



Universidad Autónoma de Querétaro
Facultad de Ciencias Naturales
Licenciatura en Biología

**“BIOLOGÍA FLORAL DE *MOSTACILLASTRUM GRACIELAE*
(BRASSICACEAE)”**

Tesis

Que como parte de los requisitos para obtener el grado de
Licenciado en Biología

Presenta:

BEATRIZ ARACELI VELÁZQUEZ SIERRA

Dirigido por:

DRA. MAHINDA Y DÍAZ DE SALAS

Centro Universitario
Mayo 2017
Querétaro, Qro.,
México



Universidad Autónoma de Querétaro
Facultad de Ciencias Naturales
Licenciatura en Biología

**“BIOLOGÍA FLORAL DE *MOSTACILLASTRUM GRACIELAE*
(BRASSICACEAE)”**

Tesis

Que como parte de los requisitos para obtener el grado de
Licenciado en Biología

Presenta:

BEATRIZ ARACELI VELÁZQUEZ SIERRA

Dirigido por:

DRA. MAHINDA Y DÍAZ DE SALAS

Sinodales

Dra. Mahinda Martínez y Díaz de Salas

Presidente

_____ firma

M. en C. Oliva del Carmen Ramírez Segura

Secretario

_____ firma

Dr. Luis Gerardo Hernández Sandoval

Vocal

_____ firma

M. en C. Olga Lidia Gómez Nucamendi

Suplente

_____ firma

Centro Universitario
Mayo 2017
Querétaro, Qro.,
México



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE QUERÉTARO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES



Votos aprobatorios del director del trabajo de titulación

Querétaro, Qro., a 10 de marzo de 2017.

H. Consejo Académico de la Facultad de Ciencias Naturales
H. Consejo Interno de la Licenciatura en Biología

PRESENTE

Por este conducto comunico a ustedes que he revisado el trabajo de Tesis Individual, titulado: Biología floral de *Mostacillastrum graciolae* (Brassicaceae) de la alumna Beatriz Araceli Velázquez Sierra con número de expediente 153108 de la Licenciatura en Biología y una vez habiéndolo encontrado satisfactorio, **doy mi voto aprobatorio**, para que continúe sus trámites de titulación.

ATENTAMENTE

Dra. Mahinda Martínez y Díaz de Salas
Clave 4667
Director



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE QUERÉTARO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES



Votos aprobatorios del asesor del trabajo de titulación

Querétaro, Qro., a 10 de marzo de 2017.

H. Consejo Académico de la Facultad de Ciencias Naturales
H. Consejo Interno de la Licenciatura en Biología

PRESENTE

Por este conducto comunico a ustedes que he revisado el trabajo de Tesis Individual, titulado: Biología floral de *Mostacillastrum gracielae* (Brassicaceae) de la alumna Beatriz Araceli Velázquez Sierra con número de expediente 153108 de la Licenciatura en Biología y una vez habiéndolo encontrado satisfactorio, **doy mi voto aprobatorio**, para que continúe sus trámites de titulación.

ATENTAMENTE

M. en C. Oliva del Carmen Ramirez Segura
Clave 12586
Asesor



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE QUERÉTARO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES



Votos aprobatorios del asesor del trabajo de titulación

Querétaro, Qro., a 10 de marzo de 2017.

H. Consejo Académico de la Facultad de Ciencias Naturales
H. Consejo Interno de la Licenciatura en Biología

PRESENTE

Por este conducto comunico a ustedes que he revisado el trabajo de Tesis Individual, titulado: Biología floral de *Mostacillastrum graciolae* (Brassicaceae) de la alumna Beatriz Araceli Velázquez Sierra con número de expediente 153108 de la Licenciatura en Biología y una vez habiéndolo encontrado satisfactorio, **doy mi voto aprobatorio**, para que continúe sus trámites de titulación.

ATENTAMENTE

Dr. Luis Gerardo Hernández Sandoval
Clave 4668
Asesor



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE QUERÉTARO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES



Votos aprobatorios del asesor del trabajo de titulación

Querétaro, Qro., a 10 de marzo de 2017.

H. Consejo Académico de la Facultad de Ciencias Naturales
H. Consejo Interno de la Licenciatura en Biología

PRESENTE

Por este conducto comunico a ustedes que he revisado el trabajo de Tesis Individual, titulado: Biología floral de *Mostacillastrum gracielae* (Brassicaceae) de la alumna Beatriz Araceli Velázquez Sierra con número de expediente 153108 de la Licenciatura en Biología y una vez habiéndolo encontrado satisfactorio, **doy mi voto aprobatorio**, para que continúe sus trámites de titulación.

ATENTAMENTE

M. en C. Olga Lidia Gómez Nucamendi
Clave 11122
Asesor

RESUMEN

Mostacillastrum gracielae (Brassicaceae, tribu Thelypodieae) es una especie restringida al valle de Querétaro. Los estudios sobre la morfología, anatomía y fenología floral de las especies pertenecientes a la tribu Thelypodieae son escasos. No existe información sobre caracteres de importancia taxonómica (nectarios) que delimiten a esta tribu. Los objetivos de este trabajo fueron 1) describir la morfología y anatomía floral para dar evidencia que soporte la segregación de *M. gracielae* de *Chaunanthus*, 2) comparar la morfología de los nectarios de *M. gracielae* y *C. petiolatus* de la tribu Thelypodieae con la tribu más cercana, y 3) describir la fenología floral de tres poblaciones (La Cañada, Cerro Azteca y Cajones) de *M. gracielae* en los municipios de Querétaro y El Marqués. De cada población se estudió: 1) la morfología y anatomía floral de *M. gracielae*, se midieron nueve atributos florales y se hicieron cortes histológicos, 2) se observaron flores al MEB para comparar la morfología de los nectarios entre *M. gracielae* y *C. petiolatus*. Para estudiar la fenología floral, 3) se hicieron observaciones en campo a nivel de flor y población y 4) se utilizaron los datos morfológicos de número de granos de polen y óvulos para aproximarse al sistema reproductivo de *M. gracielae*. Las flores de la población del cerro Azteca son significativamente más pequeñas que el resto de las otras poblaciones. La parte dorsal de las anteras de *M. gracielae* presenta células globosas mientras que de las de *C. petiolatus* no. Los granos de polen de *M. gracielae* son más pequeños que los de *C. petiolatus*. Los nectarios de las dos especies estudiadas son similares a los nectarios descritos para la tribu Sisymbrieae, sin embargo, los estomas secretores de néctar se encuentran en los nectarios laterales y no en los medianos. Las flores de las tres poblaciones son diurnas, posiblemente homogámicas y duran aproximadamente dos días. La población con un mayor despliegue floral fue La Cañada. Existe un pico de floración sincronizado entre las poblaciones. La P/O sugiere que *M. gracielae* tiene un sistema de reproducción autogámico facultativo.

Palabras clave: Thelypodieae, biología floral, nectarios, fenología

ABSTRACT

Mostacillastrum graciela (Brassicaceae, Thelypodieae tribe) is a narrow species of Querétaro's valley. The studies about floral morphology, anatomy and phenology of the species within the tribe Thelypodieae are very scarce. There is no information about important taxonomic characters (nectary) that delimit the tribal classification. The aims of this work were: 1) to describe the floral morphology and anatomy to give evidence which supports the segregation of *M. graciela* from *Chaunanthus*, 2) to compare the morphology of nectaries between *M. graciela* and *C. petiolatus* of the Thelypodieae tribe with the closest tribe, and 3) to describe floral phenology of three *M. graciela* populations (La Cañada, Cerro Azteca and Cajones) in Querétaro and El Marqués municipalities. In each population it was studied: 1) the floral morphology and anatomy of *M. graciela*, nine floral features were measured and histological sections were made, 2) flowers were observed under SEM to compare the nectary's morphology between *C. petiolatus* and *M. graciela*. To study the floral phenology: 3) field observations were performed in the three populations, and 4) morphological data of pollen's grains and ovules' number were used to approach the reproductive system of *M. graciela* through P/O's ratio. Flowers of Cerro Azteca population are significantly smaller than the flowers from the other two populations. Dorsal side of *M. graciela* anthers have globose cells while *C. petiolatus* doesn't have them. *M. graciela* pollen grains have a smaller size than *C. petiolatus* pollen. Nectaries of both species are similar to the nectaries described for the Sisymbrieae tribe, nevertheless, nectar secretory stomata are above the lateral nectaries and not in the median nectaries. The flowers of all the populations open in the daytime, they are possibly homogamic and they last approximately two days. The population of La Cañada had the highest floral display. There is a synchronized flowering peak among the populations. P/O ratio suggests that *M. graciela* has a facultative autogamic reproduction system.

Key words: Thelypodieae, floral biology, nectaries, phenology

A mi madre
A Niza

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de Querétaro, por mi formación académica y a todos los que forman parte de ella. A mis maestros y mentores botánicos: la Dra. Mahinda Martínez, Dr. Luis Hernández Sandoval y M. en C. Oliva Ramírez, por sus enseñanzas, apoyo, atención, paciencia y ayuda durante todo este trayecto.

A la M. en C. Lucía Tovar por su ayuda con las fotos del MEB, a la M. en C. Olga Gómez Nucamendi por sus valiosos comentarios y ayuda con las fotos del microscopio óptico.

A la Biól. Yolanda Pantoja por su ayuda con el mapa.

A Arturo Vega, Luis Cuéllar, Clarisa de Hoyos, Carlos Perea, Homero Mendoza, Israel Sarabia, Carlos Barradas, Iván Larrinaga por acompañarme a las salidas de campo.

A mis padres, que incondicionalmente me apoyaron durante toda mi vida y formación académica, especialmente a mi madre. De alguna manera este logro les pertenece también a ellos.

A todos mis profesores de la Licenciatura en Biología, ya que de todos aprendí algo valioso- A Marco Sánchez, gracias por impulsar el pensamiento crítico, a Robert Jones, por enseñar con pasión sobre los insectos, a Kruskaia, por la confianza, a Juan Riesgo, por enseñar que las moscas y los humanos son más parecidos de lo que creemos, a Juan Malda, por las interesantes clases filosóficas, a Fidel Landeros por enseñarme que los hongos están sobre cualquier ente viviente, a la directora Teresa García Gasca, por ser una excelente maestra y directora, a Teresa Peña, por las excelentes clases de biología molecular, a Karina Acevedo y Fausto Arellano, por llenar de nuevas ideas a la facultad, a Marisela Gómez, por enseñarme que la excelencia requiere mucho trabajo, a Mónica Figueroa y Aurelio Guevara, por las valiosas clases de estadística, a Carlos López por mostrar con interés otras áreas de la biología que para mí eran aburridas. Y a todos los demás profesores que no caben en esta lista, pero que no son menos importantes.

A mis compañeros de la carrera, Gisela, Valeria, Adriana, Isabel, Alicia, Yunuen, Brenda S y Brenda C, Pablo, Gustavo (Solar), José Juan, Marlen, Iván Sosa, Carlos Barradas, Víctor (Kiyaki), por los buenos momentos, risas y apoyo moral, pero sobre todo agradezco al Biól. Jaime Alejandro Navarajo, por haberme tentado a estudiar esta hermosa carrera.

A Lev Beschastnov por su ayuda con la edición de las fotos. Спасибо за поддержку и помощь, ты самый крутой парень)) и ты знаешь ты алтын и что я люблю тебя.

Gracias todos los que leen y a los amigos de Paprika.

Y por último, un especial agradecimiento a Aleksandra Elbakyan por iniciar el proyecto de Sci-Hub, ya que sin ella, no hubiese sido posible obtener ni la mitad de información usada para esta tesis.

ÍNDICE

	Página
Resumen	i
Abstract	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Índice	v
Índice de Cuadros	vi
Índice de Figuras	vii
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	2
Biología floral	2
Características reproductivas de especies endémicas	3
Familia Brassicaceae	4
Morfología y anatomía floral	5
Fenología	8
Biología reproductiva de Brassicaceae	10
Polinización en Brassicaceae	12
Especie de estudio	12
III. HIPÓTESIS	15
IV. OBJETIVOS	16
V. MATERIALES Y MÉTODOS	17
Sitio de estudio	17
Morfología y anatomía floral	18
Fenología	19
Relación polen-óvulos	21
VI. RESULTADOS	22
Morfología floral	22
Anatomía floral	23
Fenología	38
Relación polen-óvulos	43
VII. DISCUSIÓN	44
VIII. CONCLUSIÓN	48
LITERATURA CITADA	49
APÉNDICE	54

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Características principales de los nectarios de cinco tribus según Davis <i>et al.</i> , (1998).	7
2	Fenología de 22 especies de Brassicaceae distribuidas en el hemisferio norte.	9
3	Media de los caracteres morfológicos de la flor de <i>Mostacillastrum gracietae</i> (mm) \pm desviación estándar de la media.	23
4	Fenofases de <i>Mostracillastrum gracietae</i> (Brassicaceae)	40
5	Relación polen – óvulos de <i>Mostacillastrum gracietae</i> (Brassicaceae)	43

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Interpretaciones más comunes sobre la flor. A Flor tetracíclica; cada categoría de órgano forma un verticilo distinto; los estambres medianos están duplicados: K4 C4 A2:2 G (2). B Flor hexacíclica, dimérica; los pétalos y los estambres medianos están duplicados: K2 + 2 C2+2 A2+2 G (2). C flor pentacíclica, tetramérica; los estambres medianos del verticilo exterior están reducidos y dos carpelos son estériles: K4 C4 A {4-2} + 4 G(4). Tomando de Appel y Al-Shehbaz, 2003.	5
2	Inflorescencia de la especie de estudio <i>Mostacillastrum gracietae</i> (Brassicaceae).	13
3	Mapa de distribución potencial de <i>M. gracietae</i> en el estado de Querétaro, México obtenido mediante GARP. Los valores de probabilidad se distribuyen de la siguiente manera en la provincia fisiográfica del Eje Volcánico Transversal: baja de 0 a 0.7, media de 0.7 a 1.5 y alta de 1.5 a 2.2	14
4	Mapa de los sitios de colecta y de observación en la ciudad de Santiago de Querétaro, Querétaro	17
5	Esquema de los atributos florales en Brassicaceae que fueron medidos (modificado y tomado de Elpel, 2004). A. Flor completa, B. Androceo y gineceo. DC = diámetro de la corola, LC = longitud de la corola, LP = longitud del pistilo, LE = longitud del estigma, DT = diámetro tubular, AE1 = altura del par de estambres cortos, LA1 = longitud del par de anteras del par corto de estambres, LA2 = longitud de anteras de los pares largos de estambres y DAE = distancia antera estigma	19
6	Esquema de los ángulos de los pétalos antes y después de la antesis. A. Pétalos en 0° o flor antes de la antesis. B. Pétalos en 45°. C. Pétalos en 90° con respecto al tubo de la corola	20
7	Perianto de <i>Mostacillastrum gracietae</i> . A. Vista longitudinal de un pétalo, epidermis (epi) y engrosamientos del xilema de forma helicoidal (flecha). C. Vista transversal del cáliz (Ca) y la corola (Co). BD. Vista longitudinal de sépalo, detalle de los haces vasculares (hv).	25
8	Androceo de <i>Mostacillastrum gracietae</i> . A. Sección longitudinal de los filamentos de estambres cortos (fil) y largos (fill) y sépalos (sep). B. Detalle de un corte longitudinal del filamento embebido en un nectario (n).C. Sección longitudinal de las anteras, detalle sacos polínicos. C. Sección longitudinal de una antera, detalle de células gigantes de la epidermis (flecha). E. Detalle del estomio (e), epidermis de la antera (epi) y polen maduro (po). F. Detalle de células del endotecio (end).	26

- 9 A. Sección longitudinal de una antera tetrasporángica, se aprecian las células enormes de la epidermis de la antera (flecha). B. Sección longitudinal de una antera, se observa la epidermis (epi) y las células del endotecio (end), con granos de polen maduros dentro del saco polínico. C. Sección longitudinal de una antera, se observan células enormes de la epidermis (flecha). D. Sección longitudinal del estigma (stg), se observan granos de polen sobre la epidermis. E. Sección transversal de un ovario, se observa los óvulos (ovu) en la placenta (plac) y el replum (rep). F. Sección transversal de una flor completa, se observa el parte del perianto: cáliz y córola (Ca y Co). 27
- 10 Anteras de *Mostacillastrum gracietae* vistas al MEB. A. Vista exterior de las anteras, se aprecia la inserción del filamento a la antera y las células grandes de la epidermis (flecha). B. Detalle de la inserción de la antera al filamento. C. Detalle de la dehiscencia longitudinal de la antera. D. Vista dorsal de una antera. E. Vista dorsal de la antera, se aprecian las dos tecas y la dehiscencia longitudinal. F. Detalle del crecimiento de las células epidérmicas de la antera. 28
- 11 Polen de *Mostacillastrum gracietae* visto al MEB. A,B,D. Vista polar de un grano de polen. C. Vista meridional de un grano de polen, se observa la ornamentación microrreticulada. D. Vista polar-meridional de un grano de polen, se observan los colpos (flecha). E. Grano de polen cerca de una célula estomática sobre la epidermis del ovario. F. Granos de polen dentro de un saco polínico. 29
- 12 Gineceo de *Mostacillastrum gracietae*. A. Sección longitudinal del estigma (stg), se aprecia la epidermis papilosa del estigma. B. Sección longitudinal de la flor, la flecha señala el tejido de transición entre el estigma y ovario. C. Sección longitudinal del ovario, se observan óvulos dentro del lóculo. D. Sección longitudinal de un óvulo. E. Sección longitudinal de la pared del ovario (ova), detalles de la epidermis (epi). F. Sección longitudinal de las células del tabique (ta) que forma el replum. 30
- 13 Estigma y ovario de *Mostacillastrum gracietae*. A. Superficie del estigma. B. Epidermis papilosa del estigma. C,D. Detalle de la pared del ovario, se observan granos de polen. E. Detalle de la epidermis del ovario, se observan células estomáticas (flecha). F. Estigma y ovario 31
- 14 Nectarios de *Mostacillastrum gracietae*. A,B. Sección transversal, se observan los nectarios laterales (n lat) y nectarios medios (n med), filamento corto (fil) y haces vasculares (hv). C. Sección longitudinal de los nectarios laterales, filamento largo (fill), filamento corto (fil) y cáliz (Ca). D. Sección transversal de los nectarios, se aprecia la base de los nectarios medios. E. Sección longitudinal de una parte del nectario lateral. F. Sección longitudinal de la posición de los filamentos respecto a los nectarios. 32

15	Nectarios de <i>Mostacillastrum gracietae</i> vistos al MEB. A,B. Nectarios: medios y laterales (n med y n lat), unidos en un anillo en el receptáculo. C. Detalle de los nectarios medios debajo de los filamentos de estambres largos. La flecha señala al nectario lateral. D. Detalle de la epidermis superior de los nectarios laterales, se observan células estomáticas (flecha).	33
16	Androceo y gineceo de <i>Mostacillastrum gracietae</i> vistos al MEB.	34
17	Androceo y gineceo de <i>Chaunanthus petiolatus</i> vistos al MEB. Se observan tres estambres largos y uno corto.	35
18	Androceo de <i>Chaunanthus petiolatus</i> . Detalles al MEB de A. Inserción del filamento en la antera. B. Dehiscencia de la antera (longitudinal, introrsa), detalle del polen (flecha). C. Detalle de la epidermis en la parte dorsal de la antera. D. Estoma en la parte dorsal de la antera.	36
19	Estigma de <i>Chaunanthus petiolatus</i> visto al MEB. A,B,D. Estigma sésil, seco y de forma discoidal. C. Detalles de la epidermis papilosa.	37
20	Nectarios de <i>Chaunanthus petiolatus</i> . A. Nectarios laterales (flecha) en arreglo hexagonal. B. Nectarios medianos (flecha), debajo de los estambres largos. C. Detalle basal de los nectarios medios. D. Estomas secretores (flecha) de néctar sobre la esquina de los nectarios laterales.	38
21	Despliegue floral de <i>Mostacillastrum gracietae</i> en cada población. Semanas 1-3 corresponden al mes de junio, 3-7 al mes de julio, 8-12 al mes de agosto y 13-14 al mes de septiembre. No hubo variaciones significativas ($F= 2.89$, $p=0.06$). La Cañada fue la población con un mayor número de flores producidas, en total 15,618 y con un promedio de 1,201 (± 815), mientras que Cajones y Azteca produjeron 8,059 y 9,686 flores respectivamente.	41
22	Promedio de flores abiertas de <i>Mostacillastrum gracietae</i> por inflorescencia en cada población. Semanas 1-3 corresponden al mes de junio, 3-7 al mes de julio, 8-12 al mes de agosto y 13-14 al mes de septiembre. El promedio de flores en anthesis por inflorescencia de todas las poblaciones es de 3.64 (± 0.74). No hay diferencias significativas $H= 3.8$, $p= 0.149$.	41
23	Promedio de inflorescencia por individuo de <i>Mostacillastrum gracietae</i> en las poblaciones de Cajones, Cañada y Azteca. Semanas 1-3 corresponden al mes de junio, 3-7 al mes de julio, 8-12 al mes de agosto y 13-14 al mes de septiembre. El promedio de inflorescencias producidas en la población de la Cañada (17 ± 9) es significativamente diferente del resto ($F= 6.86$, $gl= 2$, 36 ; $p=0.002$, <i>post hoc</i> Tukey; $p=0.003$).	42

24	Fenología histórica de <i>Mostacillastrum graciela</i> y otras seis especies entre los años 1909 - 2007. Los ocho ejemplares de herbario de <i>M. graciela</i> son del periodo de 1986 a 2005. El número de ejemplares en las colecciones no representa los picos de floración de las especies	42
25	Temperatura anual de los años 2003-2015 del Estado de Querétaro.	55
26	Precipitación promedio de los años 2003-2015 del Estado de Querétaro.	55
27	Arañas de la familia Thomisidae, visitantes frecuentes de las flores de <i>Mostacillastrum graciela</i> .	56

I. INTRODUCCIÓN

El conocimiento sobre la reproducción es crucial para la comprensión de la rareza y conservación de plantas con distribución restringida (Kaye, 1999). La morfología y anatomía de las flores está relacionada con el tipo de apareamiento de las plantas, ya que éstas pueden exhibir características de estrategias que promuevan o no la reproducción cruzada (Barth, 1991). Esto a su vez, puede variar entre las plantas con una distribución amplia o endémicas (Lavergne *et al.*, 2004). El momento de la floración también influye en el éxito de apareamiento en las plantas a través de la disponibilidad de polinizadores y de otros individuos con flores. Por lo tanto, la variación de la floración ha sido un importante componente en el estudio de biología reproductiva y evolución (Riihmäki y Savolainen, 2004).

Se estudia a *Mostacillastrum gracietae* (M.Martinez & L.Hernández) Al-Shehbaz & M.Martínez, de la familia Brassicaceae, perteneciente a la tribu Thelypodieae, como una especie restringida al valle de Querétaro (Martínez y Hernández, 2007). Debido al escaso conocimiento sobre su biología floral, en este trabajo se describió la anatomía, morfología y fenología floral de *M. gracietae*. Se comparó la morfología del nectario con una especie cercana y de la misma tribu, *Chaunanthus petiolatus*. La morfología del nectario es un carácter importante para la delimitación de tribu en la clasificación taxonómica (Warwick *et al.*, 2009), También se da una aproximación a su sistema de reproducción mediante la relación de polen-óvulos (Cruden, 1977). Esta información es importante para contribuir al conocimiento ecológico de una de las especies de la región.

