COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE BOTÁNICA

VISITANTES FLORALES Y SISTEMAS DE REPRODUCCIÓN DE PLANTAS ARVENSES DEL MAÍZ (Zea mays L.) EN EL MUNICIPIO DE TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

VALERIA HERNÁNDEZ VILLA

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO

2018

CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALIAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACION

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe Valeria Hernández Villa, Alumno (a) de esta Institución, estoy de acuerdo en ser participe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor Terma Heike Vibrans Lindemann, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis Visitantes florales y sistemas de reproducción de plantas arvenses de maíz (Zea mays L.) en el Municipio de Texcoco, Estado de México.

y de los producto de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre el colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Mpio. de Texcoco, Edo. de México, a $\frac{12}{}$ de $\frac{\text{febrero}}{}$ de $\frac{2018}{}$

Firma del Alumno (a)

Dra. Heike Vibrans Lindemann

Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

La presente tesis titulada: "Visitantes florales y sistemas de reproducción de plantas arvenses del maíz (*Zea mays* L.) en el Municipio de Texcoco, Estado de México", realizada por la alumna: Valeria Hernández Villa, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS BOTÁNICA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERA		
	Dra. Heike Vibrans Lindemann	
ASESOR		
AGESOR	Dr. Ebandro Uscanga Mortera	
ASESOR		
	Dr. Armando Aguirre Jaimes	

Montecillo, Texcoco, Estado de México, febrero de 2018

VISITANTES FLORALES Y SISTEMAS DE REPRODUCCIÓN DE PLANTAS ARVENSES DEL MAÍZ (Zea mays L.) EN EL MUNICIPIO DE TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

Valeria Hernández Villa, M. en C. Colegio de Postgraduados, 2018

RESUMEN

Las plantas silvestres que crecen en los cultivos se conocen como arvenses. En México alrededor de un 13% de la flora (aproximadamente 3000 especies) son consideradas plantas arvenses o ruderales. El cultivo de maíz en Mesoamérica posee una flora arvense muy diversa con una alta proporción de especies nativas. Muchas de estas especies tienen flores vistosas, presumiblemente orientadas hacia una polinización por animales, mientras que las arvenses del Viejo Mundo se autopolinizan o se polinizan por el viento. Se ha mostrado que el espectro de adaptaciones a la dispersión de las arvenses mesoamericanas es distinta a otras floras arvenses. Para explorar más la ecología de la reproducción de la flora arvense mesoamericana, el objetivo de este trabajo fue estudiar los visitantes florales y los sistemas de reproducción de plantas arvenses asociadas al cultivo de maíz, en dos sitios del municipio de Texcoco, México. En cada uno se seleccionaron cinco arvenses comunes y nativas, a las cuales, se les determinó su sistema de reproducción (autógamo obligado o facultativo/ alógamo obligado), tipos de visitantes florales, y la calidad de las semillas resultantes. También se consideró la altura de la planta. Para determinar el sistema de reproducción, se aplicaron dos tratamientos a 12 inflorescencias de las especies estudiadas: embolsamiento antes de antesis, y polinización abierta. Se separaron las semillas vanas y llenas de cada tratamiento y se contaron; se analizaron los resultados con ANOVAS y pruebas de Tukey. Se encontraron tres especies preferentemente alógamas (Tithonia tubiformis (Jacq.) Cass., Simsia amplexicaulis (Cav.) Pers., Bidens odorata Cav.) que son de porte alto, dos autógamas obligadas (Acalypha mexicana Müller Arg y Dyssodia papposa (Vent.) Hitchc.), de porte bajo, y cinco autógamas facultativas (Lopezia racemosa Cav., Salvia tiliifolia Vahl, Tinantia erecta (Jacq.) Schltdl., Galinsoga parviflora Cav. y Galinsoga quadriradiata Ruiz & Pav.), de porte medio. Solo 8 de las 10 especies (las altas y las medianas) recibieron visitas. Estas visitas fueron de diferentes grupos taxonómicos de insectos lo que sugiere que estas especies arvenses son generalistas; sin embargo, cada especie tenía su propio grupo de visitantes. Hubo una relación marcada y altamente significativa entre el número de visitas y la altura: a mayor altura había un mayor número de visitas. También hubo una diferencia entre los dos sitios: en el sitio más rural, ocurrieron más visitantes y más especies obligadamente alógamas que en el cultivo de maíz en los campos experimentales del Colegio de Postgraduados. En conclusión, sí se encontró un número relativamente alto de especies obligadamente alógamas, comparado con otras floras arvenses, y parece que existe una relación muy cercana entre accesibilidad (altura) y el número de visitas. En nuestra muestra, no encontramos una proporción mayor de semillas llenas bajo polinización cruzada en las especies facultativamente autógamas.

