y orillas de los terrenos de cultivo. En el estrato arboreo sobresalen *Ipomoea intrapilosa* Rose, *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth. y *Quercus resinosa* Liebm. Son abundantes las herbáceas bulbosas *Calochorthus purpureus* Baker, *Tigridia mexicana* Molseed ssp *passiflora* Molseed, *Tigridia meleagris* Molseed, *Bessera elegans* Schult., *Spreckellia formosissima* Herb, *Nemastylis tenuis* (Herb.) S. Wats. y *Oxalis* sp. Otras herbáceas comunes son *Solanum stenophyllidium* Bitter, *Manfreda scabra*

(Ortega) McVaugh, *Bomarea hirtella* (HBK) Herb. y *Dahlia coccinea* Cav.

**Descripción de la planta.**

*Tigridia meleagris* es una hierba bulbosa, con hojas plicadas, perenne y de entre 25 y 60 cm de altura (Molseed, 1970; Heinrich y Goldblatt, 1994). Las flores son péndulas y en forma de campana de 1.8 a 2.4 cm de largo. La flor está compuesta por seis tépalos; tres externos y tres internos. Su color varía del rosa claro al morado claro. Los tépalos internos son apiculados y presentan en el ápice una mancha amarilla. El interior de los tépalos es blanco y generalmente presentan manchas moradas, aunque existen poblaciones en las que las manchas están ausentes. El nectario es amarillo y se localiza en la parte basal de los tépalos interiores sobre su superficie. Tienen forma de "V" invertida que al traslape de los tépalos forman un triángulo (Molseed, 1970; McVaugh, 1989; Heinrich y Goldblatt, 1994). Los filamentos de los estambres están fusionados y forman un tubo. Las anteras son obtusas y su dehiscencia ocurre en la parte inferior. El estilo pasa a través del tubo formado por los filamentos, después se divide en tres ramas bifidas lo que produce seis brazos. El fruto es una cápsula oblonga y las semillas son globosas o piriformes y de color café.

*Tigridia meleagris* es una planta alógama. En general, la temporada de floración comienza en mayo y se extiende hasta

septiembre. Los frutos maduran al mismo tiempo. Sus flores son visitadas por abejas que colectan polen y néctar y escarabajos que se alimentan de los tépalos. Es muy probable que estos insectos sean los polinizadores.

#### **Trabajo de campo.**

Para medir la selección natural actuando sobre los caracteres florales de *Tigridia meleagris* se realizaron tres visitas por semana durante julio y agosto del 2001. En cada visita se medieron los caracteres florales de 25 individuos de un tamaño muestral de 75 individuos. De cada planta, se midió una flor por semana y como resultado, al final de la temporada de floración se medieron cuatro flores por individuo. Posteriormente, se realizaron visitas para la colecta de frutos. Los frutos y semillas colectados se preservaron de manera individual en bolsas de papel encerado para su conteo.

#### **Caracteres analizados.**

Para cuantificar el efecto de la variación de los caracteres morfológicos de la flor en la adecuación de *Tigridia meleagris*, se midieron la longitud de los tépalos, el diámetro de la flor, la distancia nectario-antenas, la distancia nectario-estigmas, la producción de néctar y la altura de la planta. La longitud de los tépalos y la altura de la planta son componentes de atracción. Existe evidencia de que individuos con flores más grandes son seleccionados basados en la adecuación femenina (Conner *et al.* 1996a; Conner *et al.* 1996b). Se conoce que la

altura de la planta tiene efecto en la detección de la misma durante el vuelo de los insectos visitantes (Spaethe et al. 2000). El volumen de néctar es componente de recompensa. Por último, el diámetro de la corola y las distancias nectario-estigmas y nectario-antenas son componentes de forma. Esto permite evaluar el efecto individual y en conjunto de los caracteres en la adecuación (Irwin, 2000).

Para determinar la atracción, se midió la longitud de los tépalos interior y exterior utilizando un vernier digital Mitutoyo al 0.002 de precisión. La longitud de un tépalo es la distancia entre la base y el extremo del ápice. La altura de la planta es la distancia entre la flor y el suelo y se estimó con un flexómetro (Johnston, 1991; Maad, 2000).

Para cuantificar la producción de néctar, la flor de cada individuo se cubrió durante una hora con bolsas de malla. Esto permite evitar que los insectos visiten y forrajear el néctar (Irwin, 2000). El néctar se colectó con tubos microcapilares no graduados de 10  $\mu$ l y 0.02 de precisión. La columna de néctar que se formó fue medida con un vernier digital y convertida a microlitros (Maloof, 2000). Se asume que la tasa de producción de néctar de *Tigridia meleagris* es constante y refleja la cantidad total de producción de néctar por flor. Esto permite medir el néctar de manera precisa en un intervalo corto. Es importante resaltar que el néctar influye en el transporte y la deposición de polen en los estigmas a través de la tasa de visita de polinizadores (Leslie y Ratchke, 1991).

El diámetro de la flor es la distancia entre tépalos opuestos (Gómez, 2000). La distancia nectario-antenas y distancia nectario-estigmas se midió con el vernier digital Mitutoyo al 0.002 de precisión. Estos tres componentes tienen influencia en el movimiento de los insectos al interior de la flor debido a la restricción que ejerce la forma de la flor al polinizador (Caruso, 2000).

La adecuación femenina relativa ( $W_f$ ) se estimó con base en el número de frutos producidos por planta (Campbell, 1989) utilizando la fórmula:

$$W_i = \omega / \bar{\omega}$$

donde  $\omega$  es el número de frutos producidos por individuo y  $\bar{\omega}$  es el número de frutos promedio producidos por el total de los individuos de la muestra en la población de estudio. De esta forma el valor relativo de la adecuación es 1 ( $W_i = 1$ ).