I. ANTECEDENTES

Biología floral

La flor se define como una terminación del tallo que participa en la reproducción sexual. Dentro de ella se producen las células reproductivas femeninas y masculinas (gametos, Barth, 1991). Esta estructura especializada se conforma de órganos: estambres, pistilos o ambos, con o sin envolturas protectoras (Percival, 1965). La estructura floral en angiospermas es usualmente representada por una fórmula floral, la cual resume el número y arreglo de los órganos florales: sépalos, pétalos, estambres y carpelos (Méndez y Gómez, 2006), en donde K representa el cáliz, seguido del número de sépalos, C a la corola, seguido del número de pétalos, A al androceo, seguido del número de estambres y G significa gineceo, seguido del número de carpelos (Prenner *et al.*, 2010). La biología floral se entiende como la disciplina que estudia la vida de la flor. Esta comienza con la apertura o maduración de uno u otros de sus órganos esenciales, tales como la dehiscencia de las anteras o la receptividad del estigma, y esta vida termina cuando los estambres han arrojado todo el polen y el estigma deja de ser receptivo. Todos los eventos antes de esto, como la apertura del cáliz y la corola, la extensión y orientación de sus miembros, ocurren estrictamente antes de que la vida de flor comience. La fertilización y los cambios son eventos post florales (Percival, 1965).

Algunos caracteres de la morfología floral de las plantas inciden en su tipo de apareamiento. Por ejemplo, la presencia de heterostilia, dicogamia y hercogamia puede indicar si la planta presenta mecanismos para asegurar la auto cruza o polinización cruzada. La heterostilia, es la diferencia de la longitud del estilo respecto a los estambres varía y en una misma especie puede haber más de una forma del estilo. La dicogamia, la separación temporal entre la dehiscencia de las anteras y la receptividad del estigma. La dicogamia puede ser de dos formas, cuando los estambres maduran primero, se le conoce como protandria, cuando el estigma madura primero, se le conoce como protoginia. Y por último, la hercogamia es la separación espacial entre anteras y estigma en una flor (Barth, 1991; Sprengel, 1973, citado en Lloyd y Barrett, 1996).

El tamaño de la flor es un carácter importante que afecta a la evolución del sistema reproductivo de las plantas, dentro de una misma especie, la variación del tamaño de la flor podría promover la aislación reproductiva y por lo tanto, a la especiación (Krizek y Anderson, 2013). La hipótesis de asignación de recursos y la hipótesis de escape explican el tamaño de la flor de acuerdo a las presiones bióticas y abióticas (Galen, 1999). La primera hipótesis propone que el tamaño de la

flor está mediado por presiones abióticas como la disponibilidad de agua o de algún nutriente en el suelo. Galen (1999), analizó las flores de una especie alpina autoincompatible, *Polemonium viscosum*, y encontró que en las flores con corolas más grandes, hay una mayor incidencia de herbívora, sobreviviendo así las flores con corolas más pequeñas. Además, las plantas con flores de corolas pequeñas presentaban un menor estrés hídrico que las plantas con flores de corolas de mayor tamaño. La segunda propone que las especies de flores pequeñas podrán escapar de las presiones negativas como la herbivoría, y permanecer dentro de la población. Estas dos hipótesis no son mutuamente excluyentes. Por otro lado, algunos visitantes influyen positivamente sobre el tamaño, seleccionando las más grandes. Por ejemplo, el abejorro *Bombus kirbyellus* visita las flores más grandes de *P. viscosum* (Galen y Newport, 1986), así como dípteros de la familia Syrphidae visitan las flores más grandes de *Raphanus raphanistrum* (Conner y Rush, 1996).

Características reproductivas de especies endémicas

Las especies endémicas exhiben características morfológicas que podrían reducir la tasa de entrecruzamiento, tales como menor cantidad de flores y de menor tamaño, menor distancia entre antera y estigma, y una proporción menor de polen-óvulos (P/O) (Cruden, 1977; Preston, 1986; citados en Lavergne *et al.*, 2004). La morfología de las especies endémicas ha sido correlacionado con su sistema reproductivo, en un estudio hecho en dos islas por Barrett *et al.*, 1996. Encontró que en 13 de las 27 especies endémicas del género *Bidens* en Nueva Zelanda, exhiben ginodiocismo (plantas hermafroditas y plantas con sólo flores femeninas) lo cual favorece la alogamia aunque la auto-compatibilidad suele ser el sistema de reproducción más común. Mientras que en Hawaii, 79% de las 971 especies endémicas son hermafroditas y homogámicas. En el archipiélago de islas Juan Fernández en Chile, el 80% de 25 especies endémicas, son auto-compatibles (Anderson *et al.*, 2001).

Añadiendo el estudio de Lavergne *et al.*, (2004), quienes compararon 20 especies endémicas al mediterráneo con sus congéneres de distribución amplia, y encontraron que las especies endémicas tienen una P/O menor, flores más pequeñas, una menor distancia entre las anteras y el estigma, que las especies de amplia distribución. Rabinowitz y Kruckerberg (1985) señalan que las especies endémicas que presentan un sistema reproductivo autogámico, posiblemente lo heredaron de sus progenitores fundadores de la población, quienes se vieron beneficiados de este sistema reproductivo. Las especie autógamas son más probables de aislar de la población

parental de donde vienen. Por el contrario, Alarcón *et al.*, (2011), estudiaron 20 especies de *Erodium* (Geraniaceae), algunas endémicas a la península ibérica y otras de amplia distribución. Encontraron que las especies endémicas son perennes, dioicas, generalistas, con una P/O mediana o alta, lo cual indica xenogamia, además de tener flores grandes y conspicuas y presentar dicogamia y hercogamia, mientras que las de amplia distribución, se autocruzan, tienen una P/O menor respecto a las especies endémicas, flores pequeñas no conspicuas, y no presentan dicogamia o hercogamia. No obstante, la reproducción de las especies auto-incompatibles endémicas o de distribución restringida, se ven afectadas por la fragmentación del hábitat causando una reducción en la producción del conjunto de semillas (Steffan y Tschardt, 1999; Aguilar *et al.*, 2006).

Familia Brassicaceae

La familia Brassicaceae (Cruciferae), o la familia de la mostaza, es un grupo monofilético de 321 géneros aproximadamente y 3660 especies distribuidas ampliamente (Al-Shehbaz, 2012). En esta familia se incluyen especies de importancia económica como vegetales y fuentes de aceites comestibles y de importancia para la industria (Al-Shehbaz, 2012). Se estima que en el continente americano hay 630 especies de Brassicaceae, de las cuales 111 están restringidas a México y Centroamérica (Rollins, 1993). Actualmente se reconocen 49 tribus dentro de la familia Brassicaceae. La tribu Thelypodieae o anteriormente Schizopetaleae, en donde se encuentran los géneros *Mostacillastrum* y *Chaunanthus* (anteriormente asignados a Sisymbrieae), entre otros, se distribuye solamente en el continente americano (Al-Shehbaz, 2006).

Las especies pertenecientes a la tribu Thelypodieae exhiben una gran diversidad de caracteres florales. Estas pueden ser actinomorfas o zigomorfas. La corola puede ser muy elaborada o reducida, es decir, tener pétalos grandes y vistosos o pequeños. La longitud de los pares de filamentos cortos y largos puede ser desigual entre ellos. Los estambres pueden ser insertos o exsertos. Las anteras que son lineales se enroscan, mientras que las anteras ovadas a globosas se desenrollan. Pueden tener ginóforo o no. El estilo puede estar ausente o presente. Las láminas pueden ser glabras o presentar tricomas, y por último, estas especies pueden ser polinizadas por medio de insectos o viento (Warwick *et al.*, 2009).

Morfología y anatomía floral

Taxonómicamente la familia Brassicaceae es extensa y homogénea, es decir, que los caracteres para diferenciarlas son pocos. La mayoría de especies son hierbas o arbustos con inflorescencias terminales usualmente en racimos o corimbos. Poseen flores hermafroditas, actinomorfas de cuatro sépalos y pétalos, casi siempre caducos y presentan seis estambres, usualmente dos cortos y cuatro largos (Al-Shehbaz, 2010). La fórmula floral típica para la familia es $K_4, C_4, A_6, [G_2]$, aunque esta descripción de la flor parezca simple, se han propuesto varias interpretaciones sobre la flor (Figura 1, Appel y Al-Shehbaz, 2003). En Brassicaceae, los nectarios son crecimientos extras en el receptáculo y se diferencian en tamaño, composición y forma (Deng y Hu citado en Davis *et al.*, 1998). La posesión de nectarios o de tejido nectarífero en la familia Brassicaceae se conoce desde 1848 (Wist y Davis 2006).

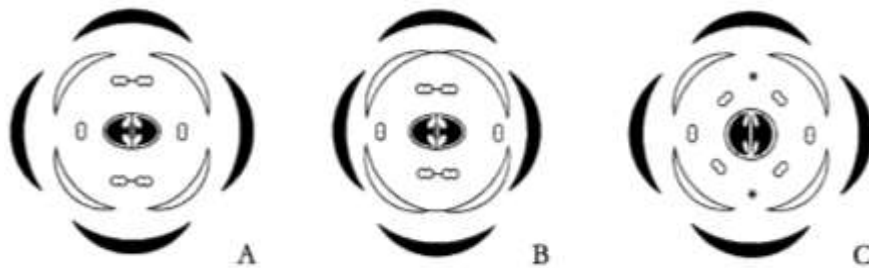


Figura 1. Interpretaciones más comunes sobre la flor. A Flor tetracíclica; cada categoría de órgano forma un verticilo distinto; los estambres medianos están duplicados: $K_4 C_4 A_{2:2} G (2)$. B Flor hexacíclica, dimérica; los pétalos y los estambres medianos están duplicados: $K_2 + 2 C_{2+2} A_{2+2} G (2)$. C flor pentacíclica, tetramérica; los estambres medianos del verticilo exterior están reducidos y dos carpelos son estériles: $K_4 C_4 A \{4-2\} + 4 G(4)$. Tomando de Appel y Al-Shehbaz, 2003.

Uno de los estudios más completos sobre la morfología de esta familia, es el estudio biosistemático llevado a cabo por Khalik *et al.*, (2002) en Egipto. Ellos estudiaron los caracteres florales morfológicos (cáliz, nectarios, gineceo, androceo y polen) de 45 taxa de 23 géneros de seis tribus de la familia. La morfología del cáliz y corola (Clemente *et al.*, (1978a), estambres y estigma (casi siempre séstil) es muy homogénea.

La morfología de los nectarios de la familia Brassicaceae, ha sido estudiada principalmente por Clemente *et al.*, (1978b), quienes estudiaron 155 especies de la tribu Brassiceae y encontraron que tienen de dos a cuatro nectarios agrupando a los nectarios laterales con una forma desde prismáticos a lobulados y a los nectarios medianos desde bilobulados a ovoides. Además, Deng y Hu (1995) hicieron un trabajo comparativo en el que encontraron que hay un grado de

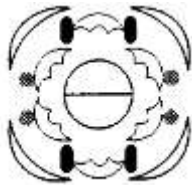


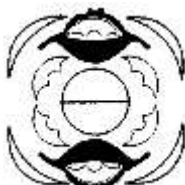
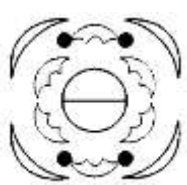
diferenciación en la forma, localización y composición de los nectarios de 74 especies en 36 géneros pertenecientes a nueve tribus. Ellos clasificaron a los nectarios como: laterales, medianos y anulares, los nectarios laterales y medianos fueron considerados ancestrales mientras que los de tipo anular fueron considerados derivados o recientes.

Más adelante Davis *et al.*, (1998), compararon los nectarios y la producción de néctar de nueve especies de Brassicaceae pertenecientes a cinco tribus (Cuadro 1) y encontraron que hay dos tipos de nectarios: laterales y medianos, sin importar si este tejido nectarífero está unido alrededor del receptáculo o no. Ellos proponen que el término *nectario* sea usado para representar colectivamente a los múltiples nectarios que pueden ser encontrados en una sola flor. La morfología de los nectarios se ha considerado como un carácter variable y con valor taxonómico importante a nivel de tribu (Davis *et al.*, 1998; Warwick *et al.*, 2009).

Los nectarios de las especies pertenecientes a la tribu Thelypodieae han sido estudiados por pocos autores. Al-Shehbaz (1994) describe a *Petroravenia*, género distribuido en Argentina, con seis nectarios unidos en un anillo y cada uno con un arreglo triangular o de diente. Añadiendo el trabajo de Alexander *et al.*, (2010), quienes describen al género *Thysanocarpus*, distribuido en el suroeste de EUA y noroeste de México, ellos informan la presencia de dos nectarios laterales semianulares y la ausencia de nectarios medianos. Finalmente el trabajo de filogenia y taxonomía de Salariato *et al.*, (2013), describen a *Parodiodoxa*, género endémico al noroeste de Argentina, con nectarios en forma de anillo y nectarios medianos presentes, pero no mencionan el número de nectarios totales.

El polen estudiado por Khalik *et al.*, (2002), en 39 especies en 23 géneros de Brassicaceae presenta una mayor variación en tamaño que en forma y ornamentación. El polen tiene una forma que varía desde prolato esferoidal a subprolato y prolato. El tamaño del polen varía considerablemente. Los granos de polen más pequeños (*Schimpera arabica*) tienen un eje polar de 16 μm y un diámetro ecuatorial de 15 μm . Lo más grandes (*Malcomia pygmea*) tienen un eje polar de 37 μm y un diámetro ecuatorial de 21.5 μm . Es tricolpado y la ornamentación más común de la familia es reticulada con muri simplibaculado, erecto o ligeramente sinuoso (Erdtman, 1972, El Ghazali, 1993). La forma del lumen varía de irregular o tetra poligonal a octagonal. Khalik *et al.*, 2002 describen tres tipos de exina en la ornamentación de acuerdo al diámetro del lumen: 1) exina micro-reticulada con un lumen menos de 1 μm de diámetro, 2) exina reticulada, con un lumen de 1-2 μm de diámetro y 3) exina toscamente reticulada, con lumen de más de 2 μm de diámetro.

Cuadro 1. Características principales de los nectarios de cinco tribus según Davis *et al.*, (1998).

Tribu	Alyssae	Brassicaceae	Sisymbrae	Hesperidae	Matthiolae
Número	8	4	4	2	4
Nectarios laterales	2 pares, separados entre sí y de los nectarios medios,	1 par, en la base del gineceo rodeando a los estilos cortos, los largos y los pétalos. Tiene forma de prisma comprimido o trunco.	Rodeando a los estambres cortos, arreglo pentagonal o de banda. Forma de anillo.	1 par, cada nectario está confinado entre 2 pétalos y 2 estambres largos. La mayoría son de forma anular. La cara opuesta hacia los estambre cortos es bilobulada	2 pares, extendidos como proyecciones entre cada uno de los estambres. Forma cóncava alrededor de los filamentos cortos. Células papilosas.
Nectarios medios	2 pares, filiformes muy cerca uno del otro.	1 par, proyectados como una extensión de forma ovoide o de lengua.	1 par, prominentes	Ausentes	Ausentes
Estomas	Adyacentes a todos los nectarios y numerosos.	Sólo en la parte superior de los nectarios	En el ápice de los nectarios medios	Modificados y solitarios.	Se encuentran a la mitad distal de los nectarios. Solitarios e inmaduros.
Arreglo*					

*Figuras tomadas de Davis *et al.*, 1998. Esquemas de la flor, de afuera hacia adentro: pétalos, nectarios, androceo y gineceo. La estructuras de color negro corresponden a los nectarios laterales y las estructuras de color gris, representan a los nectarios medianos.

Fenología

La fenología reproductiva de una planta corresponde a una serie de eventos biológicos relacionados a la floración y fructificación (Talora y Morellato, 2000). Estos eventos pueden ser influidos por factores abióticos como la temperatura y fotoperiodo y por factores bióticos como la polinización (Levin y Anderson, 1970). Existen factores que podrían atrasar o adelantar la floración a lo largo de los años, como puede ser la temperatura, la humedad del suelo, la concentración de dióxido de carbono y la disponibilidad de polinizadores (Neil y Wu, 2006)

El patrón de floración o fenológico de cualquier especie, puede ser caracterizado por el tiempo de aparición, duración y sincronía de las flores en los individuos. Estos parámetros pueden interactuar entre sí, por ejemplo, el grado de sincronía dentro y entre los individuos puede determinar la duración de floración en una población, y así establecer picos de floración (Rathcke y Lacey, 1985). La sincronía de la floración puede medirse a nivel de población, en plantas individuales dentro de una población y en flores de un individuo, con distintos índices que cuantifican esta sincronía. Uno de ellos, es medir la proporción del número total de flores producidas en un parche, en un mismo día dentro de una población. Este índice es útil para comparar entre poblaciones (Elzinga *et al.*, 2007). Un alto grado de sincronía en la floración dentro de una población se ha considerado como un carácter adaptativo que promueve el auto cruzamiento y la saciedad de depredadores de semillas, aunque también puede ser igualmente el resultado de un reciente cuello de botella que reduce la variabilidad genética en la población (Ollerton y Lack, 1998), debido a la gran tendencia de los polinizadores para visitar las flores de una misma planta dentro de un gran despliegue floral de esta, promoviendo de esta manera la geitonogamia y la autogamia (Karron *et al.*, 2004).

En la mayoría de las especies de Brassicaceae, el periodo de floración y fructificación ocurre en primavera, de marzo a mayo y la mayoría tiene un pico de floración más o menos pronunciado. Las especies de Brassicaceae las cuales se ha estudiado su fenología en Europa, florecen de febrero a junio y algunas hasta octubre (Naumovski 2005; Navarro-Cano *et al.*, 2015; Engelmann y Purugganan 2006; Sandring y Ågren, 2009). Otros autores han estudiado especies distribuidas en África e Israel (Kuchmeister *et al.*, 1995; Hegazy, 2001), y estas florecen de febrero a mayo y de diciembre a abril respectivamente. Algunas especies de Asia, estudiadas por Kawagoe y Kudo (2010), florecen de abril a mayo y fructifica en el mes de junio. En el continente americano, la especie euroasiática naturalizada al norte de Estados Unidos *Alliaria petiolata* florece de marzo a

mayo (Engelhardt y Anderson, 2011). Algunas especies del desierto Mojave en el sureste de Estados Unidos, y en el desierto de Chihuahua al norte de México, florecen de abril a mayo y de abril a junio respectivamente (Jennings, 2001; Kemp, 1983). El Cuadro 2 resume el tiempo de floración de las 22 especies de Brassicaceae revisadas

Cuadro 2. Fenología de 22 especies de Brassicaceae distribuidas en el hemisferio norte.

Especie	Periodo de Floración	Localización	Autor
<i>Diplotaxis harrar</i>	ENE - ABR	África	Hegazy (2001)
<i>Moricandia nitens</i>	ENE - FEB	Medio oriente	Kuchmeister <i>et al.</i> , (1995)
<i>Arabidopsis halleri</i> ssp. <i>gemmaifera</i>	ENE - ABR	Asia	Kawagoe y Kudoh (2010)
<i>Arabidopsis thaliana</i>	MAR - JUN	Europa	Navarro-Cano <i>et al.</i> , (2015)
<i>Arabis glabra</i>	MAY - JUN	Europa	Navarro-Cano <i>et al.</i> , (2015)
<i>Arabis hirsuta</i>	MAY - JUN	Europa	Navarro-Cano <i>et al.</i> , (2015)
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	MAR - JUN	Europa	Navarro-Cano <i>et al.</i> , (2015)
<i>Cardamine pratensis</i>	MAY - JUN	Europa	Navarro-Cano <i>et al.</i> , (2015)
<i>Thlaspi caerulescens</i>	MAR - ABR	Europa	Navarro-Cano <i>et al.</i> , (2015)
<i>Degenia velebetica</i>	MAR - JUN	Europa	Naumovski (2005)
<i>Arabidopsis lyrata</i>	MAR - JUN	Europa	Sandring y Ågren (2009)
<i>Arabidopsis thaliana</i> ~	MAR - JUN	Europa	Engelmann y Purugganan (2006)
<i>Alliaria petiolata</i> *	MAR - ABR	América	Engelhardt y Anderson (2011)
<i>Caulanthus cooperi</i>	ABR - MAY	América	Jennings (2001)
<i>Caulanthus inflatus</i>	ABR - MAY	América	Jennings (2001)
<i>Descurainia pinnata</i>	ABR - MAY	América	Jennings (2001)
<i>Guillena lasiophylla</i>	ABR - MAY	América	Jennings (2001)
<i>Lepidium flavum</i>	ABR - MAY	América	Jennings (2001)
<i>Lepidium lasiocarpum</i>	FEB - ABR	América	Jennings (2001)
<i>Tropidocarpum gracile</i>	FEB - ABR	América	Jennings (2001)
<i>Draba cuneifolia</i>	ABR - MAY	América	Kemp (1983)
<i>Streptocanthus arizonicus</i>	FEB - ABR	América	Kemp (1983)

^ - Indica un pico de floración, ~ Indica tres ecotipos distintos. *Especie introducida, originaria de Eurasia

La biología floral más estudiada en Brassicaceae, es la de la especie *Arabidopsis thaliana*. En condiciones de laboratorio las flores de *A. thaliana* abren en la mañana, inmediatamente después de recibir luz y cierran al medio día. Estos movimientos son repetidos de dos a tres días, hasta que los pétalos se desprenden (Van Doorn y Van Meeteren, 2003). Para *Arabidopsis lyrata*, las flores que no han sido polinizadas permanecen abiertas durante cinco días (Sandring y Ågren, 2009). Preston (1991), estudió la fenología intrafloral de *Streptanthus tortuosus* y distinguió nueve estadios morfológicos que caracterizan el desarrollo floral durante la antesis de esta especie. También describió a las flores como fuertemente protándricas, con una duración de tres a cuatro días y en las flores polinizadas se acelera el proceso de abscisión de las partes florales. Cruden *et al.*, (1996), estudiaron la biología de polinización de *Alliaria petiolata* y definieron tres etapas de la antesis: 1) pétalos que comienzan a separarse, 2) pétalos erectos o verticales al abrirse, 3) pétalos en un ángulo de 45° o más con respecto a los verticales. La mayoría de las flores (69%), abren antes de las 11:00 hrs, sin embargo, algunas continuaron abriendo en la tarde y noche. Se consideraron a las flores como débilmente protóginas y efectivamente homogámicas, ya que las

anteras eran dehiscentes con las primeras visitas de insectos. Las flores permanecieron abiertas durante dos días, raramente tres, produjeron néctar y fueron visitadas principalmente el primer día de antesis.

En un estudio comparativo de 14 familias, Snell y Aarssen (2005) mostraron que las especies autógamas de Brassicaceae presentan una menor longevidad (uno a dos días) de las flores, que las especies alógamas de la misma familia (más de 4 días).