Palabras clave: polinización, sistemas reproductivos, malezas

FLORAL VISITORS AND BREEDING SYSTEMS OF MAIZE (Zea mays L.) WEEDS IN THE MUNICIPALITY OF TEXCOCO, MEXICO STATE

Valeria Hernández Villa, M. en C. Colegio de Postgraduados, 2018

ABSTRACT

Wild plants that grow in crops are known as agrestal weeds. In Mexico about 13% of the flora (approximately 3000 species) are considered agrestal or ruderal weeds. Maize crops in Mesoamerica have a very diverse weed flora with a high proportion of native species. Many of these species have colorful flowers, presumably oriented towards animal pollination, while Old World weeds self-pollinate or are pollinated by the wind. It has been shown previously that the spectrum of adaptations to dispersal of Mesoamerican weeds is different from other weed floras. To further explore the reproductive ecology of the Mesoamerican weed flora, the objective of this work was to study the floral visitors and the breeding systems of weeds associated with maize, in two localities of the municipality of Texcoco, Mexico. In each one five common and native weeds were selected. Then, their breeding system (obligate or facultative autogamous or obligate allogamous), types of floral visitors, and the quality of the resulting seeds were determined. Also, the size of the plants was considered. To determine the breeding system, two treatments were applied to 12 inflorescences of the studied species: bagging before anthesis, and open pollination. The seeds were separated into empty and filled, and counted for each treatment; the data were analyzed with ANOVAS and Tukey tests. Three preferentially allogamous species were found (Tithonia tubiformis (Jacq.) Cass., Simsia amplexicaulis (Cav.) Pers., Bidens odorata Cav.), which were tall species, two obligate selfpollinated species (Acalypha mexicana Müller Arg and Dyssodia papposa (Vent.) Hitchc.), small plants, and five facultative autogamous ones (Lopezia racemosa Cav., Salvia tiliifolia Vahl, Tinantia erecta (Jacq.) Schltdl., Galinsoga parviflora Cav. and Galinsoga quadriradiata Ruiz & Pav.), of medium height. Only 8 of the 10 species (the tall and medium-sized ones) received visits. These visits were from different taxonomic groups of insects which suggests that these weed species are generalists; however, each species had its own set of visitors. The relationship between size and number of visitors was strong and highly significant statistically: taller plants had more visitors. There was also a difference between the two sites: in the more rural site, there were more visitors and more cross-pollinated species than in the maize fields of the experimental areas of the Postgraduate College. The species in the two sites were completely different. In conclusion, a relatively high number of obligate allogamous species was found, compared with other weed floras, and it seems that there is a very close relationship between accessibility (stature) and the number of visits. In our sample, autogamous pollination did not lead to less viable seeds than cross-pollination in facultatively autogamous species.

Keywords: pollination, reproductive system, weeds

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico brindado para la realización de esta tesis (No. 589371).

A la Dra. Heike Vibrans por ser una excelente guía en esta tesis, por sus conocimientos invaluables, esfuerzo y dedicación para que esta investigación tuviera éxito, y sobre todo por su gran paciencia en esperar a que este trabajo pudiera llegar a su fin.

Al Dr. Ebandro Uscanga Mortera y al Dr. Armando Aguirre Jaimes, quienes atendieron mis dudas y por sus valiosas observaciones al trabajo final y por el tiempo que se tomaron para revisarlo.

A mis compañeros y amigos con los que compartí buenos y malos momentos.

DEDICATORIA

A mi esposo Erick Herrera Jiménez quien de alguna u otra manera colaboró en este trabajo.

Ya sea como ayudante a la par mía, intercambiando días de descanso por viajes de campo,
como capturista de datos, en la edición de los gráficos, búsqueda de información. Gracias por
las horas de desvelo, por animarme siempre a ser la mejor, por tu amor, cariño, comprensión
y por la paciencia y fuerza brindada en esta última fase.

A mi amado hijito Joaquín Herrera Hernández quien le da sentido a mis días. Su nacimiento ha coincidido con esta última fase de la tesis. Eres la sorpresa más hermosa que la vida nos ha dado. Sin duda siempre serás mi referencia para el presente y el futuro. Siempre te voy a amar.

A mi papá Miguel Ángel Hernández por todo su amor, esfuerzo y dedicación desde el día en que llegue a este mundo. Gracias papá por todo, no tengo palabras para expresar el gran amor, cariño y admiración que siento por ti. Te amo.

A mi mamá Antonia Villa quien siempre ha estado a mi lado, cuidándome, guiándome e impulsándome para ser mejor cada día. Gracias mami por todo, te amo, eres mi mayor ejemplo, ojalá que yo pueda ser la mitad de la mejor mamá que eres.

A mis hermanitos Ángel y Diego, que mi esfuerzo les sirva de ejemplo y sean mejores que yo. Los quiero mucho.

CONTENIDO

RESUMEN	iv
ABSTRACT	v
LISTA DE CUADROS	xii
LISTA DE FIGURAS	xiii
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1 Planteamiento del problema	1
1.2 Objetivos	3
1.2.1 Objetivo general	3
1.2.2 Objetivos específicos	3
1.3 Hipótesis	3
CAPÍTULO II. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1 Polinización en angiospermas	4
2.2 Visitantes florales y polinizadores	5
2.3 Síndromes de polinización	6
2.4 Sistemas de reproducción en angiospermas	9
2.5 Evolución de las plantas arvenses	11
2.6 Sistemas de polinización y reproducción en plantas arvenses	13
2.7 El sistema agrícola de Mesoamérica	15
2.8 Las arvenses en el cultivo de maíz	17

2.9 Literatura citada	18
CAPÍTULO III. DETERMINACIÓN DEL SISTEMA DE REPRODUCCIÓN Y DI	E LOS
VISITANTES FLORALES DE ESPECIES ARVENSES DEL MAÍZ EN	I EL
MUNICIPIO DE TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO	28
3.1 INTRODUCCIÓN	28
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS	30
3.2.1 Áreas de estudio	30
3.2.2 Manejo del cultivo de maíz	30
3.2.3 Selección de las especies arvenses a estudiar	33
3.2.4 Determinación del sistema de reproducción de las especies arvenses	33
3.2.4.1 Variables respuesta	34
3.2.4.2 Análisis estadístico	35
3.2.5 Caracterización de los visitantes florales a las arvenses	35
3.2.6 Evaluación de la relación entre la altura de las plantas arvenses estudiad	as y el
número de visitantes florales	36
3.2.6.1 Análisis estadístico	36
3.3 RESULTADOS	37
3.3.1 Determinación del sistema de reproducción de las especies arvens	ses de
estudio	39
3.3.1.1 Semillas totales	39
3.3.1.2 Semillas llenas	40