Las semillas se contaron en el laboratorio. Para facilitar el proceso, se tomaron 50 semillas de cada individuo y se pesaron en una balanza de precisión Scientech SP 350 al 0.001 de precisión. A continuación, se pesó el total de las semillas y se hizo una relación entre el peso de 50 semillas y el peso del total de las mismas para determinar el número total por individuo (Johnston, 1991). Después, se dividió la cantidad de semillas entre el número de frutos y se estimó la adecuación relativa. Los frutos dañados por herbívoros se excluyeron del análisis (Maad, 2000).

**BIBLIOTECA CENTRAL**

Durante las visitas a campo, se realizaron observaciones y recolectas de insectos para describir el mecanismo de polinización. Las flores de *Tigridia meleagris* abren de las 9 a las 17 hrs., aproximadamente. Durante la visita del insecto a la flor se observó si alguna parte de su cuerpo tuvo contacto con sus estructuras reproductivas y entonces se colectó. En laboratorio se observó la presencia de granos de polen en las partes del cuerpo del insecto que tuvieron contacto con las anteras y los estigmas. Esto nos permite inferir si son polinizadores potenciales (Goldblatt et al., 1989). Los insectos colectados se colocaron en bolsas de papel encerado de manera individual para evitar la contaminación de polen de otros insectos y se introdujeron en una cámara letal con acetato de etilo (modificado de Goldblatt et al., 1989). Los insectos colectados fueron identificados por Hugo Eduardo Fierros López del Centro de Estudios de Zoología de la Universidad de Guadalajara.

**Análisis estadístico.**

**Estadística descriptiva.** Las medias y las desviaciones estandar de los caracteres fenotípicos se calcularon con el programa estadístico SPSS Base 9.0 (1999), mientras que los coeficientes de variación fueron determinados con Microsoft Excel (1995).

**Correlación de caracteres.** El análisis de correlación entre el tamaño de la corola y la producción de néctar se llevó a cabo con el método de correlación de Pearson de Producto-momento.

Este análisis permite encontrar asociaciones entre variables de distribución continua (Bailey, 1995) y se ejecutó de manera múltiple incluyendo todas las variables para determinar el coeficiente de correlación con el número de frutos y semillas.

**Estimación de la selección.** La magnitud y la forma de la selección natural actuando sobre caracteres de *Tigridia meleagris* se cuantificó usando el método de regresión múltiple de Lande y Arnold (1983):

$$W_i = \beta_0 + \beta_1 x_i + \dots + \beta_j x_j + \frac{1}{2} (\gamma_{11} x_1 x_1 + \dots + \gamma_{jj} x_j x_j) + \sum \gamma_{ij} x_i x_j + e$$

donde  $W_i$  es la adecuación relativa individual,  $x_i$  y  $x_j$  son los valores fenotípicos de los individuos para los caracteres  $i$ ,  $j$ . El gradiente de selección  $\beta_1$  mide la selección direccional que actúa sobre los valores promedio de los caracteres y su signo indica la dirección del cambio. Por otro lado, los gradientes  $\gamma_{ii}$  miden la selección estabilizadora ( $\gamma$  negativas) o disruptiva ( $\gamma$  positivas). Este tipo de selección afecta generalmente la varianza de los caracteres. Además,  $\gamma_{ij}$  mide la selección correlativa sobre los caracteres  $ij$  en los individuos. Los coeficientes estadísticamente significativos indican la selección sobre combinaciones de caracteres y sobre cada uno de manera individual (Nuñez-Farfán, 1993).

El análisis de regresión múltiple de variables correlacionadas puede generar problemas de multicolinealidad. Esto resulta en matrices de varianza-covarianza singulares que provocan la

aparición de artefactos matemáticos que deforman el resultado de los análisis (Lande y Arnold, 1983; Maad, 2000). Para evitar este problema, se redujo el número de variables independientes aplicando un análisis de componentes principales (ACP).

La aplicación del ACP ofrece varias ventajas. Primero, permite determinar la contribución asociada de los caracteres. Segundo, reduce la dimensionalidad de las variables y por último resume la información de estas en vectores independientes (Lande y Arnold, 1983; Mitchell-Olds y Shaw, 1987, Pérez, 2001; Houle et al., 2002). El ACP identifica a los valores de los componentes que describen la mayor parte de la varianza. Estos se integraron en el análisis de regresión múltiple como variables independientes y la adecuación relativa de los frutos como variable dependiente.

Los componentes principales y el análisis de regresión múltiple se efectuaron con el programa estadístico JMP Statitics and Graphics Guide version 3.01. (1995) en el Laboratorio de Ecología Evolutiva del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México

### Resultados

Se midieron caracteres fenotípicos en 75 plantas ( $n$ ) de *Tigridia meleagris* para determinar la selección natural. Durante las mediciones no se observó daño causado por herbívoros en las flores y los frutos inmaduros. Sin embargo, durante la colecta de frutos maduros resultaron dañados los frutos de 43 plantas. En consecuencia, el tamaño de la muestra se redujo a 32 individuos con los cuales se realizaron los análisis estadísticos.

Los promedios y las desviaciones estandar para cada caracter medido en *Tigridia meleagris* se resumen en la tabla 1. El coeficiente de variación de los tépalos internos y los tépalos externos es similar. La misma tendencia se observa en el coeficiente de variación de la distancia nectario-antenas y la distancia nectario-estigmas. En resumen, los valores de variación fueron bajos (CV <15%, Tabla 1). Esto es consistente con trabajos que muestran valores homogéneos de variación en caracteres florales (Wolfe y Krstolic, 1999; Herrera, 1996; Williams y Conner, 2001). De igual manera, los intervalos de variación de los tépalos se encuentran entre los registrados por Molseed (1970). Por último, los coeficientes más altos se

observan en la producción de néctar, el número de frutos y el número de semillas.