Biología reproductiva de Brassicaceae

En la mayoría de las especies de Brassicaceae herbáceas la autogamia predomina como sistema reproductivo (Al-Shehbaz, 2011). El resto de la familia incluye especies con flores vistosas que son principalmente polinizadas por insectos. En numerosas especies, las flores muestran adaptaciones que promueven la alogamia. La más común es la protoginia y la menos común, la protandria (Al-Shehbaz, 2011). La separación de sexo o dioicismo, se conoce en dos especies del género *Lepidium* endémicas a Nueva Zelanda (Heenan *et al.*, 2007). Además en algunas especie se presenta el sistema esporofítico de auto-incompatibilidad, en el que la germinación del polen sobre el estigma, depende del genotipo heredado por la planta que produjo el polen (Al-Shehbaz, 2011). Por otro lado, las estrategias de reproducción asexual de la familia Brassicaceae se encuentra la producción de propágulos (bulbos, rizomas, tubérculos, rosetas aéreas) en varios géneros y la apomixis. Esta última se ha encontrado en pocas especies alpinas cosmopolitas de los géneros *Draba* y *Erysimum*, sin embargo, parece ser más común en el género de Brassicaceae distribuido solamente en Norte América, *Boechea* que comprende más de 60 especies del son apomícticas (Windham y Al-Shehbaz, 2007; Sharbel *et al.*, 2010).

Las estrategias que limitan la autogamia como la protandria y hercogamia han sido estudiadas en *Streptanthus tortuosus*, esta especie aunque tiene flores auto-compatibles, necesita la visita de polinizadores debido a esta separación temporal y espacial de los órganos reproductores (Preston, 1991). En contraste, la mayoría de las crucíferas alógamas son auto-incompatibles y protóginas (Al-Shehbaz, 1977).

La especie naturalizada y altamente invasiva de los bosques húmedos de EUA, *Alliaria petiolata*, presenta características similares a las plantas nativas: tolerancia a la sombra y un tamaño relativamente grande de las semillas, además de otras características propias de las especies introducidas como ausencia de parásitos o herbívoros naturales y una alta tolerancia a la competencia intraespecífica. Este éxito se asociaba con la presencia de un sistema de reproducción autógeno, sin embargo, se descubrió que los individuos de esta especie son

xenógamos facultativos, con una relación de P/O de $1,502 \pm 105$, la cual es una relación típica para un sistema reproductivo autogámico, según los criterios de Preston (1986), además de presentar protandria, lo cual reduce la probabilidad de auto cruza (Cruden *et al.*, (1996).

Las especies de Brassicaceae que habitan en ambientes extremos se ven limitadas en la reproducción debido al tiempo de floración, clima y disponibilidad de polinizadores. Esto influye en los sistemas de auto-compatibilidad o auto incompatibilidad (Grundt *et al.*, 2005). La auto-compatibilidad, se ha propuesto como la estrategia principal de reproducción. Grundt *et al.*, (2005) estudiaron a *Draba palanderiana* (Brassicaceae) una planta del ártico (Norteamérica) con un periodo muy corto de floración y encontraron que su sistema de reproducción es auto-incompatible. Sin embargo, las especies alógamas obligadas (auto-incompatibles) son raras en el Ártico.

Existen variaciones del sistema reproductivo incluso a nivel intraespecífico, tal es el caso de *Laevenworthia* sp., estudiado por Solbring y Rollins (1977) y más recientemente por Busch (2005). Este último, evaluó el sistema reproductivo de *Laevenworthia alabamica*, una especie endémica al sureste de EUA. Busch (2005), encontró que dentro de una misma población, el sistema reproductivo varía en los individuos de la periferia, los cuales se encontraban en ambientes más pequeños y perturbados, estos individuos resultaron ser auto-compatibles, mientras que los individuos más cercanos al centro de la población, los cuales se encontraban en ambientes más amplios, resultaron ser auto-incompatibles. En el caso de *Arabidopsis thaliana*, una de las especies de Brassicaceae más estudiadas, tiene un sistema de reproducción auto-compatibile, sin embargo, la mayoría de otras especies de *Arabidopsis* son auto-incompatibles (Mable *et al.*, 2005).

De acuerdo a los criterios de Cruden (1977), la relación entre el polen y los óvulos refleja el sistema de apareamiento o tipo de entrecruza de los individuos de una especie, por ejemplo, plantas con menor relación de polen-óvulo indican cleistogamia, en cambio aquellas plantas que se reproducen por polinización cruzada (alogamia) tienden a producir mayor número de granos de polen. Se ha estudiado el sistema reproductivo de 66 especies de Brassicaceae y su respectivo sistema de reproducción (Preston, 1986). De este estudio se encontró que las especies de Brassicaceae que son alógamas poseen una P/O mayor a 3,500 y un mayor número de granos de polen, mientras que en las especies típicamente autógamias observó una relación menor a 1,000 y un menor número de granos de polen. El número de óvulos no fue significativamente diferente en estos dos grupos. Preston (1986) sugiere que la relación P/O es un mejor estándar para aproximarse al sistema reproductivo de otras especies de Brassicaceae, a diferencia del

número de granos de polen. Ya que al comparar el promedio del número de granos de polen con el sistema de reproducción estudiado mediante cruces, se traslapaban 31 especies de las 66. Mientras que al comparar las relaciones de P/O, sólo diez especies tuvieron una relación P/O entre las más bajas para las especies alógamas. Algunos ejemplos de esto son *Barbarea orthoceras*: 1,100; y la más alta de las especies autógamias, *Thysanocarpus curvipes* var. *elegans*: con una P/O de 3,220.

Polinización en Brassicaceae

Las especies de Brassicaceae son generalmente polinizadas por insectos de los órdenes Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera y Coleoptera, también se ha encontrado que algunas especies como *Lepidium didymum*, son polinizadas por hormigas (Chauhan, 1979). La polinización por viento es rara pero se han descrito para *Pringlea antiscorbutica*, esta especie presenta flores de color verde, densamente agrupadas en espigas, tienen largos estambres y un largo estigma, carecen de pétalos y olor (Al-Shehbaz, 1986).

Las abejas, moscas, mariposas y polillas son los principales polinizadores de las especies de esta familia y hasta la fecha no se ha encontrado alguna especie polinización por aves (Al-Shehbaz, 2011). Las flores pueden ser visitadas por una gran variedad de insectos, como el caso de *Hormathophylla spinosa*, la cual es visitada por 70 o más especies de insectos, pertenecientes a 19 familias y cinco órdenes diferentes, observados durante cuatro años (Gómez y Zamora, 1999). Gómez *et al.*, (2014) describieron la variación de polinizadores en 40 especies de *Erysimum*, las cuales fueron visitados por 746 especies de insectos en 99 familias de ocho órdenes, asignados a 19 grupos funcionales. La mayoría de las especies fueron visitadas por más de nueve grupos funcionales. Los visitantes más frecuentes fueron escarabajos (40%), abejas medianas de lengua corta, abejas pequeñas de lengua corta (28%), sírfidos (17%) y mariposas (9%).

Especie de estudio

Mostacillastrum gracietae, habita sólo en los municipios del Marqués y Querétaro, en el oeste del estado de Querétaro. Crece en bosque tropical caducifolio y zonas riparias en suelos derivados de rocas ígneas entre 1800 y 2000 msnm. En las localidades donde se ha colectado, se ha observado siempre pocos individuos (Martínez y Hernández, 2007). *M. gracietae*, es una planta

perenne, glauca, con la base del tallo leñosa, de 40 a 90 cm de alto, completamente glabra; las hojas son lanceoladas, con el ápice agudo y la base atenuada, margen dentado a entero. Tiene inflorescencias densas en forma de corimbo (Figura 2) y florece y fructifica entre junio y octubre. No obstante, la descripción hecha por Martínez y Hernández (2007), no incluye suficiente información descriptiva sobre la anatomía y biología floral sobre de esta especie. Originalmente se incluía a *Mostacillastrum gracietae* dentro del género *Chaunanthus*. El cual tiene cuatro especies distribuidas solamente en México, mientras que el género *Mostacillastrum* comprende 31 especies distribuidas en el continente americano desde Chile hasta México (Al-Shehbaz, 2013; Martínez y Al-Shehbaz, 2014).

Durante visitas previas a las zonas de colecta y puntos de observación en este estudio, se encontró que hay aproximadamente 50 individuos en dos kilómetros, aunque sólo se haya encontrado en dos municipios potencialmente esta especie podría distribuirse en la provincia fisiográfica del Eje Volcánico Transversal (Figura 3). Dado que sólo se ha colectado en el valle de Querétaro, y que las poblaciones son de pocos individuos, se puede considerar a *M. gracietae* como una especie rara de tipo siete según los criterios de Kruckeberg y Rabinowitz (1985), los cuales son limitado rango geográfico, restringida especificidad del hábitat y tamaño poblacional pequeño.



Figura 2. Inflorescencia de la especie de estudio *Mostacillastrum gracietae* (Brassicaceae).

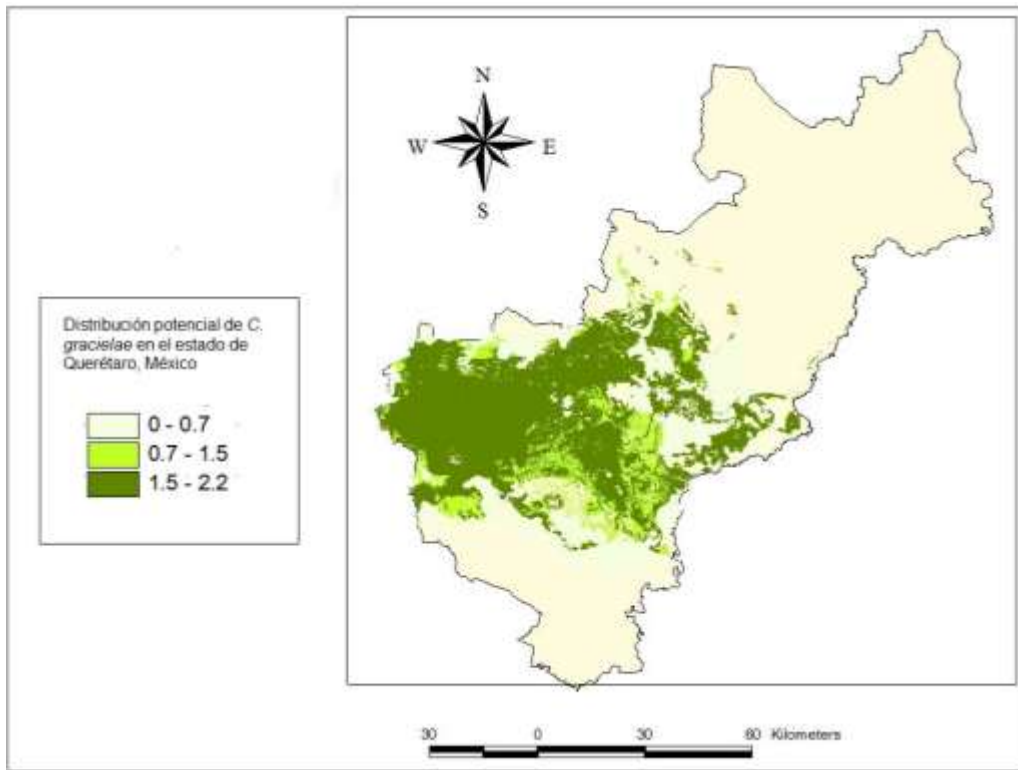


Figura 3. Mapa de distribución potencial de *M. gracielae* en el estado de Querétaro, México obtenido mediante GARP. Los valores de probabilidad se distribuyen de la siguiente manera en la provincia fisiográfica del Eje Volcánico Transversal: baja de 0 a 0.7, media de 0.7 a 1.5 y alta de 1.5 a 2.2.

II. HIPÓTESIS

Dado que la especie *Mostacillastrum gracietae* pertenece a la tribu Thelypodieae, la morfología de sus nectarios, coincidirá con las características descritas para la tribu o bien para la tribu más cercana (Sisymbrieae).

Los individuos de las tres poblaciones a observar tendrán una sincronía fenológica entre ellas y establecerán un pico de floración al mismo tiempo.

Dado las características de la especie *M. gracietae*: flor pequeña, hermafrodita, tubular, de color blanco y de distribución restringida, se espera que tenga un sistema de reproducción autógamo y que por lo tanto la P/O sea menor a 1,500.

III. OBJETIVO GENERAL

Describir la anatomía, morfología y fenología floral de la especie *Mostacillastrum gracietae*. Aportar información básica sobre la morfología del nectario de dos especies de la tribu Thelypodieae.

Objetivos particulares

1. Obtener evidencia mediante la descripción morfológica y anatómica de la flor de *Mostacillastrum*, que soporte la segregación de su antiguo género *Chaunanthus*
2. Comparar la morfología del nectarios de *Mostacillastrum gracietae* y *Chaunanthus petiolatus* de la tribu Thelypodieae, con la tribu más cercana.
3. Describir la fenología floral de las tres poblaciones de *Mostacillastrum gracietae*.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en la Cañada, El Marqués (20° 37' 30.07" N, 100° 18' 51.39" O), Cerro de los Troncones, (20° 42' 2.72" N, 100° 25' 52. 27" O) y Cerro Azteca (20° 41' 29.85" N, 100° 25' 21.59" O), Juriquilla en la ciudad de Querétaro (Figura 4). Las tres localidades, se encuentran a una altitud entre 1800 y 1950 msnm., sobre la provincia fisiográfica del Eje Volcánico Transversal. La precipitación de esta región es de 500 a 800 mm anual, con una temperatura entre los 16 y 20°C (ver Apéndice, Figura 25), y un clima semiseco templado con lluvias en verano (ver Apéndice, Figura 26, INEGI, 2005). Las localidades donde está presente *Mostacillastrum gracietae* también se encuentran otras especies del bosque tropical caducifolio como *Senna polyantha*, *Lysiloma microphylla*, *Bursera fagaroides* y *Bursera galeotteana*.

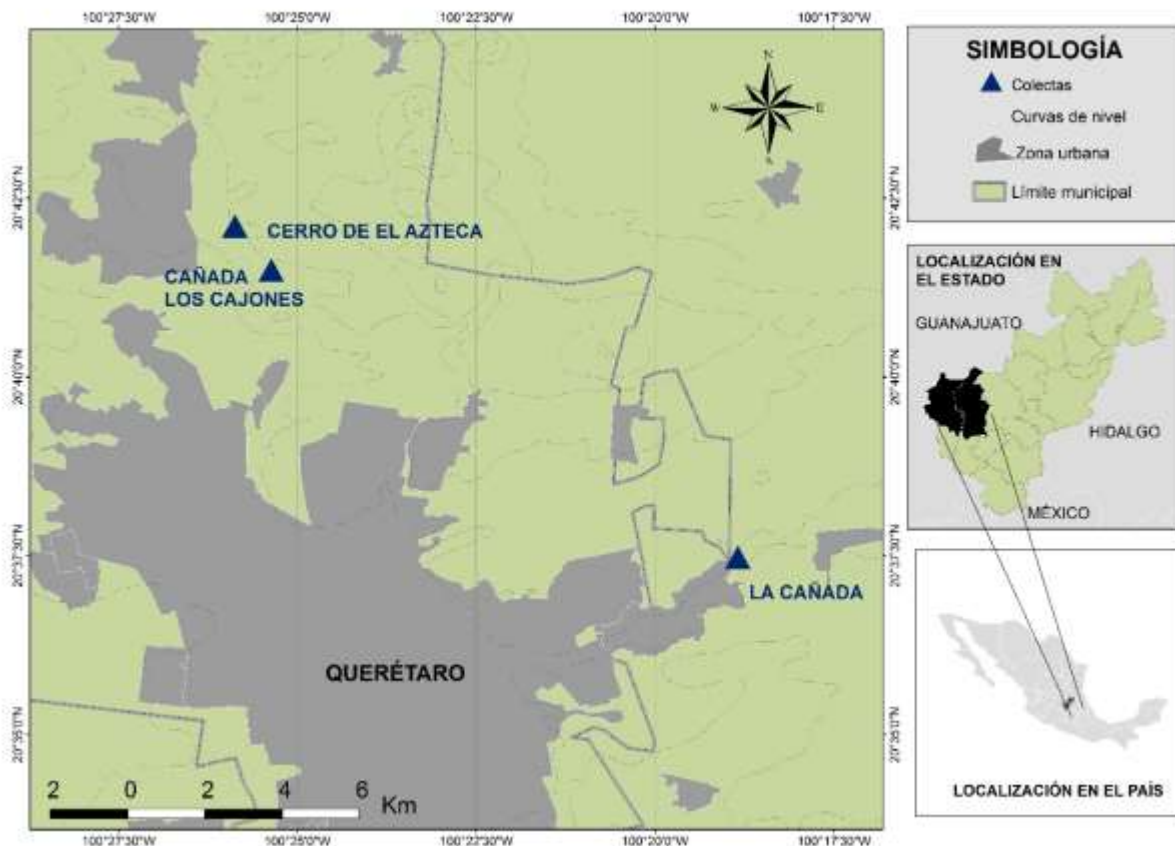


Figura 4. Mapa de los sitios de colecta y de observación en la ciudad de Santiago de Querétaro, Querétaro.

Morfología y anatomía floral

De la morfología flora se midieron en campo nueve variables o atributos florales siguiendo a Gómez *et al.*, (2008), de 20 flores tomadas de diez individuos distribuidos al azar de cada población. Este número es suficiente para hacer una comparación estadística entre las tres poblaciones. Estos atributos son: diámetro de la corola (DC), longitud de la corola (LC), longitud del pistilo (LP), longitud del estigma (LE), diámetro tubular (DT), altura del par de estambres cortos (AE1), altura de los dos pares de estambres largos (AE2), longitud de las anteras del par corto de estambres (LA1) y longitud de las anteras de los pares largos de estambres (LA2) y la distancia antera estigma (DAE, Figura 5). Para detectar diferencias en los caracteres florales entre cada población se realizó una prueba de t de Student por cada dos muestras.

Para la descripción anatómica se colectaron 15 flores de cinco individuos distribuidos al azar, en cada población. De cada individuo se colectó solamente tres flores, esto se hizo para minimizar la colecta extensiva en un solo individuo. La flores se fijaron en por 24 horas Navashin (Johansen, 1940), después se deshidrataron en una serie de alcohol terbutílico ascendente, para ser embebidas en parafina y posteriormente se hicieron cortes transversales y longitudinales. Los cortes fueron hechos en un micrótopo de rotación (Leica modelo RM2125) a 10-12 μm y se tiñeron con safranina y verde rápido (Martínez y Hernández, 1997). Se tomaron fotografías de los cortes usando un microscopio óptico con cámara integrada (Zeiss Axiostar).

Adicionalmente para observar detalles los nectarios, pistilo, estambres y polen, se secaron a punto crítico tres flores de cada población y se recubrieron con oro para ser observadas al microscopio electrónico de barrido (MEB, Zeiss EVO50). De estas flores se midieron nueve células estomáticas secretoras, el largo y ancho de las anteras, diámetro de las células globosas de la epidermis, y se tomaron medidas del largo y ancho, de 12 granos de polen y medidas del lumen en la ornamentación del polen, de las tres poblaciones. Para hacer una comparación con una especie cercana, se realizó el mismo procedimiento para el MEB con la especie *Chaunanthus petiolatus*. Las fotografías tanto de los cortes histológicos como de las preparaciones para el MEB, se modificaron solamente para mejorar su nitidez y contraste en el programa Adobe Photoshop.

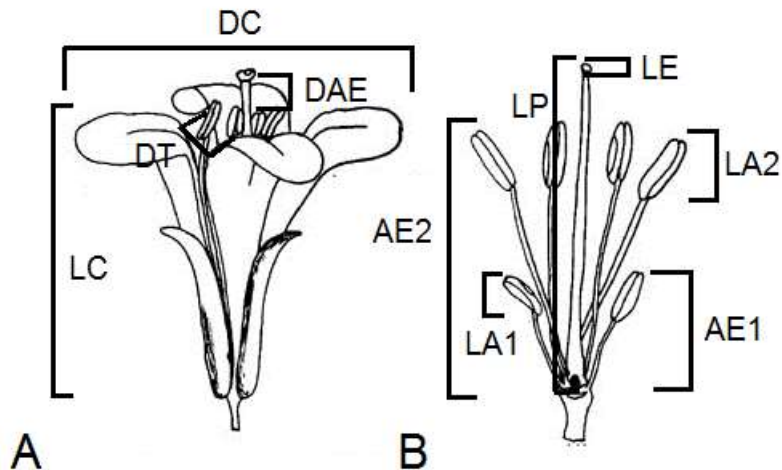


Figura 5. Esquema de los atributos florales en Brassicaceae que fueron medidos (modificado y tomado de Elpel, 2004). A. Flor completa, B. Androceo y gineceo. DC = diámetro de la corola, LC = longitud de la corola, LP = longitud del pistilo, LE = longitud del estigma, DT = diámetro tubular, AE1 = altura del par de estambres cortos, LA1 = longitud del par de anteras del par corto de estambres, LA2 = longitud de anteras de los pares largos de estambres y DAE = distancia antera estigma.

Fenología

El estudio de la fenología floral de *M. gracielae* se hizo a nivel de flor y población. A nivel de flor se observaron eventos que ocurren durante la antesis de la flor. A nivel de población se midió el despliegue floral es decir, el número de flores abiertas, el número de flores abiertas por cada inflorescencia, y el número de inflorescencias. Las observaciones se hicieron semanalmente del 8 de junio de 2015 al 30 de agosto de ese mismo año. Para detectar diferencias entre las poblaciones, se hizo un análisis de varianza (con la prueba de Tukey post hoc) para el número de inflorescencias y para el despliegue floral. Para detectar diferencias en el número de flores abiertas en cada inflorescencia se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis debido a la normalidad de los datos. Las gráficas fueron hechas con el programa MATLAB R2016b (Version 9.1.0.441655, 2016).

Lo que se observó para registrar la apertura de la flor, fue el momento en el que abrió, el ángulo que presentaron los pétalos, 0°, 45° o 90° (Figura 6, Cruden *et al.*, 1996); dehiscencia de anteras y color de las mismas, color del estigma y senescencia de la flor; color de los pétalos y textura. Las observaciones se hicieron en tres inflorescencias de tres individuos distribuidos al azar durante 14 horas consecutivas. Se comenzó a observar las siete de la mañana y se retomó la

observación a las siete de la mañana del siguiente día, esto se hizo únicamente en la población del cerro Los Cajones.

Se eligieron veinte individuos al azar, en un mismo parche de vegetación dentro de cada población (La Cañada, cerro Azteca y Cajones, Figura 4). Algunos individuos fueron reemplazados por otros en cada población por pérdidas debido al pastoreo. En Cajones se reemplazaron cinco, en la Cañada dos y en el Cerro Azteca tres. De cada individuo se contó el número de flores totales, el número de flores abiertas por cada inflorescencia y cuando el número de inflorescencias en un individuo sobrepasaba de 60, se contaban sólo las flores abiertas de 30 inflorescencias y se obtenía un promedio para ese día. Además se contó el número total de inflorescencias. No se tomaron en cuenta para este conteo flores abiertas con pétalos marchitos.

De forma complementaria, se contó el número de frutos de 20 individuos por cada población (como medida de polinización en el ambiente), para ver diferencias entre la producción de frutos entre poblaciones se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Se hizo una revisión de 20 ejemplares de dos herbarios nacionales (IEB y QMEX, ver Apéndice), para obtener un patrón de la fenología de la especie a lo largo de algunos años.