3.3.1.3 Semillas vanas	41
3.3.1.4 Porcentaje de semillas llenas y vanas producidas por polinización abierta.	42
3.3.1.5 Porcentaje de semillas llenas y vanas producidas por autopolinización	43
3.3.2 Caracterización de los visitantes florales a las arvenses	44
3.3.2.1. Número de visitas de animales a las especies estudiadas	44
3.3.2.2. Diversidad de visitantes florales	46
3.3.3 Evaluación de la relación entre la altura de las plantas arvenses y sus visit	tantes
florales	50
3.4 DISCUSIÓN	53
3.4.1 El sistema de reproducción de las especies arvenses de estudio	53
3.4.2 Diversidad de los visitantes florales de las especies arvenses	57
3.4.3 Evaluación de la relación entre la altura de las plantas arvenses y sus visi	tantes
florales	59
3.5 CONCLUSIONES	59
3.6 LITERATURA CITADA	60
ANEXO 1. Plantas arvenses presentes en los tres cuadrados de 1x1 colocados en e	l área
experimental de 10 x 10 m del campo experimental del Colegio de Postgraduados, Mont	ecillo
Texcoco.	67
ANEXO 2. Plantas arvenses presentes en los tres cuadrados de 1x1 colocados en e	:l área
experimental de 10 x 10 m del campo de maíz en San Dieguito Xochimanca, Texcoco	71

ANEXO 3. Número total de semillas producidas en inflorescencias embolsadas y con
polinización cruzada por plantas arvenses asociadas al cultivo de maíz, en los sitios de estudio
del Municipio de Texcoco, Estado de México74
ANEXO 4. Número de semillas vanas producidas en inflorescencias embolsadas y polinización
cruzada por plantas arvenses asociadas al cultivo de maíz, en los sitios de estudio del Municipio
de Texcoco, Estado de México
ANEXO 5. Número de semillas llenas producidas en inflorescencias embolsadas y polinización
cruzada por plantas arvenses asociadas al cultivo de maíz, en los sitios de estudio del Municipio
de Texcoco, Estado de México

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1.	Cobertura, número de individuos (densidad/m ⁻¹) y frecuencia de arvenses en	
	el cultivo de maíz de Montecillo, Colegio de Postgraduados, y San Dieguito,	
	Texcoco, Estado de México.	38
Cuadro 2.	Categorías de altura de las arvenses y el número de visitantes	
	florales.	50
Cuadro 3.	Sistemas reproductivos reportados en la literatura comparado con los	
	resultados obtenidos en nuestra investigación	55

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Imágenes de los sitios de estudio: CP- Montecillo (a y b) y San Dieguito (c y	
	d)	32
Figura 2.	Semillas totales (promedio±E.E) producidas por inflorescencias embolsadas	
	y polinización abierta por arvenses asociadas al cultivo de maíz en el Colegio	
	de Postgraduados, Montecillo y en San Dieguito, Texcoco	39
Figura 3.	Número de semillas llenas (promedio±E.E) producidas por las	
	inflorescencias embolsadas y polinización abierta por arvenses asociadas al	
	cultivo de maíz en el Colegio de Postgraduados, Montecillo y en San	
	Dieguito, Texcoco.	40
Figura 4.	Número de semillas vanas (promedio±E.E.) producidas por inflorescencias	
	embolsadas y bajo polinización abierta por las arvenses asociadas al cultivo	
	de maíz en el Colegio de Postgraduados, Montecillo y en San Dieguito	41
Figura 5.	Proporción de semillas llenas y vanas producidas por las inflorescencias	
	expuestas a la polinización abierta por las especies arvenses asociadas al	
	cultivo de maíz en el Colegio de Postgraduados, Montecillo y en San	
	Dieguito	42
Figura 6.	Proporción de semillas llenas y vanas producidas por las inflorescencias	
	embolsadas por las especies arvenses asociadas al cultivo de maíz en el	
	Colegio de Postgraduados, Montecillo y en San Dieguito	43

Figura 7.	El número total de visitantes florales observados por planta en las especies	
	arvenses durante tres días en el Colegio de Postgraduados, Montecillo,	
	Texcoco.	44
Figura 8.	El número total de visitantes florales observados por planta en las especies	
	arvenses durante tres días en San Dieguito, Texcoco	45
Figura 9.	Número de visitantes florales con respecto al número de inflorescencias	
	abiertas de las arvenses durante tres días de observación en el Colegio de	
	Postgraduados, Montecillo y San Dieguito	46
Figura 10.	Composición taxonómica de visitantes florales observados en el sitio1, CP-	
	Montecillo, Texcoco.	47
Figura 11.	Composición taxonómica de visitantes florales observados en San Dieguito,	
	Texcoco	49
Figura 12.	Número de visitantes florales a las plantas arvenses de diferentes alturas	
	(media±E.E.).	51
Figura 13.	Relación entre el número de visitantes florales con respecto a la altura de las	
	arvenses	52
Figura 14.	Relación entre el número de semillas llenas por autopolinización y la altura	
	de las plantas arvenses estudiadas	53

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 Planteamiento del problema

El ser humano se encuentra rodeado por una gran cantidad de plantas. Dependiendo de la gestión, son silvestres o cultivadas. Junto con las plantas cultivadas crecen otras plantas conocidas como arvenses, las cuales compiten por recursos (luz, agua, espacio y nutrientes), pero que también protegen contra la erosión de la tierra, sirven como reservorio de nutrientes, son hospederas de plagas y enfermedades, así como de organismos benéficos (enemigos naturales), constituyen una reserva de germoplasma, son alimenticias y medicinales.