#### **Correlación de caracteres.**

Los coeficientes de correlación de Pearson variaron entre los caracteres. Los resultados se resumen en el cuadro 2. El número de frutos y de semillas, considerados como reflejo de la adecuación, resultaron fuertemente correlacionados. Esto sugiere que cualquier efecto en la cantidad de frutos afecta la producción de semillas.

De los caracteres morfológicos, la altura y la distancia nectario-estigmas resultaron con correlaciones positivas con el número de frutos y semillas. Esto sugiere que plantas más altas tienen mayor éxito reproductivo y que la distancia nectario-estigmas es importante en la deposición de polen. El néctar, considerado componente de recompensa, mostró correlación positiva, pero débil, con la producción de frutos y semillas sugiriendo poca influencia en la adecuación.

Los tépalos mostraron coeficientes positivos entre sí, con las distancias nectario-anteras, con las distancias nectario-estigmas y el diámetro de la flor. Por otro lado, se observa un coeficiente negativo entre el tamaño del tépalo interior y el volumen de néctar. El nectario se encuentra en el tépalo interior sugiriendo conflictos en la asignación de recursos.

### **Análisis de componentes principales (ACP).**

Las correlaciones entre los caracteres morfológicos de *Tigridia meleagris* hicieron necesario un ACP para independizar las variables y llevar a cabo el análisis de regresión. La altura no se incluyó en este análisis por no ser carácter floral. Además que puede afectar el ACP creando confusión en la explicación de los componentes.

El ACP mostró que los primeros tres componentes explican el 83.34 % de la varianza acumulada (Tabla 3). Los valores considerados en el componente principal 1 (CP1) fueron positivos y presentaron una magnitud similar entre sí. La interacción entre los caracteres en este componente representan una variable de talla de la flor. El componente principal 2 (CP2) presenta valores negativos para los tépalos interiores y exteriores y positivos para las distancias nectario-antenas y nectario-estigmas indicando que el CP2 es componente de la forma de la flor (Irwin, 2000). Es decir, las distancias nectario-antenas y nectario-estigmas en relación al los tépalos interior y exterior. Por último, el CP3 es explicado por el tépalo exterior y por el néctar. El néctar es el que presenta la mayor carga explicativa lo que sugiere que es un componente de recompensa.

### **Selección fenotípica**

En los análisis de regresión se usaron los componentes principales ACP como variables independientes y el número

relativo de frutos como variable dependiente. Debido a la independencia de los componentes principales, el análisis de selección se llevo a cabo con el modelo de regresión simple. Se detectó selección direccional positiva significativa actuando sobre la altura de la planta y en la forma de la flor (CP2).

La altura ( $R^2 = 0.366$ ,  $F = 0.0019$ ) explica parte de la variación de la adecuación de *Tigridia meleagris* (Fig. 1a). Según el modelo, plantas más altas son más fáciles de detectar por polinizadores. Por otro lado, el efecto de la forma de la flor ( $R^2 = 0.343$ ;  $F = 0.0416$ ) también explica la variación en la adecuación de *T. meleagris* (Fig. 1c). Esto sugiere que la selección está actuando en flores que muestran la disposición de los caracteres reproductivos adaptada al tamaño de los polinizadores. La forma permite manipular el comportamiento del polinizador dentro de la flor asegurando el transporte efectivo del polen a los estigmas (Johnston, 1991).

No se detectó selección significativa actuando sobre el tamaño de la flor (CP1) y la recompensa (CP3). Los insectos que visitan a *Tigridia meleagris* son generalistas. Esto puede causar la ausencia de selección en el tamaño y la recompensa (Figs. 1b y 1d).

#### **Determinación y comportamiento de los insectos.**

Durante cada visita al campo se invirtieron 30 minutos en la colecta y observación de los insectos. Se determinaron cuatro especies de abejas (Hymenoptera) pertenecientes a los géneros

*Apis* y *Exomalopsis* (Apidae), *Colletes* (Colletidae) y *Calliopsis* (Andrenidae). Además, se colectó otro insecto perteneciente al orden Coleoptera y la familia Staphylinidae.

**Observaciones en laboratorio.** En el laboratorio, los insectos fueron examinados con la ayuda del microscopio estereoscópico. Se encontró que las abejas presentaban cargas de polen conspicuas de color amarillo en las patas traseras y granos dispersos en el dorso del tórax y el dorso del abdomen. En el coleóptero, no se observó contacto con las partes reproductivas de la flor. Al revisar su cuerpo se confirmó que no presentaba granos de polen insertados. En consecuencia, se descartó como polinizador.

**Comportamiento de los insectos.** Durante las visitas de los insectos, se observó cuidadosamente que partes de su cuerpo tenían contacto con las partes reproductivas de la flor. *Apis*, *Exomalopsis* y *Colletes* se comportaron de manera similar durante las visitas a las flores de *Tigridia meleagris* (Fig. 2). No se detectó un patrón específico para la elección del sitio de aterrizaje, sin embargo, los insectos mostraron preferencia por los tépalos interiores. El color amarillo del ápice y nectario contrasta con el color blanco, morado o rosado del resto del tépalo. Esto sugiere la existencia de una guía nectararia (Springel, 1793).