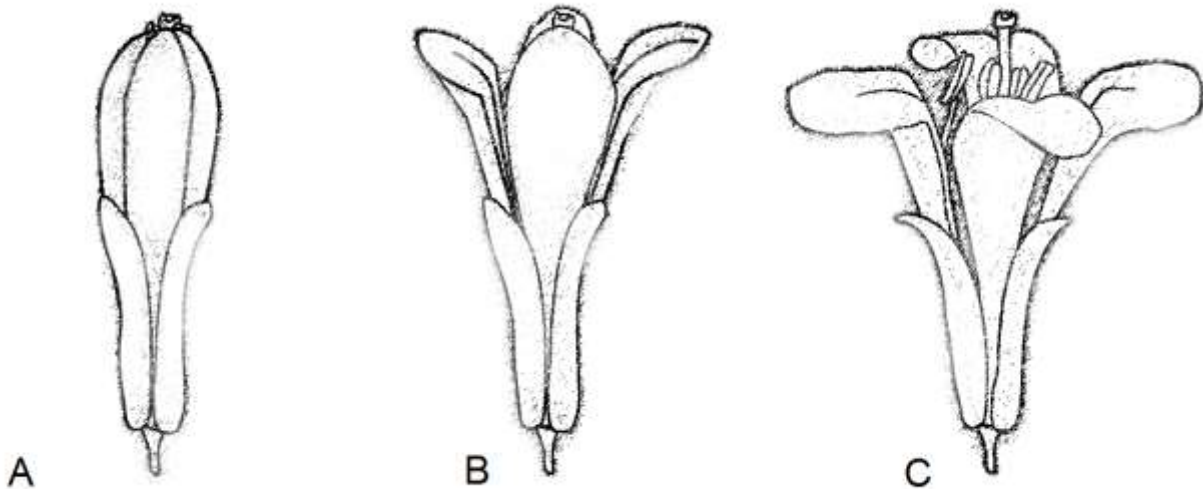


Figura 6. Esquema de los ángulos de los pétalos antes y después de la antesis. A. Pétalos en 0° o flor antes de la antesis. B. Pétalos en 45° . C. Pétalos en 90° con respecto al tubo de la corola.

Relación polen-óvulos

Para obtener una aproximación al sistema reproductivo de *M. gracielae* se utilizó la relación P/O propuesta por Cruden (1977), y se siguió el criterio de Preston (1986) sobre P/O para Brassicaceae. Para obtener la P/O, se tomaron seis flores de tres individuos de cada población, tomando en cuenta que las anteras no estuviesen abiertas. El número de óvulos se contó en seis ovarios de cada población, éstos se aclararon usando Visikol (Villani *et al.*, 2013). Se hizo la prueba de Kruskal-Wallis para detectar diferencias del número de granos de polen entre cada población.

V. RESULTADOS

Morfología floral

De las variables morfológicas medidas en los individuos de las tres poblaciones de *Mostacillastrum gracietae*, se encontraron diferencias significativas en el tamaño de la corola (longitud y diámetro), en la altura del estigma, altura de los estambres cortos y largos, así como el tamaño de las anteras (Cuadro 3). Todos los caracteres florales fueron significativamente diferentes para las flores medidas en el Cerro Azteca, las cuales fueron más pequeñas, excepto en el tamaño de longitud del estigma y el diámetro tubular, en donde no hubo diferencias significativas entre poblaciones. Las flores de las tres poblaciones difieren significativamente en el tamaño del diámetro y longitud de la corola (diámetro: $t=6$, $p=5.6 \times 10^{-7}$, longitud: $t= 5.39$, $p= 3.8 \times 10^{-6}$). Las flores del Cerro Azteca miden en promedio 2.95 (± 0.021) mm, en el diámetro de la corola y 4.36 (± 0.6) mm en la longitud de la corola. Del androceo se hallaron diferencias significativas en el promedio de la altura de los estambres cortos y largos (altura estambres cortos: $t= 5.83$, $p= 9.5 \times 10^{-7}$, altura estambres largos: $t= 8.46$, $p= 2.8 \times 10^{-10}$), y longitud de las anteras de cada uno (anteras de estambres cortos: $t= 6.9$, $p= 3.2 \times 10^{-8}$, anteras estambres largos: $t= 6.43$, $p= 1.4 \times 10^{-7}$), también fue significativamente diferente en las flores medidas en el Cerro Azteca.

En el gineceo, sólo hubo diferencia significativa en la altura promedio del pistilo de las flores medidas en el Cerro Azteca ($t=2.25$, $p=0.009$). La longitud del estigma tiene un tamaño constante de 0.21 (± 0.01) y no se encontraron diferencias significativas ($t= 0.47$, $p= 0.63$). El diámetro tubular no difirió entre poblaciones, no se encontraron diferencias significativas ($t= 0.68$, $p= 0.49$). La distancia promedio entre las anteras y el estigma también fue significativamente diferente para las flores medidas en el Cerro Azteca ($t= 2.95$, $p= 0.005$). La distancia más corta corresponde a las flores del Cerro Azteca, con 0.14 (± 0.27) mm.

Cuadro 3. Media de los caracteres morfológicos de la flor de *Mostacillastrum gracietae* (mm) \pm desviación estándar de la media

Carácter floral	Cajones	Cañada	Azteca	Promedio
Diámetro de la corola	4.56 \pm 0.05	4.13 \pm 0.04	2.95 \pm 0.021*	3.88 \pm 0.84
Longitud de la corola	5.71 \pm 0.52	5.43 \pm 0.63	4.36 \pm 0.62*	5.14 \pm 0.71
Altura de pistilo	3.84 \pm 0.66	3.51 \pm 0.43	3.12 \pm 0.47*	3.49 \pm 0.36
Longitud del estigma	0.21 \pm 0.03	0.22 \pm 0.07	0.21 \pm 0.06	0.21 \pm 0.01
Altura estambres cortos	4.30 \pm 0.05	4.20 \pm 0.04	3.25 \pm 0.01*	3.92 \pm 0.52
Altura estambres largos	4.81 \pm 0.41	4.91 \pm 0.49	3.63 \pm 0.26*	4.45 \pm 0.64
Longitud anteras/estambres cortos	1.23 \pm 0.01	1.43 \pm 0.02	0.94 \pm 0.04*	1.20 \pm 0.22
Longitud anteras/estambres largos	1.18 \pm 0.04	1.44 \pm 0.00	0.96 \pm 0.01*	1.19 \pm 0.21
Diámetro tubular	1.28 \pm 0.1	1.39 \pm 0.27	1.33 \pm 0.27	1.33 \pm 0.05
Distancia/antera y estigma	0.46 \pm 0.69	0.69 \pm 0.54	0.14 \pm 0.63*	0.43 \pm 0.27

*P<0.05

Anatomía floral

Fórmula floral de *Mostacillastrum gracietae*: $\dagger \text{♀} K_4 C_4 A_{(4+2)} \underline{G}_{(2)}_2 V_x$

Simetría bilateral, hermafrodita, cáliz (K) de cuatro sépalos, corola (C) de cuatro pétalos, androceo (A) con dos pares iguales de estambres y otro desigual, ovario (G) supero, bicarpelar y bilocular. Placentación axial (Vx).

Perianto. Los pétalos y sépalos están formados por una epidermis uniestratificada de células ovoides a alargadas de 54 a 71 μm de diámetro, sin cutícula ni tricomas. La epidermis es papilosa en los lóbulos de cáliz y corola (Figura 7-AD), y es lisa en la base del cáliz (Figura 7-BC). El mesófilo de los sépalos está formado por células de parénquima de tamaño variable con pocos espacios intercelulares que aumentan hacia la parte apical. Los engrosamientos del xilema son de tipo helicoidal (Figura 7-A).

Androceo. Los filamentos del par de estambres cortos están embebidos en los nectarios laterales y los filamentos de los dos pares de estambres largos están sobre los nectarios medios en la base del receptáculo (Figura 8-AB, Figura 16). La epidermis del filamento vista en un corte longitudinal, es simple, uniestratificada, células rectangulares, formado por tejido parenquimatoso (Figura 8-B). La inserción de las anteras en el filamento es basifija y son de forma sagitada en la base (Figura 8-C, Figura 10-AB), tienen dos tecas cada una (tetrasporángidas), con dos sacos polínicos cada uno (Figura 9-A, Figura 10-E). La epidermis de las anteras es simple, de células de 40-50 μm de diámetro en la parte ventral, mientras que en la parte dorsal las células son grandes y globosas con un tamaño de 86 a 290 μm (Figura 8-D, Figura 9-BC, Figura 10-DF). Cutícula ausente. Bajo la epidermis se encuentra el endotecio, formado por células de forma

rectangular a irregular de 80 a 120 μm de longitud, desapareciendo en la zona del estomio (zona de dehiscencia (Figura 8-E). Las células del endotecio tienen engrosamientos de la pared en forma de U (Figura 8-F). El tejido conectivo está formado por células del parénquima de diferente tamaño y forma irregular y presenta un haz vascular en el centro. Se observan granos maduros de polen, sin remanentes del tapetum. La dehiscencia es longitudinal introrsa (Figura 10-C) y el estomio está formado por células de diferente tamaño al resto de la epidermis (Figura 8-E).

Polen. El polen se encuentra en mónadas (Figura 11-F) tiene simetría bilateral, es isopolar, de ámbito circular, con forma prolato-esferoidal (diámetro polar/diámetro ecuatorial = P/E, de 0.96, Figura 11-AB), el eje ecuatorial mide $14.54 \pm 0.95 \mu\text{m}$ y el eje polar $14 \pm 0.06 \mu\text{m}$, y posee tres aperturas, o sea, es tricolpado (Figura 11-C). La ornamentación reticulada presenta muri erecto ligeramente sinuoso, la exina es microrreticulada, con un diámetro del lumen de $0.44 \mu\text{m}$ ($< 1 \mu\text{m}$) de forma irregular (Figura 11-DE)

Gineceo. El estigma es capitado, esférico, sésil, es decir que carece de estilo y se encuentra directamente sobre la punta del ovario. Observado al microscopio electrónico de barrido no presenta secreciones y se considera como un estigma seco (Figura 13-AB). La epidermis del estigma está formado por células papilosas de $190 \mu\text{m}$ de longitud (Figura 9-D, Figura 12-A, Figura 13-AB). Debajo de la epidermis se encuentran un tejido de transición formado por células de diferente tamaño, que se fusionan con las células del tabique del ovario (Figura 12-B). El ovario tiene forma alargada, a ligeramente ovalada y cóncava en la parte apical (Figura 13-F). Presenta dos lóculos (Figura 9-F) y dos carpelos y la placentación es axilar (Figura 9-E, Figura 12-C). La pared del ovario presenta una epidermis simple tanto interna como externa con células de hasta $77 \mu\text{m}$ de ancho y se compone de parénquima de células isodiamétricas de 41 a $64 \mu\text{m}$ de diámetro (Figura 12-E). Las zonas del replum y de la placenta tienen una epidermis simple, de células isodiamétricas de hasta $35 \mu\text{m}$ de diámetro, el tejido parenquimatoso del tabique o replum se compone de células ovoides a alargas menos compactas y de 47 a $70 \mu\text{m}$ de diámetro (Figura 12-F). El óvulo es de tipo anátropo (Figura 12-CD).

El nectario es un anillo formado por 30 a 18 estratos de células de tejido secretor, las células que lo componen están teñidas intensamente y tienen núcleos conspicuos (Figura 14-A). La epidermis del nectario es simple y continua a la del ovario (Figura 14-C). El nectario está formado por dos nectarios laterales y dos nectarios medianos fusionados en un anillo (Figura 14-B, Figura 15-AB). Los nectarios medianos sostienen a los dos pares de estambres largos, son prominentes y en la

parte exterior forman un espacio cóncavo entre el par de filamentos (Figura 14-EF, Figura 15-C). Los nectarios laterales rodean a los estambres cortos y tienen una forma de anillo (Figura 14-D) y en la base, visto en un corte transversal, el nectario se vuelve cóncavo y forma dos lóbulos (Figura 14-B, Figura 15-D). Las células estomáticas, encargadas de secretar el néctar, se encuentran solamente sobre la epidermis en la parte superior de los nectarios laterales, son de tipo anomocítico (sin células anexas) y miden 16 μm de ancho y 20 μm de largo, también se observan algunas células estomáticas en la epidermis del ovario (Figura 15-D, Figura 13-CDE).

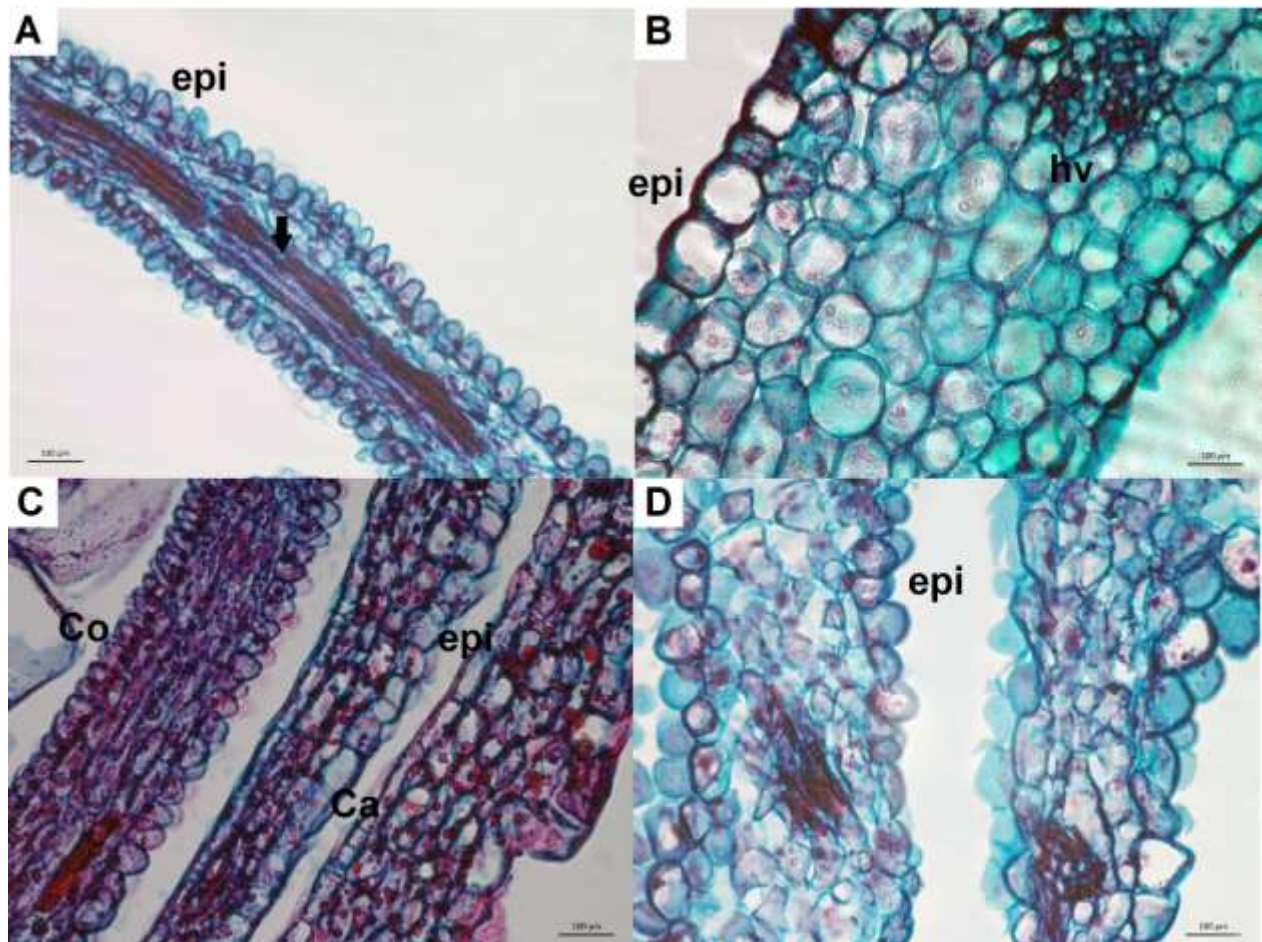


Figura 7. Perianto de *Mostacillastrum gracielae*. A. Vista longitudinal de un pétalo, epidermis (epi) y engrosamientos del xilema de forma helicoidal (flecha). C. Vista transversal del cáliz (Ca) y la corola (Co). BD. Vista longitudinal de sépalo, detalle de los haces vasculares (hv).

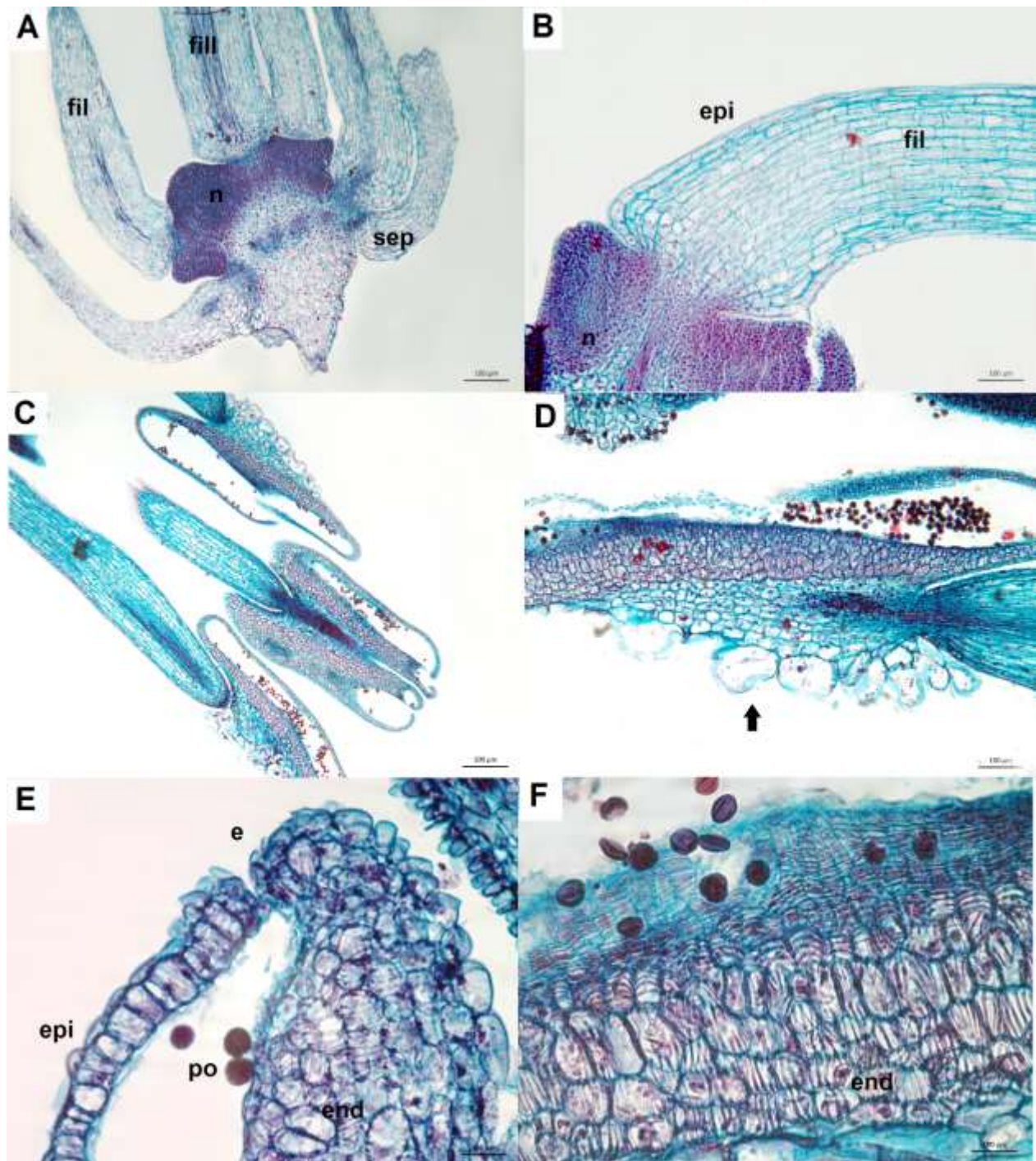


Figura 8. Androceo de *Mostacillastrum gracielae*. A. Sección longitudinal de los filamentos de estambres cortos (fil) y largos (fill) y sépalos (sep). B. Detalle de un corte longitudinal del filamento embebido en un nectario (n). C. Sección longitudinal de las anteras, detalle sacos polínicos. C. Sección longitudinal de una antera, detalle de células gigantes de la epidermis (flecha). E. Detalle del estomio (e), epidermis de la antera (epi) y polen maduro (po). F. Detalle de células del endotecio (end).

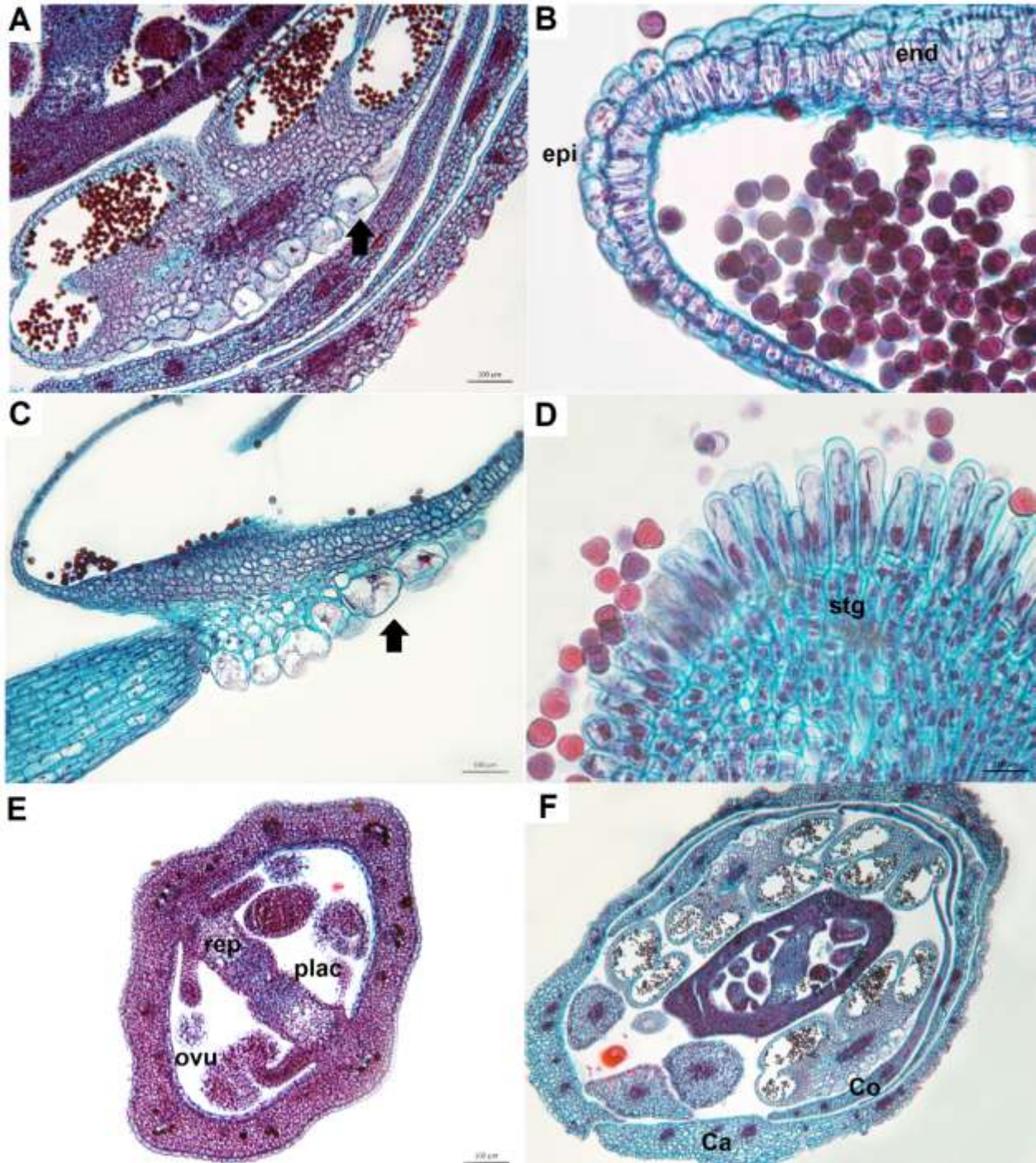


Figura 9. A. Sección longitudinal de una antera tetrasporángica, se aprecian las células enormes de la epidermis de la antera (flecha). B. Sección longitudinal de una antera, se observa la epidermis (epi) y las células del endotecio (end), con granos de polen maduros dentro del saco polínico. C. Sección longitudinal de una antera, se observan células enormes de la epidermis (flecha). D. Sección longitudinal del estigma (stg), se observan granos de polen sobre la epidermis. E. Sección transversal de un ovario, se observa los óvulos (ovu) en la placenta (plac) y el replum (rep). F. Sección transversal de una flor completa, se observa el parte del perianto: cáliz y corola (Ca y Co).