Actualmente se ha documentado disminuciones en la población de los polinizadores, debido al cambio en el uso de suelo, la fragmentación del hábitat, el uso excesivo de agroquímicos en los cultivos y la deforestación. Por otro lado, las plantas arvenses son un recurso floral importante para los polinizadores ya que proveen de polen y néctar a insectos cosechadores de miel y atraen polinizadores a las plantas cultivadas, que en algunos casos requieren de polinizadores, por ejemplo, en las asociaciones con el maíz, jitomate, frijol, chile y calabaza.

México es un centro de origen de la agricultura, y en él evolucionaron no solo importantes plantas domesticadas (maíz, calabaza, chiles, jitomates), sino también co-evolucionaron estas plantas adaptadas a la perturbación (*Tinantia*, *Simsia*, *Bidens*, *Galinsoga*). Se ha mostrado que las arvenses mesoamericanas presentan algunas características diferentes a las plantas arvenses de origen eurasiáticas, por ejemplo, en el síndrome de dispersión.

En México, a pesar de lo anterior, la mayor parte de la investigación y literatura especializada en arvenses, se enfoca en su control (mecánico, cultural y químico) y hay muy pocos trabajos que estudien su biología y ecología. En la literatura sobre el sistema de reproducción de arvenses a nivel mundial se indica a menudo que estas plantas tienden a ser autógamas, debido a

las ventajas de este tipo de polinización en ambientes cambiantes. Sin embargo, estos datos provienen de comunidades euroasiáticas y no consideran a las comunidades de arvenses mesoamericanas.

Observaciones muestran que éstas últimas a menudo consisten de plantas con flores atractivas, por lo menos en las especies dominantes de mayor altura, lo cual sugiere mayor dependencia de la polinización por animales. En la literatura revisada se encontraron pocos trabajos acerca de este aspecto de la biología de las malezas; y los que hay generalmente están enfocadas solo a una especie. Debido a esto, el presente trabajo pretende estudiar algunos aspectos de la biología reproductiva, específicamente su tipo de reproducción y sus visitantes florales, de las principales plantas arvenses del cultivo de maíz en una región con una larga historia agrícola del centro de México.

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo general

Determinar los visitantes florales y el sistema de reproducción de plantas arvenses asociadas al cultivo de maíz, en dos sitios de cultivo del Municipio de Texcoco, Estado de México.

1.2.2 Objetivos específicos

- Identificar el sistema de reproducción de las plantas arvenses principales del cultivo de maíz.
- Determinar los visitantes florales de las plantas arvenses de estudio.
- Evaluar la relación entre la altura de las plantas arvenses y sus visitantes florales.
- Evaluar si la polinización cruzada produce un mayor número de semillas llenas.

1.3 Hipótesis

- La gran mayoría de las especies son facultativamente autógamas.
- Las flores de las especies arvenses son visitadas por diferentes grupos taxonómicos de insectos (entomófilas generalistas).
- Las plantas arvenses de mayor altura reciben más visitas que aquellas de menor talla.
- El número de semillas llenas de las plantas arvenses producidas por polinización abierta es mayor, o de mejor calidad que aquellos que son productos de autopolinización.

CAPÍTULO II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Polinización en angiospermas

Las angiospermas son un grupo de plantas que presentan flores con un ovario que protegen los óvulos, los cuales, al ser fecundados y madurar, forman las semillas, encerradas en un fruto (Murray, 2006). También se les conoce como fanerógamas. Se originaron del grupo ancestral de las glossopteridales hace 170 millones de años a principios del periodo Cretácico que a su vez provienen de las pteridospermas (Martin *et al.*, 1993). Aumentaron su abundancia y diversidad en muy poco tiempo a partir de este periodo hasta nuestros días. Las primeras plantas con flor aparecieron hace 135 millones de años (Friis *et al.*, 2016) y se separaron en plantas dicotiledóneas y monocotiledóneas hace aproximadamente 90 millones de años.

Actualmente las angiospermas dominan en cobertura, número de individuos y especies en casi todas las superficies terrestres del mundo (Crane *et al.*, 1995). Esto se debe a que presentan una serie de características reproductivas ventajosas tales como proporción alta de polinización por animales, capacidad buena de dispersión y presencia de endospermo, el cual es un tejido de reserva de la semilla, lo que hace que tanto la semilla como la plántula tengan una mayor probabilidad de sobrevivir y establecerse (Villaseñor y Ortiz, 2014).

La polinización puede definirse como la transferencia del grano de polen al estigma de la misma especie, donde este es reconocido y comienza el proceso de germinación del tubo polínico, para posteriormente alcanzar los óvulos y fertilizarlos (Holman y Robbins, 1961; Kearns e Inouye, 1993). La mayoría de las especies de angiospermas son polinizadas por animales, principalmente insectos (Ollerton, 1999). Esto permite la polinización dirigida y asegura su éxito.