Debido a la forma de campana de la flor y a la posición de las anteras y los estigmas, las abejas hacen contacto tres veces



## BIBLIOTECA CENTRAL

durante cada visita. En la primera, la parte dorsal del tórax hace contacto con los estigmas al introducirse a la flor para forrajear al néctar. Este contacto puede promover la deposición de polen ajeno en los estigmas asegurando la polinización cruzada. Durante la colecta del néctar, las abejas se mueven sobre la base de la flor manteniendo contacto continuo de la parte dorsal del tórax y abdomen con la cara inferior de las anteras donde presentan el polen. Como resultado, el polen se inserta en dichas partes del cuerpo del insecto. Al salir de la flor, hacen contacto por segunda vez con los estigmas. Ya en la parte superior de la flor, las abejas se posan sobre las ramas del estilo donde transfieren el polen de las partes dorsales a las cargas de las patas. Al mismo tiempo, hacen contacto por tercera vez.

Es importante notar la procedencia del polen depositado en cada contacto. En el primer contacto, se asegura que el polen depositado en el estigma procede de otro individuo. En contraste, durante la dos subsecuentes deposiciones, es posible el contacto del polen con los estigmas de la misma planta y como resultado la posibilidad de autopolinización. Es de igual importancia mencionar que durante el forrajeo del néctar, las abejas no presentaron vibración de las alas, lo que descarta la polinización causada por este mecanismo. La depresión por endogamia es un mecanismo común en especies con sistema de apareamiento alógamo. Este proceso reduce la adecuación de las poblaciones a través de la disminución en la producción de

semillas o disminuyendo el éxito reproductivo de la siguiente generación. *Tigridia meleagris* presenta generalmente una flor por día. Esta característica elimina la oportunidad de autopolinización por geitonogamia y aumenta la posibilidad de que el polen insertado sea de otro individuo. Sin embargo, es posible que los insectos promuevan la intrapolinización - polinización con polen de la misma flor- llevando a los individuos a la disminución del éxito reproductivo individual por endogamia o simplemente por la disminución en la cantidad de apareamientos exitosos. Es necesario investigar detalladamente el sistema de apareamiento, el efecto de los polinizadores en los patrones de dispersión del polen y sus consecuencias en la estructura de la población.

El comportamiento de *Calliopsis* sp. dificultó su observación. El insecto volaba con cualquier movimiento en la flor, no se pudo observar su comportamiento durante la visita. Sin embargo, debido a su tamaño pequeño en relación con las distancias entre las partes reproductivas de la flor se sugiere que no presentan contacto. Además, su tamaño es inferior en relación al de los otros insectos colectados. En consecuencia, no se consideraron polinizadores potenciales.

### Discusión y conclusiones

Determinar el papel de la variación floral es importante para entender el proceso evolutivo en las angiospermas. La variación floral en *Tigridia meleagris* fue documentada por Molseed (1970). Sin embargo, no se había estudiado desde una perspectiva ecológica-evolutiva. Por otro lado, determinar el efecto de la variación intrapoblacional en la adecuación, y al mismo tiempo, encontrar los caracteres que son sujetos de selección es importante para entender la forma en que esta opera (Conner et al., 1996a; y Conner et al., 1996b; Irwin, 2000).

Coeficientes de variación.

Los coeficientes de variación en los caracteres florales de *Tigridia meleagris* pueden ser explicados por el efecto del genotipo, el desarrollo, la funcionalidad y por el efecto del ambiente (Williams y Conner, 2001).

Coeficientes de correlación.

La variación en las características medidas en las flores sugieren diferentes presiones de selección para cada grupo de caracteres asociados. Esto concuerda con los resultados encontrados por Wolfe y Krstolic (1999) en los coeficientes de variación. Además, los coeficientes de variación similares de los tépalos interior y exterior y las distancias nectario-antenas y nectario-estigmas concuerdan con los pares de

variación formados por los coeficientes de correlación de Pearson (Cuadro 1 y 2). Esta correlación sugiere una integración fenotípica de los caracteres en la arquitectura de la flor. Murren et al. (2002) encontraron patrones de correlaciones similares en el género *Brassica* que apoyan, de igual manera, la integración fenotípica de caracteres. La integración fenotípica es un fenómeno que ocurre con regularidad. Esta puede ser explicado por la existencia de episodios de selección anteriores que favorezcan combinaciones de caracteres que hagan más eficiente la adecuación de las especies (Conner y Sterling, 1995; Wolfe y Krstolic, 1999). Otra posibilidad es que éstas asociaciones pueden estar determinadas por correlaciones genéticas y de desarrollo entre caracteres.

#### **Selección sobre la forma, la altura y el comportamiento de los insectos.**

Los coeficientes de regresión apoyan la hipótesis de que la altura de la planta mejora la adecuación. Esto se refleja en la producción de un mayor número de frutos. Otros estudios han demostrado el efecto positivo de esta variable. Donnelly et al., (1998) encontraron que plantas más altas de *Verbascum thapsus* (Scrophulariaceae) son seleccionadas sobre sus vecinos más pequeños. Por otro lado, Spaethe et al., (1999) mostraron la influencia de la altura en el comportamiento selectivo de *Bombus terrestris* en un estudio experimental. Los resultados son consistentes con la idea de que la altura de la planta

incrementa la eficacia biológica los individuos (Andersson, 1994). Existe la posibilidad de que plantas más altas sean más competentes en la atracción de polinizadores. Por otro lado, Donnelly et al., (1998) sugieren que los insectos pueden estar correlacionando de manera positiva la altura de la planta con la recompensa. Sin embargo, las correlaciones para la altura y el néctar de este trabajo muestran que no existe una correlación. Es necesario hacer un estudio que explique detalladamente el proceso electivo de los insectos sobre la altura de la flor.