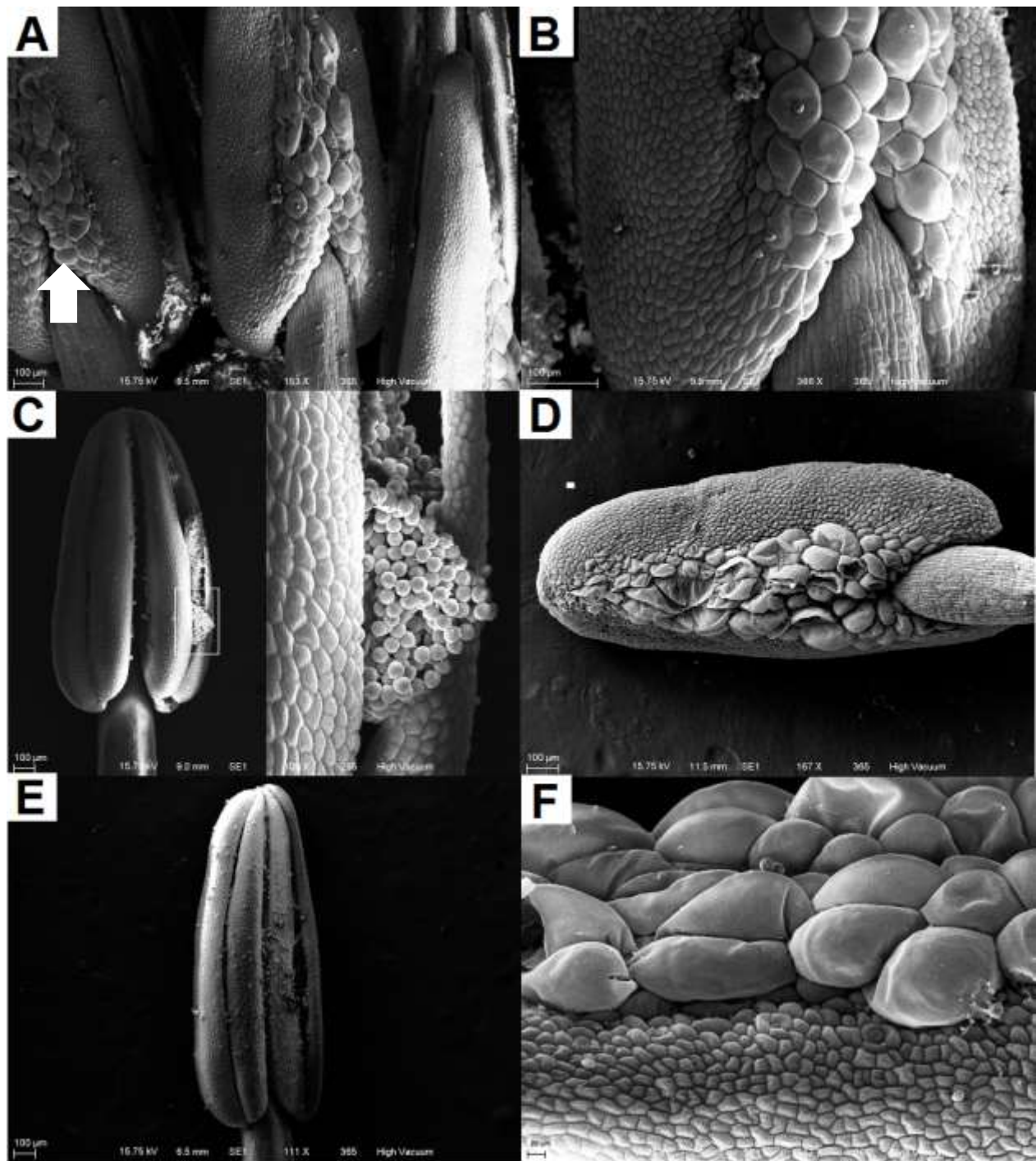


Figura 10. Anteras de *Mostacillastrum gracielae* vistas al MEB. A. Vista exterior de las anteras, se aprecia la inserción del filamento a la antera y las células grandes de la epidermis (flecha). B. Detalle de la inserción de la antera al filamento. C. Detalle de la dehiscencia longitudinal de la antera. D. Vista dorsal de una antera. E. Vista dorsal de la antera, se aprecian las dos tecas y la dehiscencia longitudinal. F. Detalle del crecimiento de las células epidérmicas de la antera.

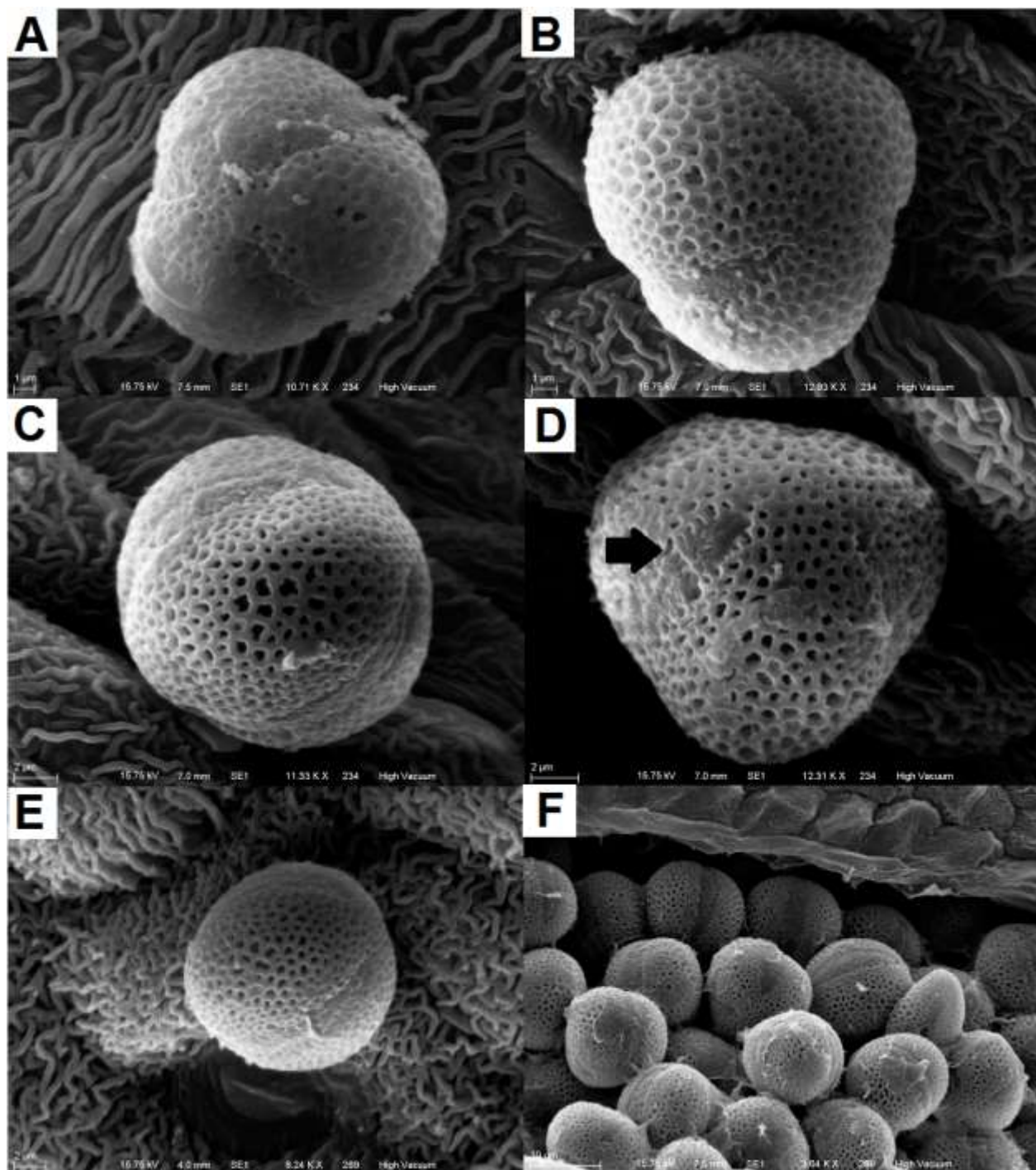


Figura 11. Polen de *Mostacillastrum gracielae* visto al MEB. A,B,D. Vista polar de un grano de polen. C. Vista meridional de un grano de polen, se observa la ornamentación microrreticulada. D. Vista polar-meridional de un grano de polen, se observan los colpos (flecha). E. Grano de polen cerca de una célula estomática sobre la epidermis del ovario. F. Granos de polen dentro de un saco polínico.

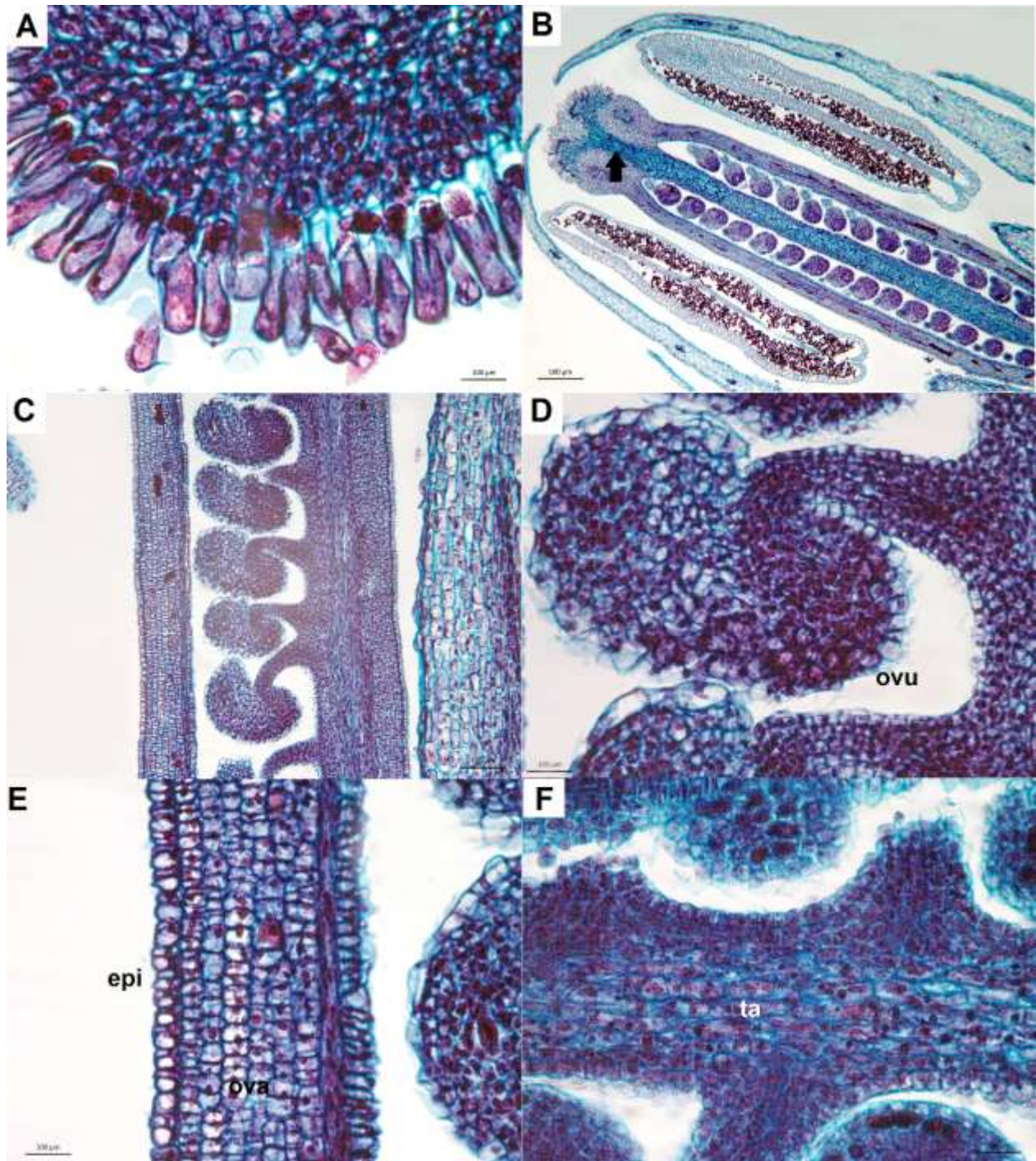


Figura 12. Gineceo de *Mostacillastrum gracielae*. A. Sección longitudinal del estigma (stg), se aprecia la epidermis papilosa del estigma. B. Sección longitudinal de la flor, la flecha señala el tejido de transición entre el estigma y ovario. C. Sección longitudinal del ovario, se observan óvulos dentro del lóculo. D. Sección longitudinal de un óvulo. E. Sección longitudinal de la pared del ovario (ova), detalles de la epidermis (epi). F. Sección longitudinal de las células del tabique (ta) que forma el replum.

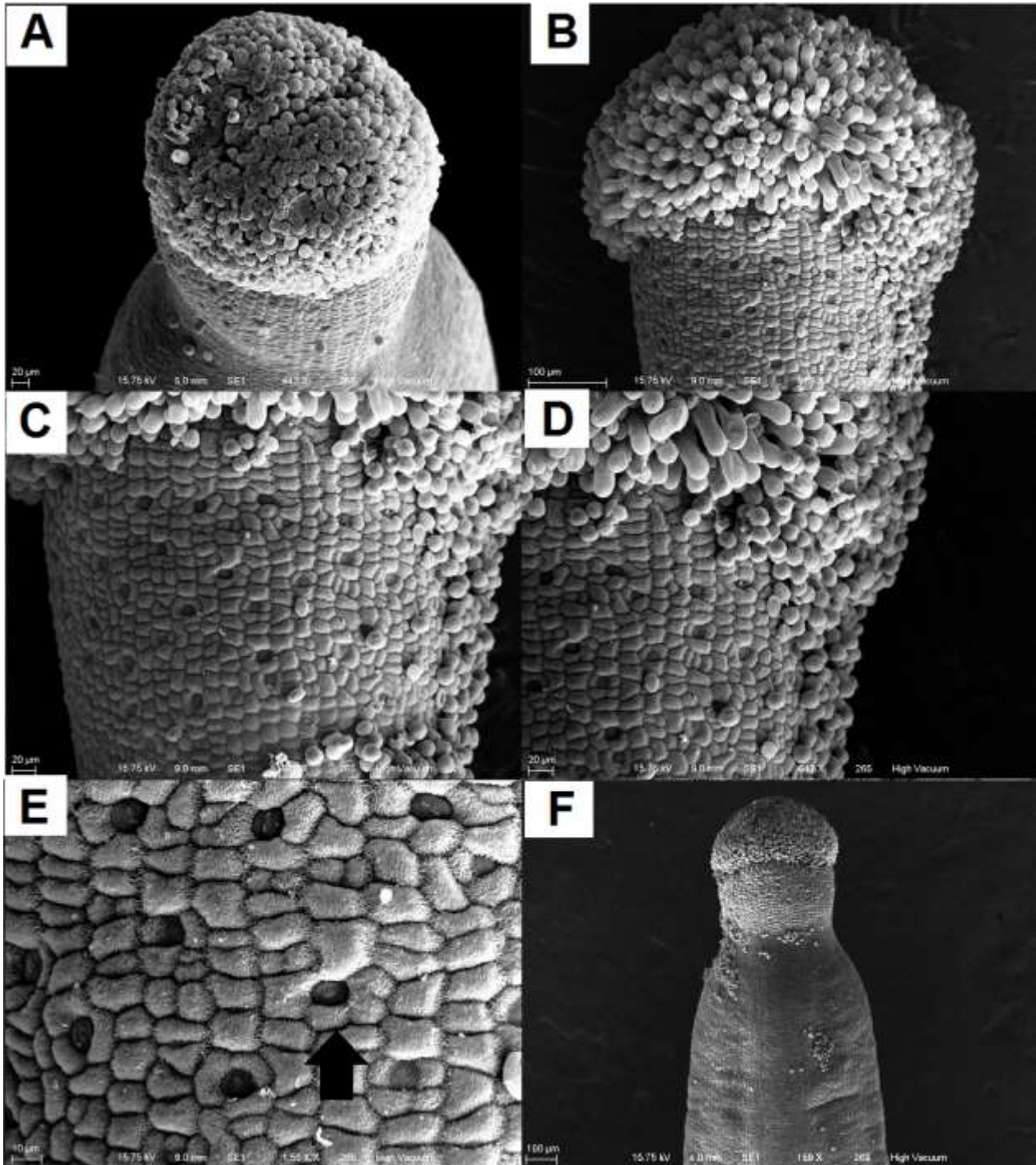


Figura 13. Estigma y ovario de *Mostacillastrum gracielae*. A. Superficie del estigma. B. Epidermis papilosa del estigma. C,D. Detalle de la pared del ovario, se observan granos de polen. E. Detalle de la epidermis del ovario, se observan células estomáticas (flecha). F. Estigma y ovario.

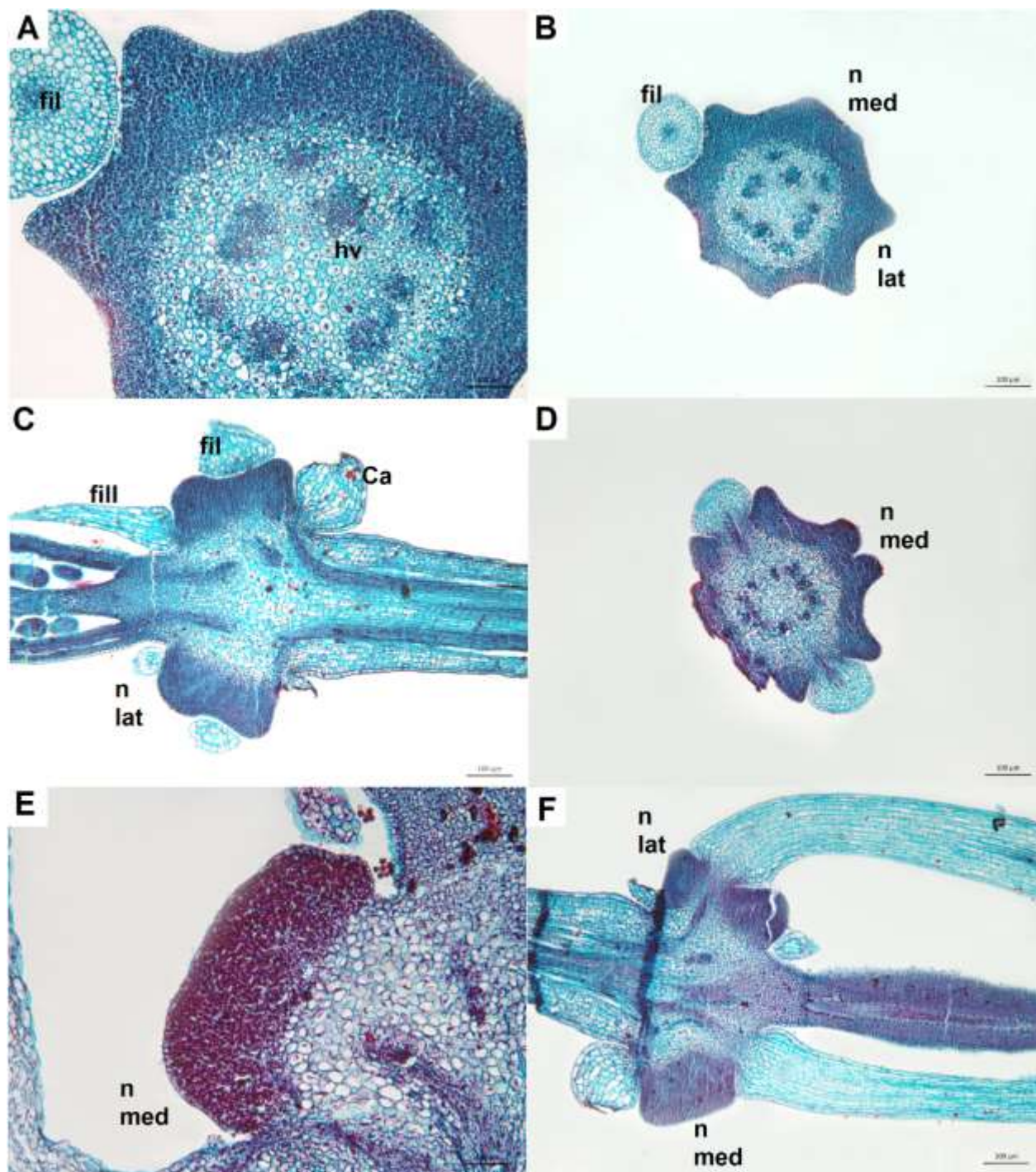


Figura 14. Nectarios de *Mostacillastrum gracielae*. AB. Sección transversal, se observan los nectarios laterales (n lat) y nectarios medios (n med), filamento corto (fil) y haces vasculares (hv). C. Sección longitudinal de los nectarios laterales, filamento largo (fill), filamento corto (fil) y cáliz (Ca). D. Sección transversal de los nectarios, se aprecia la base de los nectarios medios. E. Sección longitudinal de una parte del nectario lateral. F. Sección longitudinal de la posición de los filamentos respecto a los nectarios.