El origen de la polinización por animales aun no es muy claro, pero se tiene evidencia fósil de que los cuatro principales ordenes de insectos polinizadores, Díptera, Coleóptera, Lepidóptera

e Himenóptera, evolucionaron antes que las angiospermas más antiguas, por lo tanto, cuando se originaron las plantas con flores sobre la tierra, existían insectos capaces de aprovechar la presencia de las angiospermas (Ollerton, 1999; Ollerton *et al.*, 2011). Existe evidencia paleontológica de que posteriormente, en categorías taxonómicas inferiores, se dio una coevolución entre grupos de insectos polinizadores y plantas con flores (Labandeira y Sepkoski, 1993). En segundo lugar, de importancia esta la polinización por viento, que es ventajosa en ambientes abiertos y en especies con densidades poblacionales altas (Faegri y Van Der Pijl, 1960; Whitehead, 1969).

Una vez que el polen es llevado al estigma de la misma flor o de otra flor de la misma especie, ocurre la fecundación. La fecundación es la unión de una célula masculina y una femenina (Murray, 2006; Campbell y Reece, 2007). En el caso de las angiospermas se lleva a cabo una fecundación doble, un núcleo espermático fecunda al gameto femenino para dar origen al embrión y el otro a los núcleos polares para dar origen al endospermo, el cual es triploide (Villaseñor y Ortiz, 2014). Durante la germinación del tubo polínico y la fecundación pueden existir mecanismos para fomentar o inhibir la autogamia (Ávila y Cruz, 2011).

2.2 Visitantes florales y polinizadores

Debido a que las plantas son sésiles, alrededor del 80% de las angiospermas (Linder, 1998) necesitan visitantes florales que transporten el polen a otros individuos para poder llevar a cabo el proceso de fecundación. Los animales que ejercen en proporción mayor esta función son los insectos. Pero, no todos los insectos son polinizadores y no todos los polinizadores son insectos (Ollerton, 1999; Mandujano, 2009). De hecho, no todos los visitantes florales son polinizadores primarios, legítimos y eficientes, debido a que algunos de ellos pueden actuar como ladrones de polen y néctar (Domínguez, 2006; Salazar *et al.*, 2015).

Para que un animal sea considerado polinizador debe cumplir una serie de requisitos: i) visitar la flor de manera regular y no ocasional, ii) tener una conducta que lo obliga a tocar la estructura masculina y femenina de la flor y iii) transferir el polen de la antera hasta el estigma de una flor de la misma especie (Salazar *et al.*, 2015).

2.3 Síndromes de polinización

Darwin sugirió que las flores de las plantas presentan atributos que podrían explicarse como una serie de adaptaciones evolutivas en relación con sus polinizadores (Johnson y Steiner, 2000; Gómez, 2002; Moreira, 2009). Estas adaptaciones están implícitas en el concepto de síndrome de polinización. El síndrome consiste en un conjunto de rasgos florales, incluyendo recompensas, para ser visitadas por un grupo determinado de animales y eventualmente polinizarlas (Waser *et al.*, 1996; Gómez, 2002; Wilmer, 2011).

Las plantas emplean diversas señales visuales (color, forma de la corola y tamaño), olfativas como el aroma y recompensas (néctar, polen, aceites y fragancias) para atraer e influir en el comportamiento de los visitantes florales (Domínguez, 2006; Mandujano, 2009; Vargas, 2011; Grajales *et al.*, 2011). Se supone que se puede predecir a los principales polinizadores a partir de estas características; esta relación es más cercana en especies dependientes de un reducido número de polinizadores (Mayer *et al.*, 2011; Rosas *et al.*, 2014).

Además, el comportamiento del polinizador influye en la adaptación de las plantas de diferente manera: 1) La probabilidad y frecuencia de las visitas afectan la antesis, receptividad del estigma y liberación del polen; 2) la secuencia y el patrón de forrajeo de los polinizadores limita la dispersión del polen; 3) la forma del contacto con la flor determina cómo y cuánto polen se deposita en el polinizador y 4) el tiempo que permanece en una flor influye en su eficiencia (Mandujano, 2009; Wilmer, 2011).

De acuerdo con el principio del polinizador más eficiente propuesto por Stebbins (1970), una planta debe especializarse en atraer visitantes florales que lleven más eficientemente el polen, por lo tanto, los síndromes florales son el resultado de una co-evolución de la interacción entre plantas-animales y las condiciones del hábitat (Fenster et al., 2004). Por ejemplo, las flores zigomorfas, odoríferas y de color azul, amarillo o blanco son polinizadas generalmente por abejas y sus parientes (avispas y abejorros) (Espino et al., 2012). Las flores con tubos largos, con poco aroma y de color anaranjado, azul o morado, son polinizadas por mariposas (Tobar et al., 2001). Las flores polinizadas por moscas son de color crema o morado y con olor desagradable (Zamora et al., 2011). Las aves polinizan flores de forma tubular, sin aroma y de colores llamativos (rojo, anaranjado y amarillo) (Rodríguez y Santamaría, 2004). Es de esperar que plantas polinizadas por animales análogos, tengan rasgos florales similares (Faegri y Van der Pijl 1979; Johnson y Steiner, 2000; Gómez, 2002; Rosas et al., 2014). Pero, la evolución de las flores no es tan sencilla, puesto que muchas plantas tienen más de un polinizador (Mayer et al., 2011). Cabe mencionar que las flores polinizadas por el viento generalmente son inconspicuas y sin recompensas, producen mucho polen y estigmas con superficies grandes (Faegri y Van der Pijl, 1979).