De igual forma, la selección direccional positiva sobre la forma de la flor es consistente con la hipótesis de selección simultánea sobre varios caracteres (Lande y Arnold, 1983). La variación de la distancia entre la base de la flor y las anteras afecta, en primera instancia, la carga del polen. Otro factor, es la disposición de los estigmas respecto a los tépalos. Este afecta la deposición del polen y el origen de este mismo (Johnston, 1991). *Tigridia meleagris* es una especie alógama, como resultado la inserción de polen del mismo individuo puede generar disminución en la producción de semillas afectando de manera negativa su adecuación. Los resultados de la selección operando sobre la forma de la flor contrastan con los encontrados por Conner et al., (1996a) en *Raphanus raphanistrum*, Irwin (2000) en *Trillium erectum* y *Trillium grandiflorum* y Williams y Conner (2001) en *Raphanus raphanistrum*. En estos estudios no se detectó selección sobre la forma de la flor debido a que el proceso de selección en caracteres

correlacionados es generalmente débil (Endler, 1986). La selección actuando sobre la forma en *Tigridia meleagris* sugieren que existe un proceso de adaptación al tamaño de los polinizadores. Otra explicación es que el cambio en la composición de insectos puede estar afectando la forma de respuesta de la selección de una temporada reproductiva a otra (Campbell et al., 1991). Es necesario hacer estudios durante varios años que permitan comprobar estas hipótesis.

Debido a que *Tigridia meleagris* produce solo una flor por día, se esperaría que individuos con flores más grandes presentaran mayor adecuación. Sin embargo, el modelo no detectó efecto significativo de la talla de flor en la adecuación de *T. meleagris*, esto sugiere que la atracción depende de la altura de planta (Andersson, 1994). Por otro lado, el tamaño de las flores afecta la forma. Como resultado, es posible que las flores más grandes si reciban más visitas pero no tengan éxito en la fecundación. Investigar la relación entre el tamaño de las flores y el tamaño de los insectos puede permitir comprobar esta hipótesis.

De igual manera, no se observó selección actuando sobre el componente de recompensa. Esto puede ser causado por la alta variabilidad que muestran los individuos de *T. meleagris* en la producción de néctar.

La falta de detección en los componentes puede ser explicada de varias formas: 1) esta puede ser afectada por la

disminución del tamaño de muestra que se presentó durante el estudio. Se recomiendan tamaños de muestra mayores de 100 individuos para evitar problemas estadísticos (Conner *et al.*, 1996b; Kingsolver *et al.*, 1999); 2) la selección natural es un fenómeno difícil de detectar en condiciones naturales por su debilidad (Endler, 1986), sin embargo, su no detección en la talla de la flor, no significa que no este operando; y 3) la falta de alguna variable correlacionada no considerada, puede afectar su detección (Conner *et al.*, 1996a).

La falta del registro de número de visitas de los polinizadores es una limitante de este estudio. Las conclusiones son preliminares pero están respaldadas con otras investigaciones similares (Campbell *et al.* 1991; Johnston, 1991; Tia-Lynn y Stanton, 1991; Real y Ratchke, 1991; Mitchell y Waser, 1992; Hodges, 1995; Moller, 1995; Golubov *et al.* 1999; Salguero-Faria y Ackerman, 1999; Irwin, 2000, Gómez, 2000; Lara y Ornelas, 2001). Por otro lado, no es posible inferir sobre la variación en la producción de semillas que pudo ser afectada por la visita diferencial (Tia-Lynn y Stanton, 1991; Moller, 1995; Real y Ratchke, 1991; Mitchell y Waser, 1992; Hodges, 1995; Golubov *et al.*, 1999; Salguero-Faria y Ackerman, 1999; Lara y Ornelas, 2001). Aún sin los registros del número visitas, el estudio de selección mostró que los caracteres florales son objetivo de selección por polinizadores apoyando la hipótesis de que los caracteres florales contribuyen a la adecuación de *T. meleagris*.

Más estudios son necesarios para entender la forma en que opera la selección natural en Iridaceae. Es fundamental conocer las estrategias de apareamiento de las especies, los sistemas de polinización, la composición y efectividad de los polinizadores y la selección fenotípica con estudios que tomen en cuenta la historia de vida de las plantas. Además, es necesario hacer estudios moleculares que permitan aclarar las relaciones filogenéticas y la diversidad genética de las poblaciones para apoyar a las hipótesis evolutivas (Molseed, 1970; Rodríguez, 1999). Iridaceae es una familia de reciente radiación en México y Centro América, su estudio puede ayudar a entender el proceso evolutivo.

## Bibliografía

- Aarssen, L. 2000. Why are most selfers annuals? A new hypothesis for the fitness benefit of selfing. *Oikos* 89: 606-612.
- Armbruster, S. 1997. Exaptation link evolution of plant-herbivore and plant-pollinator interactions: a phylogenetic inquiry. *Ecology* 78: 1661-1672.
- Bailey, N. 1995. *Statistical methods in biology*. 3rd edition. Press Syndicate of the University of Cambridge, UK. 255pp.
- Burger, W. C. 1981. Why are there so many flowering plants? *Bioscience* 3: 572-581.
- Campbell, D. R., N. M. Waser, M. V. Price, E. A. Lynch y R. J. Mitchell. 1991. Components of phenotypic selection: pollen export and flower corolla width in *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 45: 1458-1467.
- Caruso, C. M. 2000. Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution* 54: 1546-1557.
- Castellanos, M. C., P. Wilson y J. D. Thompson. 2002. Dynamic nectar replenishment in flowers of *Penstemon* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 89: 111-118.
- Cohen, D. y A. Shmida. 1993. The evolution of flower display and reward. *Evolutionary Biology*. 27: 197-243.
- Conner, J. K., S. Rush y P. Jennetten. 1996a. Measurements of natural selection on floral traits in wild radish (*Raphanus raphanistrum*). I. Selection through lifetime female fitness. *Evolution* 50: 1127-1136.
- Conner, J. K., S. Rush, S. Kercher y P. Jennetten. 1996b. Measurements of natural selection on floral traits in wild radish (*Raphanus raphanistrum*). II. Selection through lifetime male and female total fitness. *Evolution* 50: 1137-1146.