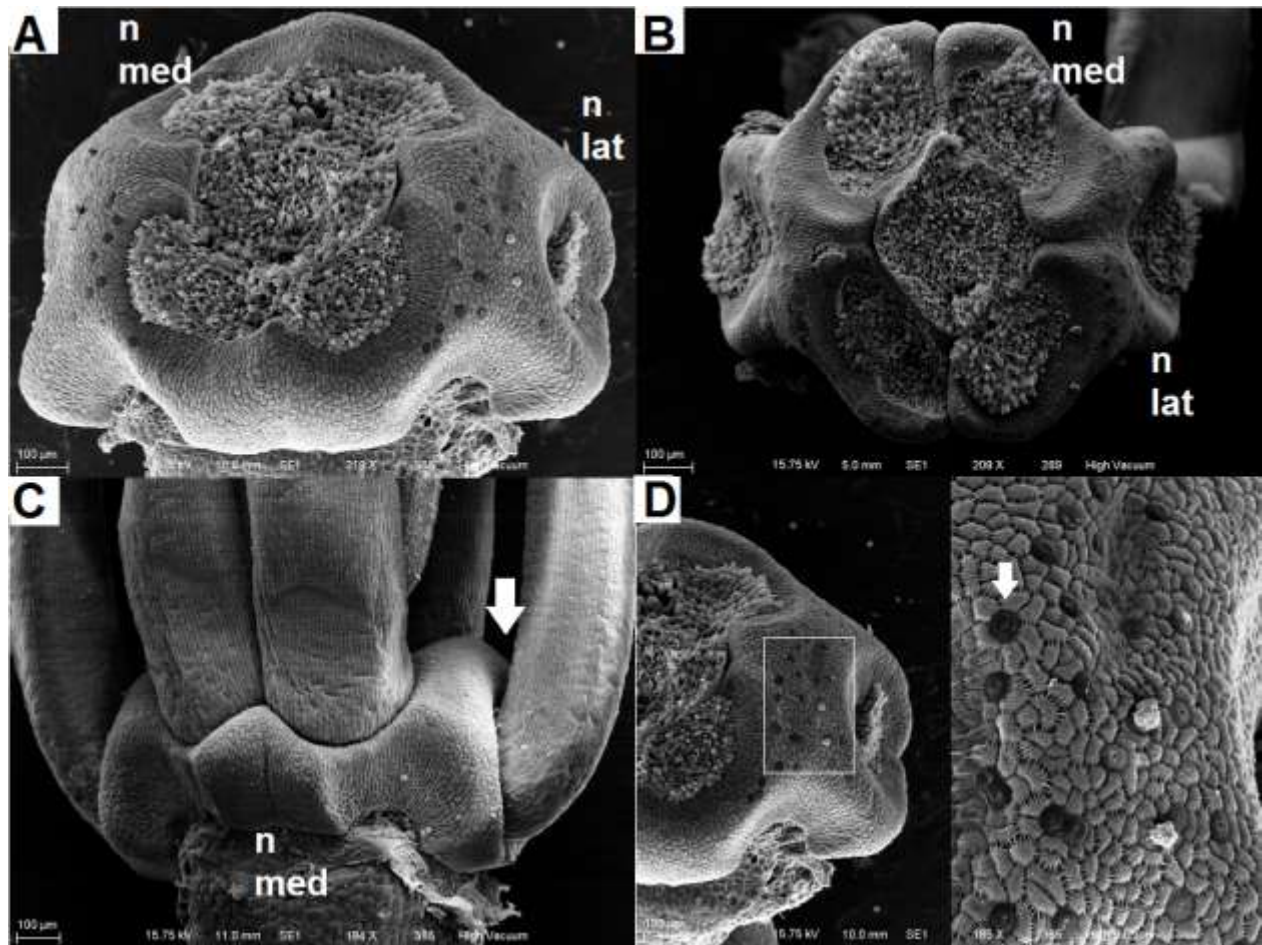


Figura 15. Nectarios de *Mostacillastrum gracielae* vistos al MEB. A,B. Nectarios: medios y laterales (n med y n lat), unidos en un anillo en el receptáculo. C. Detalle de los nectarios medios debajo de los filamentos de estambres largos. La flecha señala al nectario lateral. D. Detalle de la epidermis superior de los nectarios laterales, se observan células estomáticas (flecha).



Figura 16. Androceo y gineceo de *Mostacillastrum gracietae* vistos al MEB.

Chaunanthus petiolatus (Hemsl.) O.E.Schulz

Fórmula floral. $\dagger \text{♀ K4 C4 A(4+2) \underline{G}2}$

Androceo. Los dos pares de estambres largos se encuentran sobre los nectarios medianos y el par de estambres cortos, se encuentra embebido en los nectarios laterales (Figura 17). Las anteras del par corto miden $1.8 (\pm 0.07)$ mm y las anteras de los pares largos de anteras miden $2.07 (\pm 0.13)$ mm y son de forma sagitada. La inserción del filamento en la antera es de tipo basifija (Figura 18-A). La dehiscencia de las anteras es longitudinal e introrsa (Figura 18-B). La parte dorsal de las anteras carece de células globosas de la epidermis, en las anteras más jóvenes se encuentran células estomáticas en esa parte (Figura 18-CD).

Polen. El polen tiene simetría bilateral, isopolar, de ámbito circular, con forma esferoidal (diámetro polar/diámetro ecuatorial = P/E, de 0.99), el eje ecuatorial mide $37.4 (\pm 5)$ μm y el eje polar mide

36.4 (\pm 4.8) μm . Tiene tres aperturas, es decir, es tricolpado. La ornamentación es reticulada (Figura 18-B).

Gineceo. El estigma es sésil, seco, de forma discoidal y con una epidermis formada por células papilosas (Figura 19-BCD). El ovario es súpero, tiene una forma alargada, mide 5.6 (\pm 1.4) de longitud. La parte apical se reduce formando un cuello en donde se encuentra el estigma (Figura 20-A).

Nectarios. Los nectarios son confluentes, es decir que los nectarios medianos y laterales se unen en un anillo. El par de nectarios medianos sostienen al par de estambres largos, son prominentes y en la parte exterior y basal, forman un espacio cóncavo (Figura 20-BC). Los nectarios laterales envuelven a los estambres cortos y tienen un arreglo hexagonal (Figura 20-A). Las células estomáticas secretoras de néctar se encuentran solamente en las esquinas de los nectarios laterales, en la parte exterior, son de tipo anomosíticos y miden 18 (\pm 2.9) μm de largo y 16 (\pm 2.8) μm de ancho (Figura 20-D).

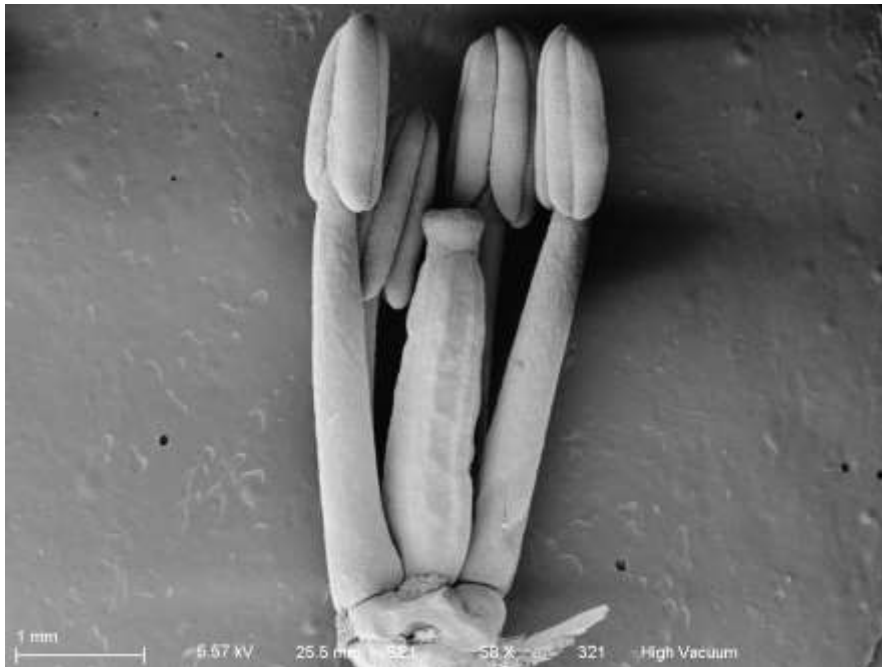


Figura 17. Androceo y gineceo de *Chaunanthus petiolatus* vistos al MEB. Se observan tres estambres largos y uno corto.

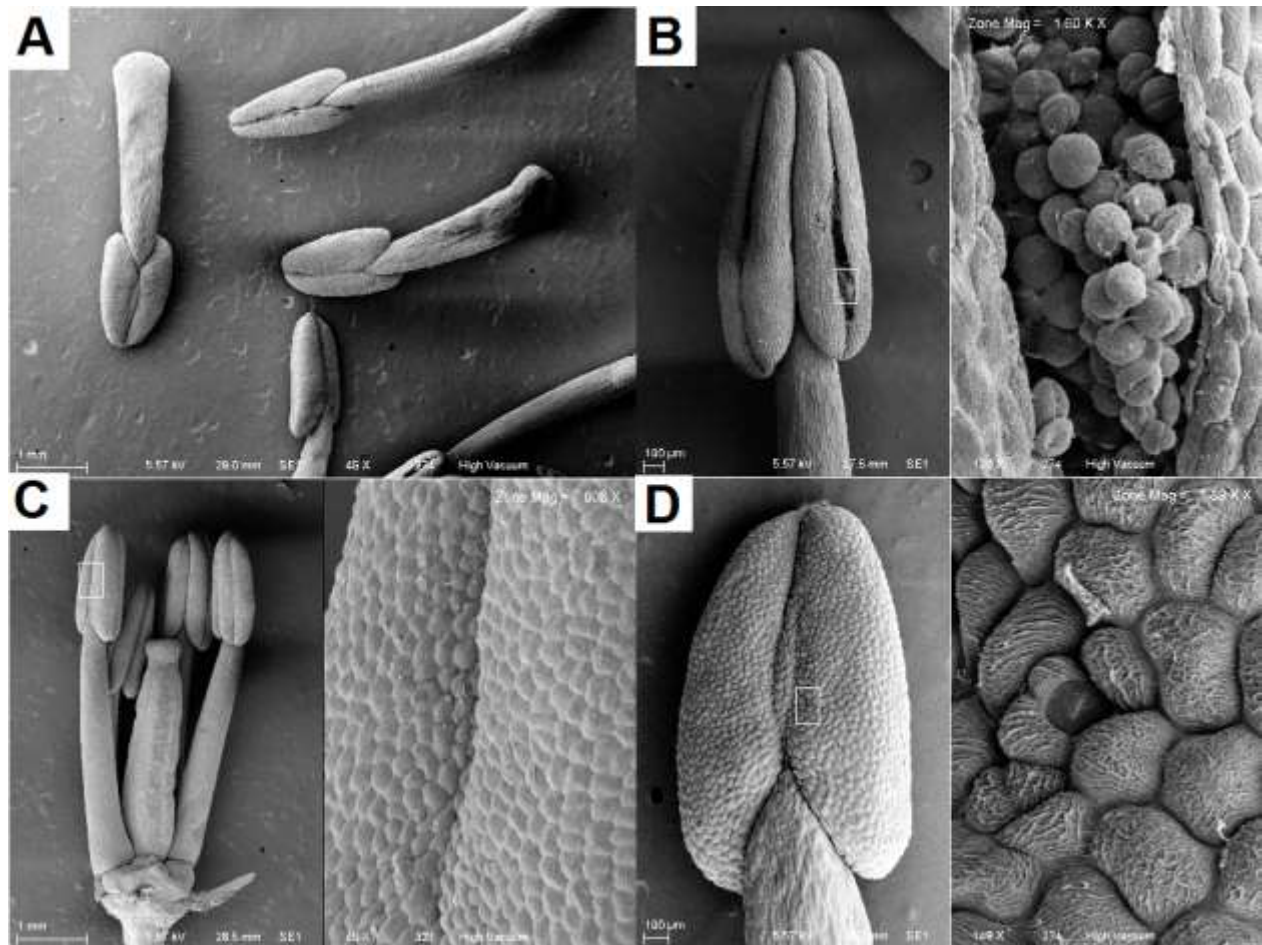


Figura 18. Androceo de *Chaunanthus petiolatus*. Detalles al MEB de A. Inserción del filamento en la antera. B. Dehiscencia de la antera (longitudinal, introrsa), detalle del polen (flecha). C. Detalle de la epidermis en la parte dorsal de la antera. D. Estoma en la parte dorsal de la antera.

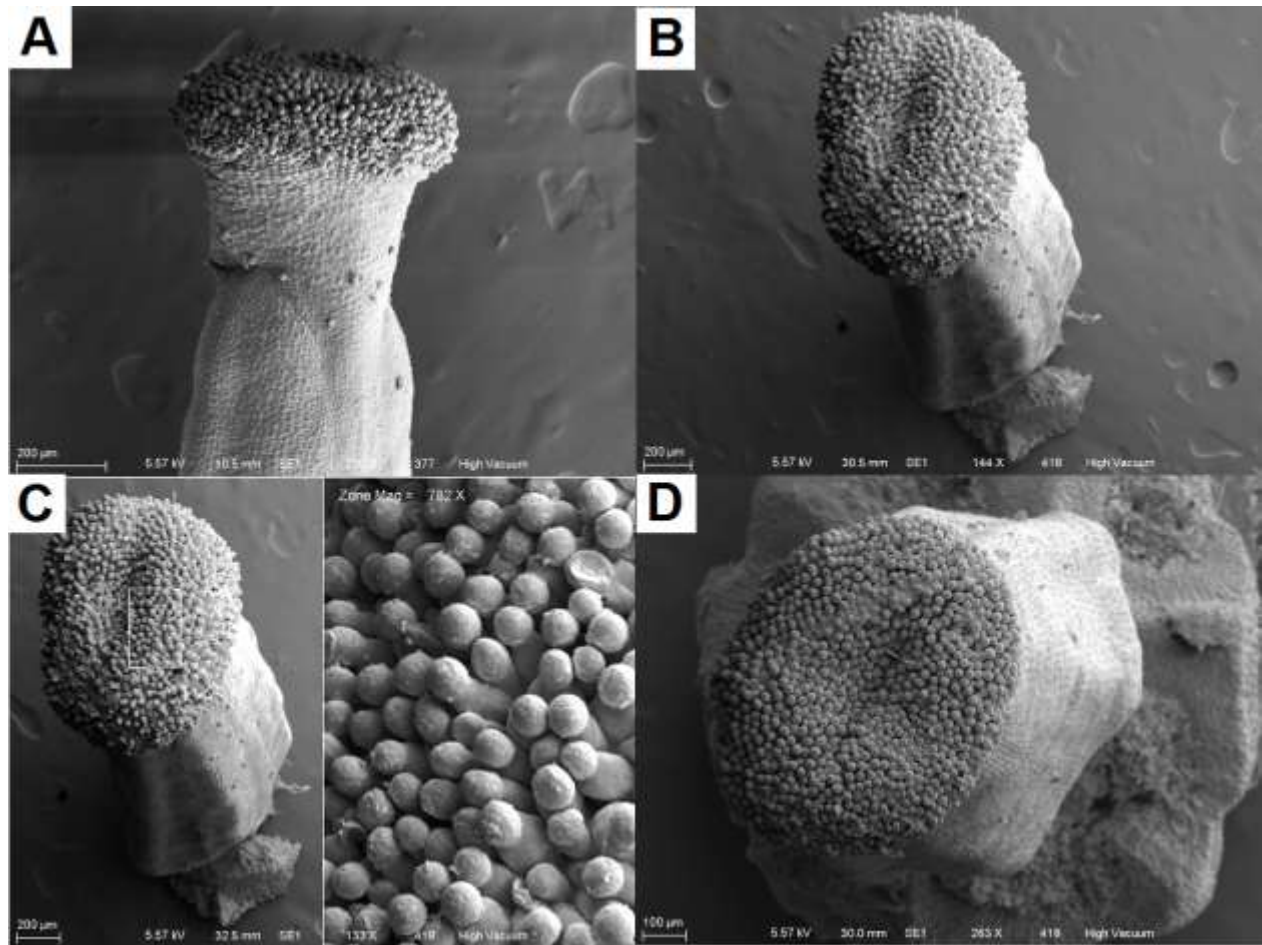


Figura 19. Estigma de *Chaunanthus petiolatus* visto al MEB. A,B,D. Estigma sésil, seco y de forma discoidal. C. Detalles de la epidermis papilosa.

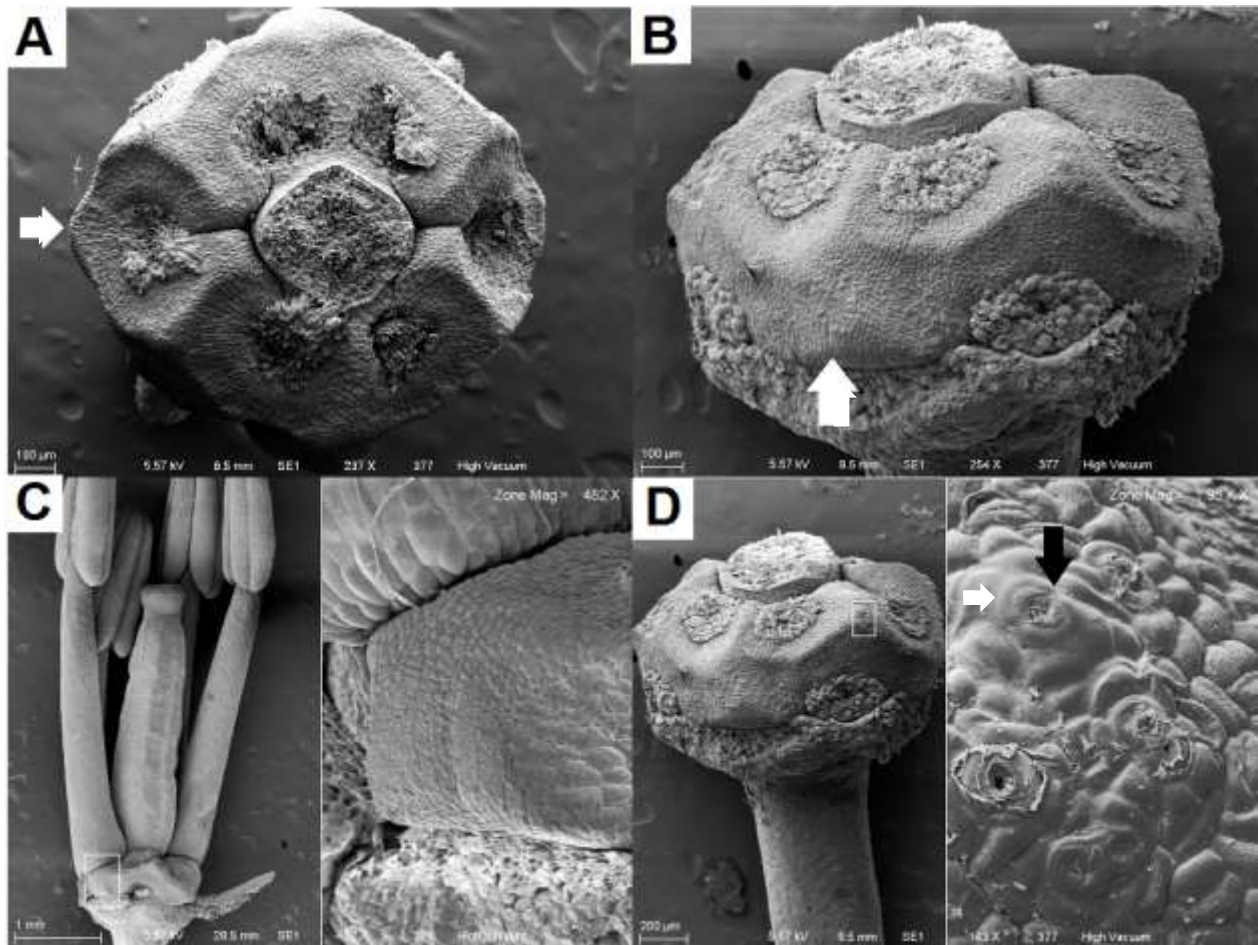


Figura 20. Nectaros de *Chaunanthus petiolatus*. A. Nectaros laterales (flecha) en arreglo hexagonal. B. Nectaros medianos (flecha), debajo de los estambres largos. C. Detalle basal de los nectaros medios. D. Estomas secretores (flecha) de néctar sobre la esquina de los nectaros laterales.

Fenología

La longevidad de las flores de *Mostacillastrum gracielae* es de dos días. El inicio de la antesis se registró desde las 9 am hasta las 3 pm (Cuadro 4), tiempo en el que parte de los pétalos de la corola se separan y se extienden hasta quedar en un ángulo de 90° con respecto al tubo de la flor. La dehiscencia de las anteras ocurren cuando la flor está abierta, el color de estas varía a lo largo del día, en el inicio de la antesis (10:00 – 15:00 hrs), presentan un color amarillo y después pasan por una tonalidad de amarillo-verdoso hasta un color verde-grisáceo. El estigma en la flor es visible hasta las 15:00 hrs, ya cuando las anteras han abierto y éstas se han separado un poco, el color de estigma varía de verde claro a amarillo a lo largo de toda la vida de la flor. No se registró receptividad del estigma. Después del primer día los pétalos se van arrugando,

comenzando por los lóbulos. La flor no persiste (a excepción del estigma) en el desarrollo del fruto. Las flores dentro de una inflorescencia abren en diferentes días, por lo que en una inflorescencia pueden encontrarse flores de diferentes etapas (Figura 3). Las flores promedio en anthesis por inflorescencia es de 3 ± 1 , ($n= 12$), y el promedio de flores cerradas por inflorescencia es de 9 ± 3 , ($n=12$).

El despliegue floral entre las tres poblaciones no fue variable significativamente ($F= 2.89$, $p=0.06$), sin embargo, la población de la Cañada tuvo una mayor producción de flores con un promedio de 1201 (± 815), mientras que las poblaciones de Cajones y Azteca tuvieron 620 (± 487) y 807 (± 581) respectivamente (Figura 21). El promedio de flores en anthesis por inflorescencia de todas las poblaciones es de $3.64 (\pm 0.74)$, (Figura 22), no hubo variación entre las tres poblaciones ($H= 3.8$, $p= 0.149$). El promedio de inflorescencias de las tres poblaciones fue variable significativamente. Los individuos de la población de la Cañada presentaron una mayor cantidad de inflorescencias, con hasta 17 (± 9) inflorescencias durante el pico de floración ($F= 6.86$, $gl= 2$, 36 ; $p=0.002$, *post hoc* Tukey; $p=0.003$), mientras que las poblaciones de Cajones y Azteca presentaron 9 (± 4) y 11(± 4) inflorescencias respectivamente. El pico de floración corresponde a la sexta y octava semana del mes de julio (Figura 23).

El promedio de frutos es significativamente diferente entre poblaciones ($H= 11.7$, $gl= 2$, $p= 0.0028$). La población del cerro Azteca obtuvo el mayor promedio de frutos con 468 (± 288), mientras que las Cañada y Cajones obtuvieron 244 (± 321) y 101 (± 175) respectivamente. El promedio general de producción de frutos es de 264 (± 280).

Sobre la floración de *M. graciela* en otros años, se obtuvo el siguiente patrón a través de ejemplares de herbario que presentaron las estructuras florales (ver Apéndice), la mayoría de los individuos registrados florecieron en julio ($n= 4$) los demás en agosto, septiembre hasta octubre. También se revisó la fecha de floración de otras especies cercanas como *Thelypodium longifolium*, *Thelypodium longipes*, *Chaunanthus mexicanus*, *Chaunanthus petiolatus*, *Iodanthus accumnatus* y *Iodanthus petiolatus*. En total se revisaron 20 ejemplares de herbario, de los cuales ocho pertenecen a *M. graciela* (Figura 24).