El ciclo biológico de las plantas puede influir en la especialización del sistema de polinización, por lo tanto, se esperaría que plantas perennes, sobre todo aquellas con reproducción vegetativa, tiendan a ser especialistas y las plantas anuales tiendan a ser generalistas (Gómez, 2002). Éstos últimos requieren más seguridad para la polinización ya que se reproducen forzosamente por semillas. Así mismo, se espera que una especie que se especializa en un solo polinizador, no pueda establecer nuevas poblaciones con un solo individuo (Johnson y Steiner, 2000; Lemus y Ramírez, 2003). Sin embargo, una vez establecidas las poblaciones de plantas y polinizadores, la polinización es más eficiente y completa. La fluctuación temporal y variación

espacial en la abundancia de los visitantes florales, las preferencias similares de algunos polinizadores por los rasgos florales, son algunas de los aspectos ecológicos que favorecen y determinan el grado de especialización o generalización del sistema de polinización (Gómez, 2002; Lemus y Ramírez, 2003).

En general, estudios de campo demuestran que la mayoría de las plantas son visitadas por un gran número de especies animales, por lo tanto, tienden a ser generalistas y no especialistas (Faegri y Van der Pijl 1979; Schemske y Horvitz, 1988; Gómez, 2002; Lemus y Ramírez, 2003; Fenster *et al.*, 2004; Krakos y Scott, 2014; Richardson, 2015).

En alrededor del 20 % de las fanerógamas, el polen no es transportado por animales, sino se utilizan vectores de tipo abióticos como el viento (anemofilia) y agua (hidrofilia). Las plantas polinizadas por viento no necesitan gastar energía en producir flores atractivas ni recompensas, sino en producir una gran cantidad de polen (Faegri y Van der Pijl 1979; Goldman y Willson, 1986). En algunas familias de plantas (p.ej. Betulaceae, Ulmaceae) la polinización es solo por viento (Stuessy, 1990). Asimismo, la anemofilia está presente por lo regular en pastos, así como algunas otras familias de sitios abiertos (p.ej. Amaranthaceae) o con poblaciones densas (p.ej. las Fagaceae). En paisajes con agricultura intensiva y uso de agroquímicos, se observa un cambio hacía especies con polinización por viento, ya que escasean los animales polinizadores (Aizen *et al.*, 2002; Hoehn *et al.*, 2008; Carvalheiro *et al.*, 2010; Garibaldi *et al.*, 2011; Garibaldi *et al.*, 2012; García *et al.*, 2016). La hidrofilia es limitada a plantas monocotiledóneas y sólo el 2.7 % de las angiospermas utiliza este tipo de vector para transportar el polen (Mayer *et al.*, 2011)

2.4 Sistemas de reproducción en angiospermas

La reproducción es la separación de una célula o grupos de células del progenitor para dar origen a otro individuo (Font Quer, 1985; Greulach y Adams, 1990). El éxito relativo de la reproducción de las diferentes especies es la base de su éxito o fracaso evolutivo (Murray, 2006).

Las plantas tienen dos tipos de reproducción: sexual y asexual. Asimismo, presentan una gran diversidad de sistemas reproductivos (Ray, 1980; Eguiarte *et al.*, 1999; Whitton *et al.*, 2008). La reproducción sexual de las angiospermas se lleva a cabo en las flores. Los sistemas reproductivos usuales para flores perfectas o hermafroditas son la autogamia y la alogamia (Murray, 2006). En los sistemas autógamos, el polen fecunda el óvulo de la misma flor o de otra flor del mismo individuo (geitonogamia) (Badano y Schlumpberger, 2001). La autogamia puede ser obligada (las semillas se producen únicamente por autopolinización) o facultativa (las plantas pueden producir semillas por polinización cruzada) (Stebbins, 1957; Lloyd, 1992). La autogamia permite a las plantas reproducirse sin la necesidad de agentes polinizadores y por lo tanto pueden establecerse rápidamente en un área nueva (Murray, 2006). Sin embargo, la progenie producida por este medio puede tener una baja aptitud biológica debido a una depresión endogámica (Lloyd, 1979; Lloyd, 1992; Murray, 2006).

La mayoría de las angiospermas dependen exclusiva o parcialmente de la polinización cruzada o alogamia (Faegri y Van der Pijl, 1971), a pesar de que este tipo de sistema reproductivo tiene un gran costo energético para la formación de gametos, estructuras florales y recompensas para los agentes polinizadores (Jiménez y Matías 2010). A pesar de los costos, la fecundación con su recombinación aumenta la diversidad genética, lo cual confiere mayor capacidad para responder a ambientes cambiantes o a enfermedades y plagas (Greulach y Adams, 1990).

La polinización cruzada se da por varios mecanismos, dependiendo si la especie tiene flores hermafroditas o imperfectas (carece de uno de los sexos). Las plantas con flores bisexuales (hermafroditas) a menudo presentan incompatibilidad, es decir, tienen la capacidad de rechazar su propio polen (Nettancourt, 2005; Ávila y Cruz, 2011). En la mayoría de las familias de angiospermas, la incompatibilidad está determinada genéticamente por un solo locus multialélico llamado locus S; es común y presente en 91 de las 271 familias descritas. Este locus produce proteínas que son incompatibles entre sí, ya sea en el gametofito o el esporofito. Si coinciden, se frena la germinación del polen o el crecimiento del tubo polínico (Castric y Vekemans, 2004; Jiménez y Cruz, 2011). El sistema de incompatibilidad del locus S es más común en el gametofíto que en el esporofito, ya que se presenta en más de 60 familias de angiospermas (Eguiarte *et al.*, 1999; Hiscock y Mc Innis, 2003).