- Cox, P y T. Elmqvist. 2000. Pollinator extinction in the pacific islands. *Conservation Biology* 14: 1237-1239.
- Darwin, C. 1859. El origen de las especies por la selección natural. Editora Nacional. México 360pp.
- Dawkins, R. 1986. The blind watchmaker. Oxford University Press, UK. 351pp.
- Donnelly, S. E., C. J. Lortie y L. W. Aarssen. Pollination in *Verbascum thapus* (Scrophulariaceae): the advantage of being tall. *American Journal of Botany* 85: 1618-1625.
- Endler, J. 1986. Natural selection in the wild. Princeton University Press. USA. 336pp.
- Espejo-Serna, A. y A. López-Ferrari. 1996a. Comentarios florísticos-ecológicos sobre las Iridáceas mexicanas. *Acta Botánica Mexicana* 34: 25-47.
- Espejo-Serna, A y A. López-Ferrari. 1996b. Las monocotiledóneas mexicanas: una sinopsis florística, parte IV. CNFM-UAMY-CONABIO. México 43-59pp.
- Espejo-Serna, A y A. López-Ferrari. 2001. Two new species of mexican Iridaceae. *Acta Botánica Mexicana* 55: 21-28.
- Galen, C. 1995. Why do flowers vary? *Bioscience* 49: 631-640.
- Grant, V. 1992. Floral isolation between ornithophilous and sphingophilous species of *Ipomopsis* and *Aquilegia*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 89: 11828-11831.
- Goldblatt, P., P. Bernhardt, and J. Manning. 1989. Notes on the pollination mechanisms of *Moraea inclinata* and *M. brevistyla* (Iridaceae). *Plant Systematics and Evolution* 163: 201-209.
- Goldblatt, P., P. Bernhardt, and J. Manning. 1998a. Pollination of petaloid geophytes by monkey beetles (Scarabaeidae: Hopliini) in Sothern Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 215-230.
- Goldblatt, P., J. C. Manning, and P. Bernhardt. 1995. Pollination biology of *Lapeirousia* subgenus *Lapeirousia* (Iridaceae) in Southern Africa; floral divergence and adaptation fro long-tongued fly pollination. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 517-434.
- Goldblatt, P., J. C. Manning, and P. Bernhardt. 1998b . Adaptive radiation of bee-pollinated *Gladiolus* species (Iridaceae)

- in southern Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 492-517.
- Goldblatt, P. y J.C. Manning. 2000. The long-proboscid fly pollination system in Southern Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 87: 146-170.
- Golubov, J., L. E. Eguiarte, M. C. Mandujano, J. López-Portillo y C. Montaña. 1999. Why be a honey mesquite? Reproduction and mating system of nectarful and nectarless individuals. *American Journal of Botany* 86: 855-963.
- Gómez, J. M. 2000. Phenotypic selection and response to selection in *Lobularia maritima*: importance of direct and correlational components of natural selection. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 689-699
- Gómez, J. y R. Zamora. 2000. Spatial variation in the selective scenarios of *Homathophylla spinosa* (Cruciferae). *The American Naturalist* 155: 657-668.
- Gould, S. J. y R. C. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London, Botany* 205: 581-598.
- Henrich, J. y P. Goldblatt. 1994. Iridaceae: descripción de la familia y clave genérica. En: Gerrit, D., M. Souza y A.Q. Charter (eds.) *Flora Mesoamericana* 6: Alismataceae a Cyperaceae. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 71-80pp.
- Herrera, C. M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. En: Lloyd, D. y S. Barrett Eds. *Floral Biology: studies on Floral Evolution in animal-pollinated plants*. Chapman & Hall. USA. 65-87pp.
- Houle, D., J. Mezey y P. Galpern. 2002. Interpretation of the results of the common principal component analyses. *Evolution* 56: 433-440.
- Hodges, S. y S. Arnold, 1994. Floral and ecological isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 2493-2496.
- Hodges, S. 1995. The influence of nectar production on hawkmoths behavior, self pollination, and seed production in

- Mirabilis multiflora* (Nyctaginaceae). American Journal of Botany 82: 197-204.
- Irwin, R. E. 2000. Morphological variation and female reproductive success in two sympatric *Trillium* species: evidence for phenotypic selection in *Trillium erectum* and *Trillium grandiflorum* (Liliaceae). American Journal of Botany 87: 205-214.
- Johnston, M. O. 1991. Natural selection on floral traits in two species of *Lobelia* with different pollinators. Evolution 45: 1468-1479.
- Judd, W., C. Campbell, E. A. Kellogg y P. Stevens. 1999. Plant Systematics: a phylogenetic approach. Sinauer Associates. USA. 464pp.
- Kingsolver, J. G., H. E. Hoekstra, J. M. Hoekstra, D. Berrigan, S. N. Vignieri, C. E. Hill, A. Hoang, P. Gilbert y P. Beerli. 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. The American Naturalist 157: 245-261.
- Lande, R. y S. J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. Evolution 37: 1210-1226.
- Lara, C. y F. Ornelas. 2001. Nectar theft by Hummingbird flower mites and its consequences for seed set in *Moussonia depeana*. Functional Ecology 15: 78-84.
- Maad, J. 2000. Phenotypic selection in the Hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: targets and fitness surfaces. Evolution 54: 112-123.
- Mayr, E. 1978. La evolución. Investigación y Ciencia 26: 7-16.
- Maloof, J. 2000. Reproductive biology of the North American subalpine plant: *Corydalis caseana* A. Gray ssp. *brandegei* (S. Watson) G. B. Ownbey. Plant Species Biology 15: 281-288.
- Meléndez-Ackerman, E., D. R. Campbell y N. M. Waser. 1997. Hummingbird behavior and mechanisms of selection on flower color in *Ipomopsis*. Ecology 78: 2532-2541.
- Mitchell, R. J. y N.M. Waser. 1992. Adaptive significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production: pollination success of single flowers. Ecology 73: 633-638.
- Mitchell-Olds, T. y R. G. Shaw. 1987. Regression analysis of natural selection: statistical inference and biological interpretation. Evolution 41: 1149-1161.