Cuadro 4. Fenofases de *Mostracillastrum graciellae* (Brassicaceae)

# Hrs. Obs.	Hora	Pétalos	Anteras	Estigma
Acumuladas.				
2	7:00 - 8:00	Cerrados, verticalmente	No visibles	No visible
3	9:00 - 10:00	Ligeramente abiertos	Ligeramente visibles, color amarillo	No visible
5	10:00 - 11:00	Pétalos con inclinaciones de ≤ 45	Visibles, de color amarillo	No visible
7	12:00 - 13:00	Pétalos inclinados en ángulo de más de 45	Poco abiertas - abiertas	Poco visible a visible
9	15:00 - 16:00	Pétalos en ángulo de 90	Abiertas	Visible color verde claro
16	17:00 - 23:00	Pétalos en ángulo de 90	Abiertas, de color verde -amarillo	Visible, color verde claro
17	24:00	Pétalos en ángulo de 90	Abiertas, de color verde -azul	Visible, amarillo claro
[7 horas sin observación] Noche				
24	7:00 - 10:00	Pétalos ligeramente arrugados a muy arrugados	Abiertas, de color verde - amarillo	Visible, color amarillo claro
30	11:00 - 16:00	Pétalos arrugados	Abiertas, de color verde - amarillo	Visible, de color amarillo
33	17:00 - 19:00	Pétalos arrugados	Abiertas, de color verde grisáceo	Visible, de color amarillo
[14 horas sin observación] Noche				
47	9:00	Desprendiendo pétalos, piezas incompletas	Anteras de color café-verde	Visible, amarillo
Flores totales observadas en anthesis: 35; botones presentes al inicio de la observación 109. Promedio de vida de la flor 47 ± 3 horas.				

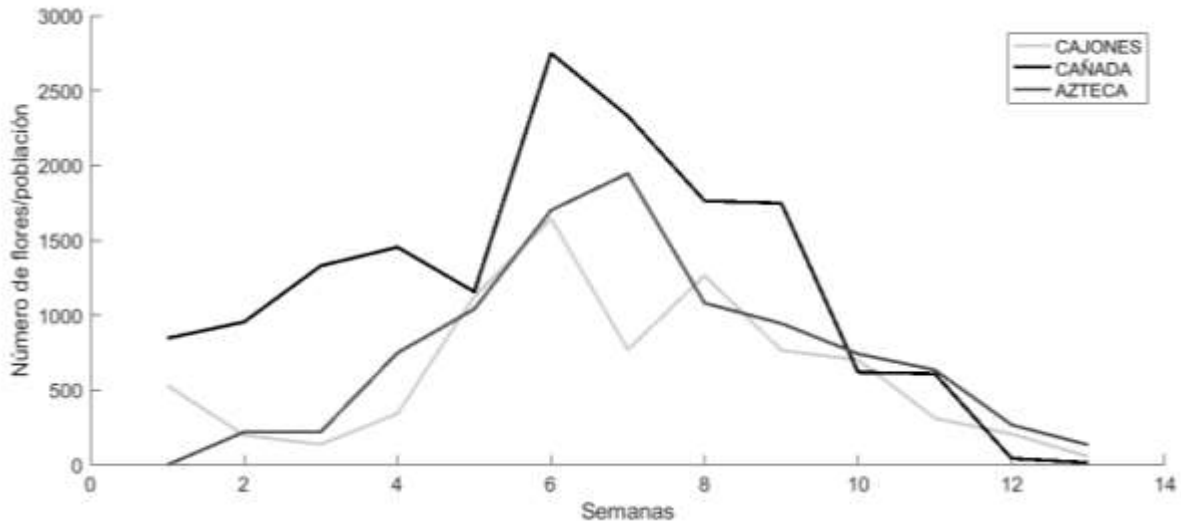


Figura 21. Despliegue floral de *Mostacillastrum gracietae* en cada población. Semanas 1-3 corresponden al mes de junio, 3-7 al mes de julio, 8-12 al mes de agosto y 13-14 al mes de septiembre. No hubo variaciones significativas ($F= 2.89$, $p=0.06$). La Cañada fue la población con un mayor número de flores producidas, en total 15,618 y con un promedio de 1,201 (± 815), mientras que Cajones y Azteca produjeron 8,059 y 9,686 flores respectivamente.

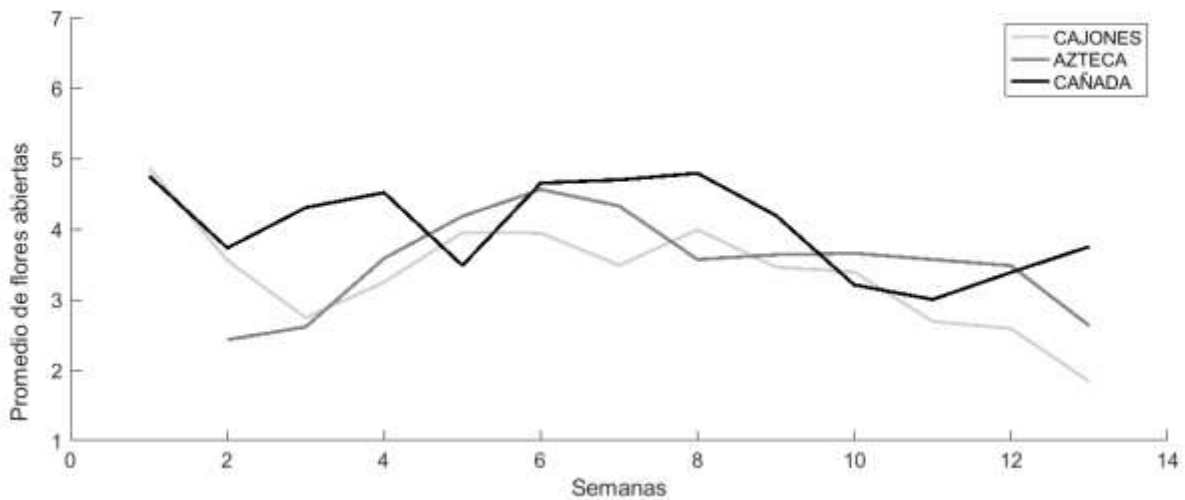


Figura 22. Promedio de flores abiertas de *Mostacillastrum gracietae* por inflorescencia en cada población. Semanas 1-3 corresponden al mes de junio, 3-7 al mes de julio, 8-12 al mes de agosto y 13-14 al mes de septiembre. El promedio de flores en antesis por inflorescencia de todas las poblaciones es de 3.64 (± 0.74). No hay diferencias significativas $H= 3.8$, $p= 0.149$.

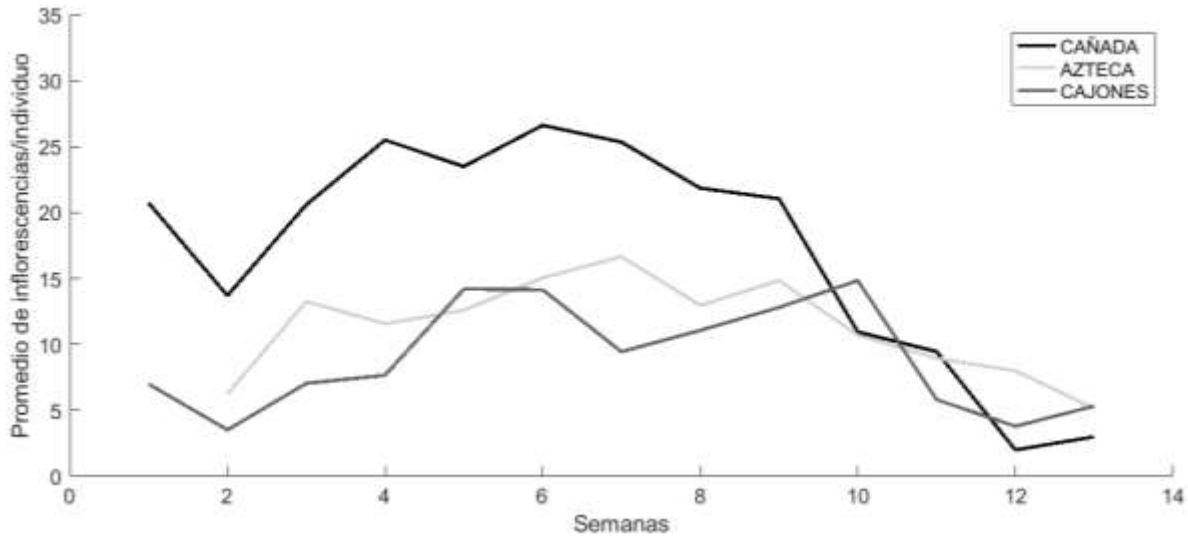


Figura 23. Promedio de inflorescencia por individuo de *Mostacillastrum gracielae* en las poblaciones de Cajones, Cañada y Azteca. Semanas 1-3 corresponden al mes de junio, 3-7 al mes de julio, 8-12 al mes de agosto y 13-14 al mes de septiembre. El promedio de inflorescencias producidas en la población de la Cañada (17 ± 9) es significativamente diferente del resto ($F=6.86$, $gl=2, 36$; $p=0.002$, *post hoc* Tukey; $p=0.003$).

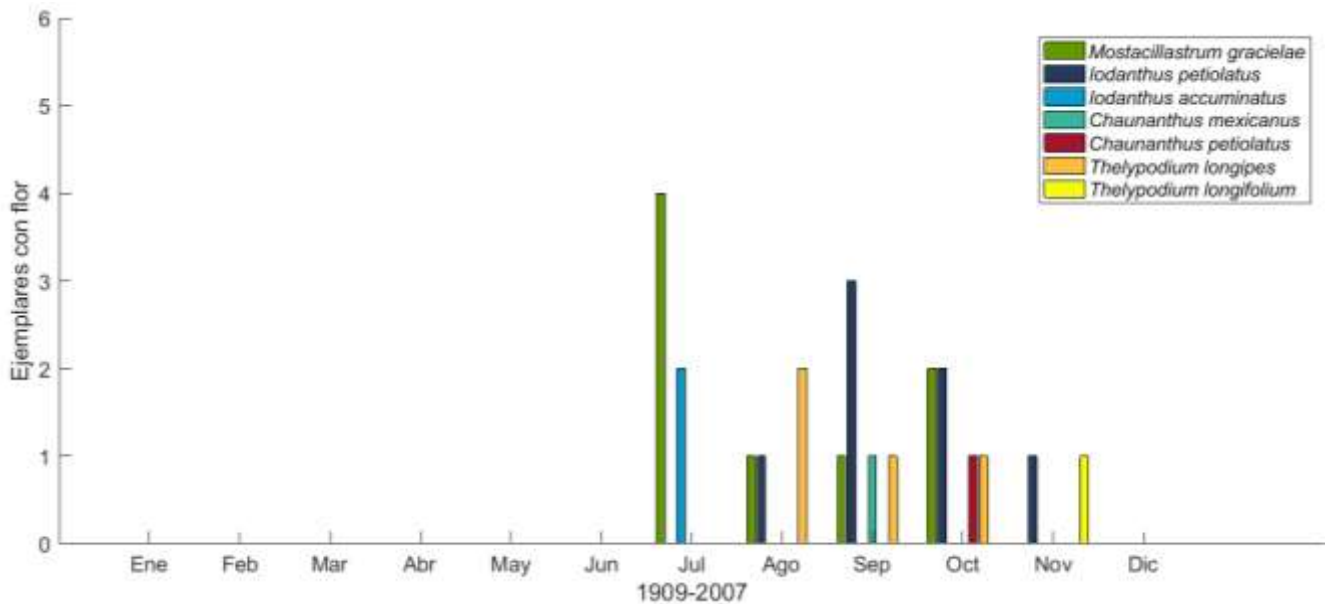


Figura 24. Fenología histórica de *Mostacillastrum gracielae* y otras seis especies entre los años 1909 - 2007. Los ocho ejemplares de herbario de *M. gracielae* son del periodo de 1986 a 2005. El número de ejemplares en las colecciones no representa los picos de floración de las especies

Relación polen-óvulos

El número promedio de óvulos por flor en *Mostacillastrum gracietae* es de 34.83 (± 0.83), esto se mantiene constante en las tres poblaciones y el número de granos de polen por flor es de 59,866.66 ($\pm 10,785.32$). La población con mayor número de granos de polen es La Cañada con 71,500 (± 18.49), y las flores del cerro de Cajones y Azteca, tienen 50,200 (± 29.86) y 57,900 (± 3.92) granos de polen respectivamente. La prueba de Kruskal-Wallis revela que no hay diferencias significativas en el número de granos de polen entre las tres poblaciones, $H= 2.24$, $p= 0.3$. El promedio relación polen-óvulo para las tres poblaciones es de 1,724.20 (± 351.85), lo que sugiere que el tipo de apareamiento es autogamia facultativa (Cuadro 5).

Cuadro 5. Relación polen – óvulos de *Mostacillastrum gracietae* (Brassicaceae)

Localidad	Granos de polen / ml	Número de óvulos	P:O	Sistema de reproducción inferido*
Cajones	50,200 \pm 29.86	35.66 \pm 8.16	1,407.47	Autogamia facultativa
Azteca	57,900 \pm 20.70	34.83 \pm 3.92	1,662.20	Autogamia facultativa
Cañada	71,500 \pm 18.49	34 \pm 2	2,102.94	Autogamia facultativa
Media \pm DE	59,866.66 \pm 10,785.32	34.83 \pm 0.83	1,724.20 \pm 351.85	Autogamia facultativa

*De acuerdo a los valores de Preston (1986).

VI. DISCUSIÓN

Las flores de la localidad del cerro Azteca son aproximadamente 24% más pequeñas significativamente a comparación de las otras dos poblaciones (Cuadro 5, $p < 0.05$). La diferencia en el tamaño de la corola de *M. graciellae* podrían ser explicadas por las dos hipótesis de Galen (1999): la asignación de recursos y la hipótesis escape. Las plantas de la población del cerro Azteca, están alejadas de una fuente de agua cercana, mientras que las poblaciones del Cerro de Cajones, están cercanas a una presa hídrica y las de la Cañada se encuentran a lado de un arroyo. Posiblemente la disponibilidad de agua sea una de las variables que limite el tamaño de las flores en el cerro Azteca. O bien, el tamaño de las flores podría ser explicado por la presencia de visitantes que ejercen presiones de selección sobre el tamaño de la flor (Galen y Newport, 1986, Conner y Rush, 1996; Galen, 1999).

Las flores de *M. graciellae* presentan un perianto, androceo y gineceo consistente para su género, sépalos y pétalos glabros, estambres tetradínamos y estigma sésil (Al-Shehbaz, 2006). Las anteras de *C. petiolatus* y *M. graciellae*, son de forma sagitada, y a comparación, *M. graciellae* presentan células globosas de la epidermis de la antera en la parte dorsal (Figura 11-DF). Se han encontrado papilas sobre la base de los filamentos en el género *Chilocardamum* (Al-Shehbaz, 1994). También se han encontrado en algunas especies del género *Menonvillea* (Salariato *et al.*, 2014), pero no se han descrito células globosas en las anteras de ningún género. El polen en las dos especies es isopolar, subprolato a esférico, tricolpado y con ornamentación reticulada, el polen de *C. petiolatus* es más grande con eje polar de 37 μm y un eje ecuatorial de 36 μm , mientras que el de *M. graciellae*, mide 14 μm del eje polar y 14.5 μm de eje ecuatorial. Los granos de polen más pequeños registrados para la familia Brassicaceae por Khalik *et al.*, (2002), pertenecen a la especie *Schimpera arabica*, el eje polar de los granos mide 16 μm y el eje ecuatorial 15 μm , y lo más grandes, pertenecen a la especie *Malcomia pygmaeae*, con un eje polar de 37 μm y un eje ecuatorial de 21.5 μm . Debido a lo anterior, el polen de *M. graciellae* se considera pequeño y el polen de *C. petiolatus* se considera de tamaño grande.

Las especies de la tribu Thelypodiaeeae, *M. graciellae* y *C. petiolatus*, tiene seis nectarios unidos en un anillo, como lo menciona Al-Shehbaz (1994), para el género *Petroravenia* de la misma tribu. Aunque *M. graciellae* y *C. petiolatus*, presentan una arreglo pentagonal o hexagonal, en lugar del arreglo triangular en los nectarios laterales de *Petroravenia*. Estas dos especies presentan nectarios medianos como lo mencionan Salariato *et al.*, (2013), para el género *Paradiodixa*, a diferencia de lo descrito para el género *Thysanocarpus* por Alexander *et al.*, (2010). El arreglo de los nectarios de *M. graciellae* y *C. petiolatus* es similar al arreglo de los nectarios descritos para

la tribu Sisymbrieae. A diferencia de la posición de los estomas secretores de néctar, referidos para la tribu Sisymbrieae en el trabajo de Davis *et al.*, (1997), en donde los estomas se encuentran sobre los nectarios medianos. Los estomas de los nectarios descritos en el presente trabajo para las dos especies de la tribu Thelypodieae, se encuentran sobre los nectarios laterales (Figura 16-D) o en la esquina del nectario lateral con el nectario mediano (Figura 20-D). Para contribuir una mejor delimitación de la tribu Thelypodieae se necesitan más estudios detallados sobre la estructura y posición de los nectarios en los géneros que componen a esta tribu.

Con respecto a la fenología intra floral de *M. gracietae*, se distinguieron tres etapas de la corola antes del momento de la antesis y la mayoría de las flores abren en la mañana, después de las nueve de la mañana, cuando ya hay suficiente luz, lo cual concuerda con lo que encontró Cruden *et al.*, (1996) en *Alliaria petiolata*. La longevidad de la flor de *M. gracietae*, corresponde a la longevidad de una planta típicamente autógama de acuerdo a Snell y Aarssen (2005). Se puede considerar a *M. gracietae* como homogámica, ya que las anteras hicieron dehiscencia después de la antesis. La receptividad del estigma no fue probada por algún método químico, como el de la prueba de la peroxidasa, sin embargo, se sabe que la mayoría de las especies de Brassicaceae son protógamas o débilmente protógamas (Al-Shehbaz, 2011), la coloración del estigma durante y después de la antesis fue distinto, esto podría dar un indicio de la receptividad de este (Cuadro 4).

Hubo una sincronía entre los picos de floración de las tres poblaciones de *M. gracietae*, es decir, que la floración de las tres poblaciones ocurrió al mismo tiempo entre las semanas seis y ocho (mes de julio), por lo tanto se acepta la hipótesis propuesta sobre la sincronización de la floración entre las tres poblaciones (Figuras 21 y 23). Este grado de sincronía puede ser un carácter adaptativo que ha favorecido a *M. gracietae* para promover la auto cruza por medio de la geitonogamia (Ollerton y Lack, 1998; Karron *et al.*, 2004).

La población de la Cañada produjo significativamente 35% más inflorescencias 17 ± 9 , $F= 6.86$, $gl= 2, 36$; $p=0.002$, *post hoc* Tukey; $p=0.003$) que en la población del cerro Azteca (11 ± 4), y 52% más que en la población de Cajones (9 ± 4), el número de flores abiertas en cada inflorescencia no fue variable en ninguna de las poblaciones ($H= 3.8$, $p= 0.149$), lo que implica que el mismo número de flores abiertas está disponible para los polinizadores (Figura 22). No obstante, la población del cerro Azteca, produjo significativamente ($H=11.7$, $gl=2$, $p=0.0028$) mayor cantidad de frutos en comparación con las poblaciones de La Cañada (47% más) y Cajones (75% más). Esto quiere decir, que a pesar de producir menor cantidad de flores, en comparación con los individuos de la Cañada, la polinización en esta población es eficiente. También cabe mencionar

que la distancia entre antera y estigma, es mucho menor en los individuos del cerro Azteca que en las otras poblaciones. Esto pudo haber contribuido fuertemente a una fácil fertilización, si es que *M. gracietae* es una especie auto-compatible

Las poblaciones del cerro Azteca y Cajones se encuentran en un lugar con menor recurso hídrico que las plantas de la Cañada. Esto puede explicar que la producción de inflorescencias y el despliegue floral sea menor que en la Cañada, en donde además no hay pastoreo, pero se encuentra a lado de una zona urbana. El pastoreo en las poblaciones del cerro Azteca y Cajones, puede influir en negativamente en la producción de inflorescencias de estos individuos, disminuyendo la cantidad flores disponibles. Sandring *et al.*, (2007), señalan que el pastoreo influye negativamente a la producción de frutos de la especie *Arabidopsis lyrata*.

De acuerdo con Jennings (2001) y Kemp (1983), las especies de Brassicaceae distribuidas en el norte de México, florecen de febrero a mayo, antes que las especies distribuidas en el centro de México, excepción de las *Thelypodium* que se encuentran el norte de México (Figura 24). *M. gracietae* mantiene la fecha de floración entre los meses de julio y junio, esto coincide con la temporada de lluvia en el estado de Querétaro (INEGI, 2005). La precipitación es uno de los factores que determinan el momento de la floración (Levin y Anderson, 1970; Neil y Wu, 2006). En lugares semiáridos como el estado de Querétaro, las lluvias de verano representan más del 50% de la precipitación total anual (Méndez-González *et al.*, 2008). Es necesario hacer un estudio fenológico que incluya más años de observación para vislumbrar posibles cambios en el patrón fenológico de la especie *M. gracietae*.

El sistema reproductivo inferido mediante la relación de polen-óvulo de *M. gracietae* (1724 ± 325), es autogámico facultativo (Cuadro 6), por lo tanto se puede rechazar la hipótesis propuesta de que *M. gracietae* tendría una P/O menor a 1,500. Esta relación indica que *M. gracietae* podría presentar ambas estrategias de reproducción: auto fertilizarse o de tener una reproducción cruzada. Mayoritariamente *M. gracietae* presenta características de una especie autógama: flores pequeñas, distancia corta entre anteras y estigma (DAE= 0.4 mm), posiblemente homogámica y con una longevidad de las flores relativamente corta. Estas características corresponden a las características descritas para especies endémicas según Kruckerberg y Rabinowitz (1985), Barrett *et al.*, (1996), Anderson *et al.*, (2001) y Lavergne *et al.*, (2004). Posiblemente los progenitores o fundadores de las poblaciones de *M. gracietae*, presentaron un sistema reproductivo autogámico (Kruckerberg y Rabinowitz, 1985), que le ha permitido hasta ahora mantenerse. Esta característica de *M. gracietae* representaría una ventaja en un ambiente fragmentado, lo contrario para las especies auto-incompatibles, las cuales se ven afectadas por

la fragmentación del hábitat (Steffan y Tschardtke, 1999; Aguilar *et al.*, 2006). Aunque en poblaciones reducidas y en un hábitat fragmentado, hay una reducción en la inversión de recursos masculinos, es decir, del polen (Lavergne *et al.*, 2004). Debido a que *M. gracielae* es una especie restringida al valle de Querétaro con poblaciones de pocos individuos (Martínez y Hernández, 2007), y que están localizadas en la periferia de la ciudad, podrían ser afectadas por la fragmentación del hábitat debido al crecimiento urbano y por lo tanto la transferencia de polen entre individuos diferentes podría verse disminuida. Para ampliar el conocimiento sobre la biología floral y sistema reproductivo de *M. gracielae* es necesario evaluar el sistema reproductivo de *M. gracielae* mediante cruces, para comprobar la predicción de la P/O

A pesar de ser una especie con flores poco vistosas y de tamaño pequeño, se observaron visitantes en las tres poblaciones de *M. gracielae*, los cuales pertenecen a los órdenes: Hymenoptera, Coleoptera y Lepidoptera, además de las arañas de la familia Thomisidae (Figura 27). Estos órdenes de visitantes corresponden a lo observado por Gómez *et al.*, 2014. La presencia de los nectarios da un indicio de la existencia de una recompensa para los visitantes de las flores y esto podría incrementar la reproducción sexual de *M. gracielae*.