Como mecanismos alternativos para asegurar la polinización cruzada, las flores pueden desarrollar dimorfismo floral como la separación espacial del pistilo y estambres (hercogamia) y fisiológicos como la incapacidad de una hermafrodita para producir semillas, así como la expresión asincrónica de los gametófitos masculino y femenino (dicogamia) (Murray, 2006; Jiménez y Cruz, 2011; Ferrero, 2014).

Otra manera de evitar la autogamia es la separación de los sexos en flores diferentes (Murray, 2006). Las plantas con flores imperfectas o unisexuales se pueden diferenciar en dos tipos: monoicas y dioicas (Campbell y Reece, 2007). Las plantas monoicas tienen flores masculinas y femeninas en el mismo individuo, pero separadas, por ejemplo, maíz y calabaza (Curtis y Schnek ,2010). Las dioicas tienen individuos masculinos y femeninos. El dioicismo es más común en árboles y arbustos que se encuentran en bosques tropicales, a menudo tienen flores

pequeñas e inconspicuas y son polinizadas por el viento o por insectos pequeños generalistas (Bawa *et al.*, 1985; Bawa, 1990; Madriz y Ramírez, 1996; Eguiarte *et al.*, 1999).

2.5 Evolución de las plantas arvenses

El ser humano al iniciar la domesticación de las especies útiles propició el crecimiento y desarrollo de otros grupos de especies conocidos como malezas (Espinosa y Sarukhán, 1997; León, 2000; Vibrans, 2016). Las definiciones de maleza son muy numerosas, por ejemplo, para los agrónomos, son plantas que crecen en un momento y lugar no deseado. Esta definición hace énfasis en el efecto nocivo que estas plantas tienen hacia el cultivo de interés. Pero, muchas de estas plantas son útiles para el ser humano y el ambiente que lo rodea. Para esta investigación se usará el término arvense el cual solo significa que la planta crece en forma silvestre en terrenos cultivados (Font Quer, 1953).

Las plantas arvenses por selección se han adaptado a interactuar con el ser humano y los ambientes nuevos creados por él. Generalmente, evolucionaron a partir de especies o poblaciones ancestrales que aprovechan las diversas perturbaciones ambientales naturales para crecer y desarrollarse (Rapoport y Gowda, 2007). Una fuente de perturbación natural importante son las corrientes de agua ya que presenta condiciones ecológicas similares a las que se encuentran en las áreas de cultivo. Por ejemplo, abarcan sitios abiertos y suelos con acumulación de residuos y nitrógeno. Se ha mostrado que muchas especies de arvenses de Europa central tienen su hábitat nativo en las orillas de los ríos (Vibrans, 2002).

Los animales grandes como búfalos también juegan un papel importante en crear perturbación natural ya que la mayoría de ellos se mueven y descansan en manadas lo que propicia la compactación del suelo y el constante disturbio de la vegetación (Baker, 1974). El fuego, el desplazamiento de hielo, los huracanes y las erupciones volcánicas son también fuentes de

perturbación natural que han causado un efecto y seleccionado las plantas ancestrales de las arvenses (Vibrans, 2002).

En Mesoamérica, las arvenses tienen una historia evolutiva diferente en comparación con el Viejo Mundo, debido principalmente a tres factores: 1) la agricultura es diferente ya que está influenciada por factores biológicos y culturales distintos; 2) la poca domesticación de animales en el Nuevo Mundo que llevó a un agroecosistema muy distinto y 3) el origen ecológico diferente de las especies domesticadas, que en el Nuevo Mundo se derivan de plantas subtropicales, generalmente perennes y de poblaciones pequeñas, mientras las del Viejo Mundo derivan de plantas anuales que cubren grandes superficies de regiones semiáridas-mediterráneas (Vibrans, 2016).

Los cultivos que fueron domesticados en el Viejo Mundo por lo general son de altura pequeña, se siembran al voleo y no se puede transitar sobre ellos en comparación con la milpa, donde las plantas son tratadas de manera individual, se siembran separadas, en asociación de cultivos y se puede transitar por la parcela. Además, la altura del maíz influyó en la ecología de las arvenses, originando parcialmente arvenses altas, con flores llamativas y polinizadas quizá por insectos o aves (Vibrans, 2016).

Otro mecanismo biológico importante es la dispersión, el cual le da una ventaja considerable a las plantas en evolución en diversos hábitats (Vibrans, 1999). Se ha documentado que las especies mesoamericanas tienen rasgos distintos a las europeas, por ejemplo, en tamaño y en la dispersión de semillas; además presentan características morfológicas que les permiten dispersarse a largas distancias por medio del ser humano y animales (Vibrans, 1999).

2.6 Sistemas de polinización y reproducción en plantas arvenses

Las plantas arvenses son especies pioneras que pueden colonizar rápidamente áreas perturbadas por el ser humano (Espinosa y Sarukhán, 1997). Debido a que estos sitios solo están disponibles por un periodo corto de tiempo, las plantas arvenses han desarrollado un potencial reproductivo muy eficiente para formar grandes poblaciones rápidamente (Baker, 1974). Además, se propone que presentan otras características que les permiten adaptarse a su hábitat, por ejemplo, 1) tienen mecanismos de propagación vegetativa; 2) poseen una alta producción de semillas; 3) sus semillas cuentan con una viabilidad alta; 4) tienen germinación paulatina; 5) no dependen de agentes polinizadores especializados; 5) son auto-compatibles; 6) la mayoría son autógamas y 7) tienen dispersión asociada al ser humano (Mulligan, 1972; Baker, 1974; Espinosa y Sarukhán, 1997). Es importante resaltar que solo algunas de estas propuestas han sido validadas empíricamente.