- Moller, A. P. 1995. Bumblebee preference for symmetrical flowers. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 92: 2228-2292.
- Molseed, E. 1970. The genus *Tigridia* (Iridaceae) of Mexico and Central America. University of California Press. USA. 113pp
- Núñez-Farfán, J. 1993. Selección natural en el campo: revisión de la evidencia reciente. En: Núñez-Farfán, J. y C. Cordero. eds. Tópicos selectos de Biología Evolutiva. UNAM. México. 19-59pp
- Pérez de la Rosa, J. A. 2001. Variación morfológica y taxonomía de *Pinus* grupo *Oocarpa* (Martínez, 1948), Pinaceae. Tesis Doctoral de la facultad de Ciencias. UNAM. 321pp.
- Real, L. A. y B. J. Ratchke. 1991. Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. Ecology 72: 149-155.
- Rodríguez, A. O. Vargas-P., E. Villegas-F. y K. Systma. 1994. Nuevos informes de Iridáceas (Tigridieae) en Jalisco. Boletín del Instituto de Botánica 4: 39-47.
- Rodríguez, A. 1999. Molecular and morphological systematics of the "tiger flower" group (Tribe trigridieae: Iridaceae) Biogeography and evidence for the adaptative radiation of the subgenus *trigridiinae*. Tesis doctoral por la Universidad de Wisconsin. 225pp
- Rodríguez, A. y L. Ortiz-Catedral. 2001. La tribu Trigridieae (Iridaceae) en México. Scientia-CUCBA 3: 123-136.
- SAS Institute Inc. (1995). JMP Statistics and Graphics Guide, Version 3.1, SAS Institute Inc., Cary, NC (ISBN 1-55544-679-5)
- Sakay, S. 2000. Size-number trade-off and allocation to flower production in animal pollinated flowers. Plant Species Biology 15: 261-268.
- Salguero-Faria, J. y J. D. Ackerman. 1999. A nectar reward: is more better. Biotropica 31: 303-311.
- Sánchez-Lafuente, A. M. 2000. Floral variation in the generalist perennial herb *Paeonia broteroi* (Paeoniaceae): Differences between regions with different pollinators and herbivores. American Journal of Botany 89: 1260-1269.
- Schemske, D. W y C. C. Horvitz. 1989. Temporal variation in selection on floral character. Evolution 43: 461-465.



## BIBLIOTECA CENTRAL

- Schemske, D. W. y H.D. Bradshaw. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 96: 11910-11915.
- Schemske, D.W. y P. Bierzychudek. 2001. Perspective: Evolution of flower color in the desert annual *Linnanthus parryae*: Wright revisited. *Evolution* 55: 1269-1282.
- Spaethe, J., J. Tautz y L. Chittka. 2000. Visual constraints in foraging bumblebees: Flower size and color affect the search time and flight behavior. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 98: 3898-3903.
- Springel, C. K. 1793. Discovery of the secret of the nature in the structure and fertilization of flowers. En: Lloyd, D. y S. H. Barrett Eds. *Floral Biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman & Hall, USA. 3-43pp.
- SPSS Base 9.0. 1999. Application Guide. Chicago. Ill. USA 412pp
- Steiner, K. 1998. Beetle pollination of peacock moreas (Iridacea) in South Africa. *Plant Systematics and Evolution* 209: 47-65.
- Stebbins, G. L. 1981. Why are there so many species of flowering plants. *Bioscience* 31: 572-577.
- Tia-Lynn, A. y M. Stanton, 1991. Seasonal variation on pollination dynamics of sexually dimorphic *Sidalcea oregana* ssp. *spicata* (Malvaceae). *Ecology* 72: 993-1003.
- Villalpando, F. y E. García. 1993. *Agroclimatología del estado de Jalisco*. Universidad de Guadalajara. México. 80pp.
- Wesselingh, R. Y M. Arnold. 2000. Pollinator behavior and the evolution of Louisiana iris hybrid zones. *Journal of Evolutionary Ecology* 13: 171-180.
- Williams, J. L. y J. K. Conner. 2001. Sources of phenotypic variation in floral traits in wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 88: 1577-1581.
- Wilson, P y J.D. Thompson, 1996. How do flowers diverge? En: Lloyd, D. y S. Barrett Eds. *Floral Biology: studies on Floral Evolution in animal-pollinated plants*. Chapman & Hall. USA. 88-111pp.
- Wolf, L. M. y J. L. Krstolic. 1999. Floral symmetry and its influence on variance in flower size. *The American Naturalist* 4: 484-488.

Worley, A. y S. Barrett. 2000. Evolution of floral display in *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae): direct and correlated response to selection on flower size and number. *Evolution* 54: 1533-1545.