VII. CONCLUSIÓN

Las diferencias morfológicas más significativas de las especies *Chaunanthus petiolatus* y *Mostacillastrum gracietae*, pertenecientes a la tribu Thelypodieae son el tamaño de los granos de polen, *M. gracietae* presentan granos de polen más pequeños que *C. petiolatus*, además de tener anteras con células globosas en la parte ventral. Los nectarios de *M. gracietae* y *C. petiolatus*, tienen un arreglo similar a los nectarios descritos para la tribu Sisymbrieae, aunque los estomas secretores de néctar se encuentran en los nectarios laterales y no en los nectarios medianos, como está descrito para la tribu Sisymbreae. Las tres poblaciones de *M. gracietae* presentan un pico de floración al mismo tiempo. Se puede considerar a *M. gracietae* como una especie homogámica, con un grado de hercogamia muy bajo y posiblemente autógama facultativa.

LITERATURA CITADA

- Abdel Khalik, K., Van der Maesen, L.J., El Hadidi G., El Naggat M. y El Mohraby, O.M. 2002. (en prensa). Biosystematic studies of the family Brassicaceae y Egypt. Wageningen Univ. Wageningen, The Netherlands.
- Aguilar R., Ashworth L., Galetto L., Aizen M.A. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta analysis. *Ecology Letters*, 9: 968-980.
- Alarcón M.L., Roquet C., Aldasoro J.J. 2011. Evolution of pollen/ovule ratios and breeding system in *Erodium* (Geraniaceae). *Systematic Botany*, 36(3): 661-676.
- Alexander, P.J., Windham, M.D., Govindarajulu R., Al-Shehbaz, I.A., Bailey D.C. 2010. Molecular phylogenetics and taxonomy of the genus *Thysanocarpus* (Brassicaceae). *Systematic Botany*, 35(3): 1-19.
- Al-Shehbaz, I.A. 1977. Protogyny in the Cruciferae. *Systematic Botany*. 2: 327-333
- Al-Shehbaz, I.A. 1986. The genera of *Lepidieae* (Cruciferae; Brassicaceae) in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum*. 67: 265–311.
- Al-Shehbaz, I.A. 1994. *Petroravenia* (Brassicaceae), a New Genus from Argentina. *Novon*, 4(3): 191-196.
- Al-Shehbaz, I.A. 2006. The genus *Sisymbrium* in South America, with synopses of the genera *Chilocardamum*, *Mostacillastrum*, *Neuontobotrys* and *Polypsecadium* (Brassicaceae). *Darwiniana* (San Isidro), 44: 359-362.
- Al-Shehbaz, I.A. 2010. Brassicaceae Burnett. In: *Flora of North America*. Vol. 7, Magnoliophyta: Salicaceae to Brassicaceae. *Flora of North America Editorial Committee*, ed. Oxford University Press. New York. Pp.224.
- Al-Shehbaz, I.A. 2011. Brassicaceae (Mustard Family). In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester, pp. 1-8.
- Al-Shehbaz, I.A. 2012. A generic and tribal synopsis of the Brassicaceae (Cruciferae). *Taxon* 61: 931–954.
- Al-Shehbaz I.A. 2013. *Chaunanthus torulosus* sp. nov. (Brassicaceae) from Puebla (Mexico) and a synopsis of the genus. *Nordic Journal of Botany* 32: 133–136
- Al-Shehbaz, I.A. y Martínez M. 2014. Transfer of *Chaunanthus graciellae* to *Mostacillastrum* (Brassicaceae). *Harvard Papers in Botany*, 9(1): 23
- Anderson G., Bernardello G., Stuessy T., Crawford D. 2001. Breeding system and pollination of selected plants endemic to Juan Fernández Islands. *American Journal of Botany* 88 (2): 220-233.
- Appel, O. y I.A. Al-Shehbaz. 2003. Cruciferae. In *Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. 5. ed. K. Kubitzki, p. 75–174. Berlin: Springer-Verlag.

- Barrett H., Emerson B., Mallet J. 1996. The reproductive biology and genetics of islands plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society London*, 351: 725-733.
- Barth FG. 1991. *Insects & Flowers: The biology of a partnership*. Princeton Science Library. p. 13-30.
- Busch, JW. 2005. The evolution of self-compatibility in geographically peripheral populations of *Leavenworthia alabamica* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 92(9): 1503–1512.
- Chauhan, E. 1979. Pollination by ants in *Coronopus didymus* (L.) Sm. *International Journal of Plant Science Research*, 6: 39–40.
- Clemente-Muñoz M. y Hernández-Bermejo JE. 1978a. La corola en la tribu Brassicaceae. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 35: 297-334.
- Clemente Muñoz M. y Hernández-Bermejo JE. 1978b. El aparato nectarígeno en la tribu Brassicaceae (Cruciferae). *Anales del Instituto Botánico A. J. Cavanilles*, 35: 279-296
- Conner JK., y Rush S. 1996. Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia*, 105(4): 509-516.
- Cruden R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- Cruden R. W., McClain A.M., Shrivastava G.P. 1996. Biology and breeding system of *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 123, (4): 273-280.
- Davis R.A., Pylatuik J.D., Paradis J.C., Low H. N. 1998. Nectar-carbohydrate production and composition vary in relation to nectary anatomy and location within individual flowers of several species of Brassicaceae. *Planta* 205: 305-318
- Deng Y, y Hu Z.. 1995. The comparative morphology of the floral Nectaries of Cruciferae. *Acta Phytotaxonomica Sinica* 33 (30): 209-220.
- El Ghazali, GEB. 1993: A study on the pollen flora of Sudan. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 67: 9–345.
- Elpel T. 2004. *Botany in a Day: The Patters Method of Plant Identification*. HOPS Press. p. 17.
- Elzinga JA., Atlan A., Biere A., Weis AE., Bernasconi. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Ecology & Evolution* 22(8): 432-439.
- Engelhardt M.J. y Anderson C.R. 2011. Phenological niche separation from native species increases reproductive success of an invasive species: *Alliaria petiolate* (Brassicaceae) – garlic mustard. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 138 (4):418-433.
- Engelmann K. y Puruggana M. 2006. The Molecular Evolutionary Ecology of Plant Development: Flowering Time in *Arabidopsis thaliana*. *Advances in Botanical Research*, 44: 507-526
- Erdtman, G. 1972. *Pollen morphology and plant taxonomy*. – New York.
- Galen C. 1999. Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience*, 49(8): 632-640.
- Galen C., y Newport, ME. 1986. Bumble bee behaviour and selection on flower size in the sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Oecologia*, 74(1): 20-23.

- Gómez JM, Zamora R. 1999. Generalization in the interaction between *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae) and its pollinators. *Ecology* 80: 796–805.
- Gómez JM., Bosch J., Perfectti F., Fernández J. D., Abdelaziz M, y Camacho JM. 2008. Association Between Floral Traits and Rewards in *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae). *Annals of Botany*, 101 (9): 1413-1420
- Gómez JM., Muñoz-Pajares M., Abdelaziz M., Lorite J., Perfectti F. 2014. Evolution of pollination niches and floral divergence in the generalist plant *Erysimum mediohispanicum*. *Annals of Botany* 113: 237-249.
- Grundt, HR. y Broackmann C. 2005. A rare case of self-incompatibility in arctic plants: *Draba palanderiana* (Brassicaceae). *Flora* 200: 321–325.
- Heenan P., Mitchell A.D., McLenachan P.A. *et al.*, 2007. Natural variation and conservation of *Lepidium sisymbrioides* Hook.f. and *L. solandri* Kirk (Brassicaceae) in South Island, New Zealand, based on morphological and DNA sequence data. *New Zealand Journal of Botany* 45: 237–264
- Hegazy AK. 2001. Reproductive Diversity and Survival of the Potential Annual *Diplotaxis harra* (Forssk.) Boiss (Brassicaceae) in Egypt *Ecography*, 24 (4): 403-412.
- INEGI. Marco Geoestadístico Municipal 2005, versión 3.1.
- Jennings WB. 2001. Comparative phenology of plants in the western Mojave desert. *Madroño*, 48 (3): 162-171.
- Johansen, DA. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, New York y Londres.
- Karron JD., Mitchell RJ., Holmquist KG., Bell JM., Funk B. 2004. The influence of floral display size on selfing rates in *Mimulus ringens*. *Heredity*, 92: 242-248.
- Kawagoe T. y Kudo H. 2010. Escape from floral herbivory by early flowering in *Arabidopsis halleri* subsp. *gemmifera*. *Oecologia* 164 (3): 713-720.
- Kaye NT. 1999. From flowering to dispersal: reproductive ecology of an endemic plant, *Astragalus australis* var. *olympicus* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 86(9): 1248–1256.
- Kemp P.R. 1983. Phenological patterns of Chihuahuan desert plants in relation to the timing of water availability. *Journal of Ecology*. 71 (2): 427-436.
- Khalik A. K., Van den Berg R.G. Van der Maesen J.G. & El Hadidi M.N. 2002. Pollen morphology of some tribes of Brassicaceae from Egypt and its systematic implications. *Feddes Repertorium* 113: 3-4, 211-223.
- Krizek BA. y Anderson JT. 2013. Control of flower size. *Journal of Experimental Botany*. 64(6): 1427-1437.
- Kruckerberg AR., y Rabinowitz D. 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 447-479.
- Kuchmeister, H., Shmida A. & Gottsberger G. 1995. Phenology and Pollination Ecology of the Desert Plant *Moricandia nitens* (Brassicaceae) In the Negev, Israel. *Arid Ecosystems Advances in Geo Ecology* 28, 157-171.

- Lavergne S, Thompson JD, Garnier E, Debussche M. 2004. The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos* 107: 505-518.
- Levin D. A. & Anderson W. 1970. Competition for pollinator between simultaneously flowering species. *The American Naturalist* 104 (939): 445-467
- Lloyd G.D. y Barrett C.S. 1996. *Floral biology: Studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman & Hall. P. 420
- Mable BK, Robertson AV, Dart S et al. (2005) Breakdown of self-incompatibility in the perennial *Arabidopsis lyrata* (Brassicaceae) and its genetic consequences. *Evolution* 59: 1437–1448
- Martínez, M. y Hernández, L. 1997. *Manual de prácticas de laboratorio*. Universidad Autónoma de Querétaro. Querétaro, México.
- Martínez, M. y Hernández-Sandoval, L. 2007. Una nueva especie de *Chaunanthus* (cruciferae) endémica de Querétaro, México. *Acta Botánica Mexicana*, (81)
- MATLAB and Statistics Toolbox Release 2016b, The MathWorks, Inc., Natick, Massachusetts, United States
- Méndez M. y Gómez JM. 2006. Phenotypic gender in *Hormathophylla spinose* (Brassicaceae), a perfect hermaphrodite with tetradynamous flowers, is variable. *Plant Systematics and Evolution*. 262: 225-237.
- Méndez-González, J, Návar-Cháidez, JJ, y González-Ontiveros, V. 2008. Análisis de tendencias de precipitación (1920-2004) en México. *Investigaciones geográficas*, (65), 38-55
- Naumovski D. 2005. Germination ecology of seeds of endemic species *Degenia velebitica* (Degen) Hayek (Brassicaceae). *Acta Botanica Croatica*, 64 (2), 323–330.
- Navarro-Cano J.A., Karlsson B., Posledovich D., Toftegaard T., Wiklund C., Ehrlén J., Gotthard K. 2015. Climate change, phenology, and butterfly host plant utilization. *AMBIO* 44 (1): 78-88
- Neil K., Wu J. 2006. Effects of urbanization on plant phenology: a review. *Urban Ecosystems*, 9: 243-257.
- Ollerton J., Lack A. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology*, 139: 35-47.
- Percival, MS. 1965. *Floral biology*. Pergamon Press, Oxford.
- Prenner G., Bateman R., Rudall P. 2010. Floral formulae updated for routine inclusion in formal taxonomic descriptions. *Taxon* 59(1): 241-250.
- Preston, RE. 1986. Pollen-Ovule Ratios in the Cruciferae. *American Journal of Botany*, 73(12), 1732–1740.
- Preston, RE. 1991. The intrafloral phenology of *Streptanthus tortuosus* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 78 (8): 1044-1053.
- Rathcke, B. y Lacey, EP. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 179-214.

- Riihimäki, M., y Savolainen, O. 2004. Environmental and genetic effects on flowering differences between northern and southern populations of *Arabidopsis lyrata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 91(7): 1036-1045.
- Rollins R. C. 1993. *The Cruciferae of Continental North America*, Stanford University Press, Stanford.
- Salariato DL., Zuloaga FO., Al-Shehbaz IA. 2013. Revision and tribal placement of the Argentine genus *Parodiodoxa* (Brassicaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 299: 305–316
- Salariato DL., Zuloaga FO., Al-Shehbaz IA. 2014. A revisión of the genus *Menonvillea* (Cremolobeae, Brassicaceae). *Phytotaxa*, 162(5): 241-298.
- Sandring S. y Ågren J. 2009. Pollinator-mediated selection on floral display and flowering time in the perennial herb *Arabidopsis lyrata*. *Evolution* 63 (5): 1292–1300.
- Sandring S., Riihimäki MA., Savolainen O., Ågren J. 2007. Selection on flowering time and floral display in alpine and a lowland population of *Arabidopsis lyrata*. *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 558-567.
- Sharbel TF., Voigt ML., Corral JM. 2010. Apomictic and sexual ovules of *Boechera* display heterochromic global gene expression patterns. *Plant Cell* 22: 655–671.
- Snell R. y Aarssen LW. 2005. Life history traits in selfing versus outcrossing annuals exploring the 'time-limitation' hypothesis for fitness benefit of self pollination. *BMC Ecology* 5:2.
- Solbrig, OT. y Rollins, R.C. 1977. The evolution of autogamy in species of the mustard genus *Leavenworthia*. *Evolution* 31: 265–281.
- Steffan DI. y Tschardt T. 1999. Effects on habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121: 432-440.
- Talora DC. y Morellato PC. 2000. Fenología de especies arbóreas em floresta de planície litorânea do Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 23(1): 13-26.
- Van Doorn, WG. y Van Meeteren, U. 2003. Flower opening and closure: a review. *Journal of Experimental Botany*, 54(389): 801-1812.
- Villani, TS., Koroch, AR., Simon, JE. 2013. An improved clearing and mounting solution to replace chloral hydrate in microscopic applications¹. *Applications in Plant Sciences*, 1(5)
- Warwick, SI, Sauder, CA., Mayer MS., Al-Shehbaz, IA. 2009. Phylogenetic relationships in the tribes Schizopetaleae and Thelypodieae (Brassicaceae) based on a nuclear ribosomal ITS region and plastid *ndhF* DNA sequences. *Botany* 87: 961-985.
- Windham MD. y Al-Shehbaz IA. 2007. New and noteworthy species of *Boechera* (Brassicaceae) III: additional sexual diploids and apomictic hybrids. *Harvard Papers in Botany* 12: 235–257
- Wist T. y Davis AR. 2006. Floral nectar production and nectary anatomy and ultrastructure of *Echinacea purpurea* (Asteraceae). *Annals of Botany* 97: 177-193.

APÉNDICE

Ejemplares de herbario utilizados para describir la fenología de especies de la misma familia en México.

Chaunanthus petiolatus

MÉXICO. Querétaro: Cadereyta, 1500 m, 19 oct 1990, Víctor M, Huerta MB. 1083 (IEB).

Iodanthus accuminatus

MÉXICO. Michoacán: Pátzcuaro, 2150 m, 26 jul 1998, S. Zamudio R 10730 (IEB). Uruapan, 1350-1400 m, 21 jul 1991, S. Zamudio R 8203 (IEB).

Iodanthus petiolatus

MÉXICO. Guanajuato: San Luis de la Paz, 2180 m, 21°18'N, 100°, 26'W, 20 sep 1994, Labat JN 2530 (IEB). MÉXICO. Querétaro: Colón, 2750 m, 30 sep 2002, Rzedowski 54049 (IEB). Hidalgo: Tlaxiaca, 2500m, 31 ago 1980, Rzedowski 36956 (IEB). Estado de México: Sierra de Guadalupe, 2600 m, 21 oct 1981, Ma. V. G. M. (IEB)

Mostacillastrum graciellae

MÉXICO. Querétaro: Humilpan, 2020 m, 20 jun 1986, E. Argüelles 2152 (IEB). Querétaro, 1930 m, 26 jul 1987, E. Argüelles 3004 (IEB). Huimilpan, 2000m, 2 ago 1990, Rzedowski 49698 (IEB). El Marqués, 1850 m, 20°36'24"N, 100°19'48"W, 4 jul 2001, L. Hernández 4655 (Q MEX). El Marqués, 20°37'N, 100°15.5'W, 24 oct 1998, L. Hernández 4322 (Q MEX). Querétaro, Cerro Azteca, 20°42'02.27"N, 100°25'58"W, jul 2007, M.Martínez y L. Hern. 6028 (Q MEX). Querétaro, Los Cajones, 1860m, 17 oct 2001, L. Hernández 4744 (Q MEX). Guanajuato: Allende, 29 sep 1993, W.L. Meagher 2972 (IEB). Xichú, 1950m, 13 oct 1987, R Santillán 458 (IEB).

Thelypodium longipes.

MÉXICO. Coahuila: El Cedral, 25°13'54"N, 100°54'48", 20 ago 1987, MA Carranza y JA Villarreal 46067 (IEB). Nuevo León: Rayones, 1585m, 10 oct 1990, Hinton, 133959 (IEB).

Thelypodium longifolium

MÉXICO. D.F. Tlapan, 15 nov 2000, R. Pelz. 163013 (IEB).

Gráficos de temperatura y precipitación.

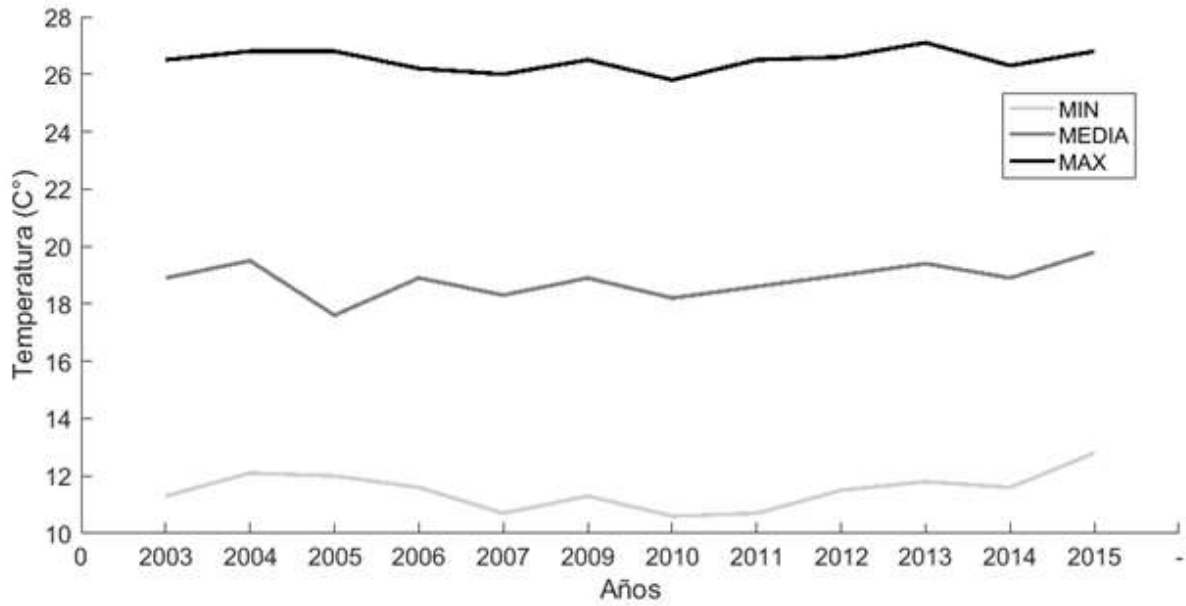


Figura 25. Temperatura anual de los años 2003-2015 del Estado de Querétaro.

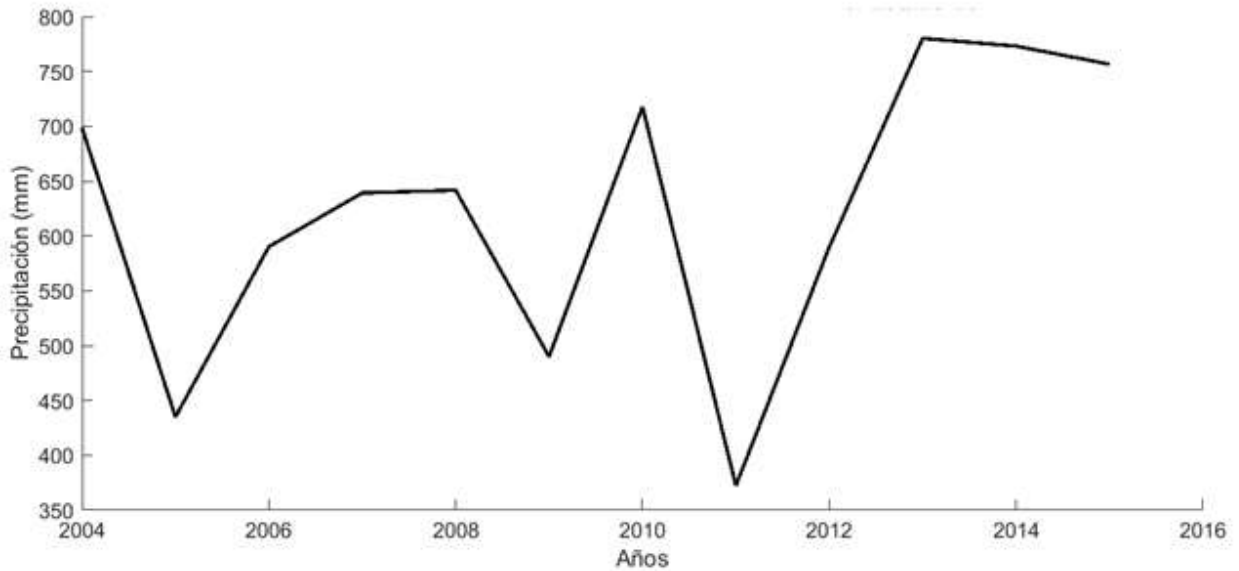


Figura 26. Precipitación promedio de los años 2003-2015 del Estado de Querétaro.



Figura. 27. Arañas de la familia Thomisidae, visitantes frecuentes de las flores de *Mostacillastrum gracielae*.