Cuadro 1. Intervalos de variación, promedios, desviaciones estandar y coeficientes de variación para los caracteres considerados en el análisis fenotípico de *Tigridia meleagris*.

	Valor Mínimo	Valor Máximo	Promedio	Desviación estandar	Coefficiente de variación (%)
Altura (cms)	22.20	46.10	35.9619	5.8627	16.307
Tepalo interno (mm)	13.80	19.96	16.2627	1.5087	9.273
Tepalo externo (mm)	16.02	22.27	18.8147	1.4284	7.589
Volúmen nectar ( $\mu$ l)	0.99	7.36	3.0962	1.6473	53.169
Diámetro (mm)	10.41	24.18	18.3343	2.9417	16.044
Distancia nect- ante (mm)	4.50	7.09	6.0709	0.6824	11.232
Distancia nect- esti (mm)	5.06	8.19	6.7937	0.7857	11.564
Numero de Frutos	2.00	16.00	6.6875	2.7759	41.508
Número de semillas	46.00	973.68	273.6500	192.4868	70.340

n=32

Cuadro 2. Prueba de Correlación de Pearson producto-momento para los caracteres considerados en el análisis de *Tigridia meleagris*. Todas las correlaciones resultaron significativas ( $P= 0.05$ ).  $n= 32$

	Altura	Tépalo interno	Tépalo externo	Volúmen de Néctar	Diametro	Distancia Nectario Anteras	Distancia Nectario Estigmas	Número de frutos	Número de semillas
Altura	1.000								
Tépalo interno	0.213	1.000							
Tépalo externo	0.137	0.676	1.000						
Volúmen nectar	-0.005	-0.237	0.055	1.000					
Diametro	0.099	0.310	0.353	-0.182	1.000				
Distancia nectario anteras	0.145	0.229	0.319	-0.116	0.485	1.000			
Distancia nectario estigmas	0.019	0.062	0.171	-0.003	0.449	0.788	1.000		
Número de frutos	0.503	-0.167	-0.051	0.127	0.108	0.118	0.242	1.000	
Número de semillas	0.280	-0.138	-0.016	0.265	0.130	0.067	0.212	0.827	1.000

$n= 32$

Cuadro 3. Análisis de componentes principales (ACP) para los caracteres morfológicos florales de *Tigridia meleagris*. n=32. Los valores en negritas fueron considerados para explicar los componentes principales.

---

Eigenvectors:

---

Tepalo interno	<b>0.37697</b>	<b>-0.59912</b>	0.00356
Tepalo externo	<b>0.41024</b>	<b>-0.46551</b>	<b>0.37534</b>
Volumen Nectar	-0.1340	0.16806	<b>0.91608</b>
Diametro	<b>0.46297</b>	0.06281	-0.12754
Distancia nectario-Antera	<b>0.50976</b>	<b>0.35538</b>	-0.00051
Distancia nectario-estigma	<b>0.44433</b>	<b>0.51563</b>	0.06029
Eigenvalor	2.5836	<b>1.3705</b>	1.0466
Porcentaje individual	43.0599	22.8418	17.4431
Porcentaje acumulado	43.0599	65.9018	83.3449

---

Figura 1. Regresiones de la altura y los componentes principales (CP). WrelFr es la adecuación relativa femenina en frutos. La altura y la forma de la flor resultaron significativos (Figuras 1a y 1c). Las regresiones sobre la talla de la flor y la recompensa resultaron no significativos (Fig 1b y 1d).

Figura 1a. Efecto de la altura en la adecuación relativa de los frutos.

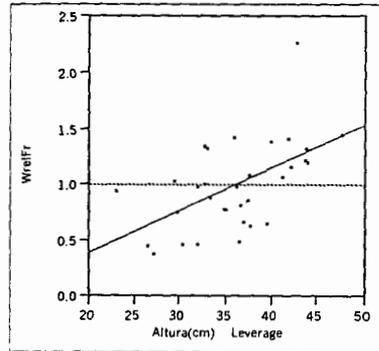


Fig 1b. Efecto de la talla de la flor en la adecuación relativa de los frutos. Prin1 es el CP1 que se refiere a la talla de la flor.

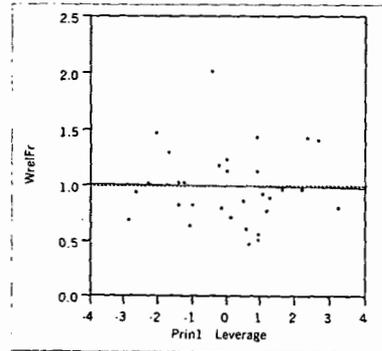


Figura 1. Regresiones de la altura y los componentes principales (CP). WrelFr es la adecuación relativa femenina en frutos. La altura y la forma de la flor resultaron significativos (Figuras 1a y 1c). Las regresiones sobre la talla de la flor y la recompensa resultaron no significativos (Fig 1b y 1d).

Figura 1c. Efecto de la forma de la flor en la adecuación relativa. Prin2 es el CP2 que se refiere a la forma de la flor.

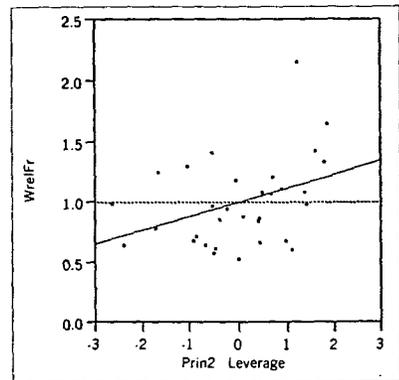


Figura 1d. Efecto de la recompensa en la adecuación relativa determinada en frutos. Prin3 es el CP3 que se refiere a la recompensa