Para las arvenses, es una ventaja poder establecer nuevas poblaciones a partir de pocos individuos, debido a que sus hábitats pueden cambiarse repentinamente en el espacio. Por lo tanto, según la teoría deben tener la capacidad de producir semillas sin la necesidad de tener polinizadores con los que han interactuado por mucho tiempo (Shivanna, 2014). Asimismo, deben ser capaces de atraer un número grande de polinizadores nuevos. A menudo los insectos o aves polinizadores requieren hacer vuelos largos para llegar a las plantas arvenses, por lo tanto, estas tienen que ser muy atractivas para los polinizadores (Mulligan, 1972; Mulligan y Kevan, 1973). Mulligan y Kevan (1973) encontraron que el color, brillo, tamaño y olor de las flores son importantes para la atracción de insectos. Las flores de las arvenses que son más visitadas por insectos tienden a tener una alta reflectancia en ultravioleta o azul y son odoríferas.

Los sistemas reproductivos de las especies arvenses son: autopolinización, polinización cruzada, propagación asexual y en algunos casos apomixis (Muzik, 1970; Swarbrick y Mercado, 1987; Radosevich y Ghersa, 1997). La agamospermia o apomixis es más común en arvenses que en las plantas vasculares en general. Este tipo de sistema reproductivo es útil para especies arvenses debido a que pueden colonizar áreas sin la necesidad de producir polen o la presencia de agentes polinizadores (Mulligan y Findlay, 1970; Radosevich y Ghersa, 2007). Varios estudios indican que estas plantas, sobre todo las de vida corta, tienden a ser autocompatibles, autógamas o de polinización promiscua. Por lo general, las plantas perennes presentan autoincompatibilidad y polinización cruzada (Mulligan y Findlay 1970; Baker, 1974; Maillet, 1992; Sutherland 2004; Kazi et al., 2012).

En cuanto al sistema de polinización, la mayoría de las malezas de Canadá y Estados Unidos de América son facultativamente autógamas y, cuando son polinizadas, es principalmente por insectos (75.8%) nativos o introducidos (Sutherland, 2004). Además, los insectos visitan más de una especie en un periodo corto de tiempo; por lo tanto, el sistema de polinización es entomófilo generalista o no muy especializado y facultativo (Mulligan y Findlay 1970); el resto de las especies (24.2%) son polinizadas por viento (Sutherland 2004).

Observaciones en México muestran que la flora arvense contiene una proporción grande de flores atractivas para insectos. Entonces, se espera que, en los agroecosistemas de México, las arvenses tiendan más a la alogamia que en regiones de otras latitudes (párrafo anterior). Posiblemente esto se deba a la estatura de los diversos cultivos (maíz y el intercalado de especies grandes) con los que coexisten, y al hecho que varios de los cultivos intercalados (frijoles, calabazas) son polinizados por insectos (Comunicación personal, H. Vibrans).

2.7 El sistema agrícola de Mesoamérica

Mesoamérica es una región que abarca el centro y sur de México, Guatemala, Belice, El Salvador, y el oeste de Honduras, Nicaragua y Costa Rica. La agricultura apareció aproximadamente 8000 años antes de nuestra era. La región es importante debido a la domesticación del frijol, calabaza, chile, tomate, amaranto, algodón, aguacate y sobre todo la planta económicamente más importante: el maíz (Landon, 2008; Carrillo, 2009; Díaz, 2010).

El origen preciso de la agricultura en Mesoamérica y sus motivos aún no está muy claros, como en otras partes del mundo (Pope *et al.*, 2001). Sin embargo, estudios arqueológicos en la Sierra de Tamaulipas, el Valle de Tehuacán, Puebla y Oaxaca han aportado información acerca de las primeras plantas domesticadas. Hace 9,000 años, la calabaza fue la primera planta domesticada en Mesoamérica, seguida por el aguacate y chile, mientras que el maíz pudo haber sido domesticado 2,000 años después (Casas y Caballero, 1995).

Existen muchas teorías e hipótesis acerca del origen de la agricultura. Las más recientes para Mesoamérica proponen como causa un cambio climático hace 12,000 y 9,000 años con un aumento de temperatura que cambió la vegetación, p.ej. hacía más pastos C₄ (Zizumbo y Colunga-GarcíaMarín, 2010), que ayudó a desaparecer la megafauna (Martin y Sauerborn, 2013). Siguió una fase más húmeda con muchos lagos y un cambio de vida hacía la pesca y una vida más sedentaria. Los cazadores-recolectores, ahora más pescadores, se vieron en la necesidad de encontrar fuentes alternativas de carbohidratos, lo que llevó al inicio de la agricultura (Piperno et al., 2007). Por lo menos al inicio, la vida del agricultor no era mejor que la de un cazador-recolector, ya que era un trabajo laborioso, requería más inversión de tiempo y, además, era riesgoso porque se podía perder la cosecha y sufrir hambruna, situación común entre agricultores,

pero rara entre cazadores-recolectores. Consecuentemente, el cambio a ser agricultor fue un proceso muy largo que duró miles de años (Flannery, 1973).

Una vez establecida la agricultura, el sedentarismo cambió de forma radical el modo de vida, la cultura y el contexto social de los seres humanos. Incrementó la producción de los alimentos lo que trajo consigo un aumento de la población, asentamientos humanos y la división del trabajo (Martin y Sauerborn, 2013).

La domesticación de las plantas jugó un papel importante en el proceso productivo y manejo agrícola, puesto que gracias a ella las plantas silvestres experimentaron cambios genéticos debido a la selección intencional o la no-intencional, para adaptarlas a las necesidades humanas y así poder cultivarlas. Características como el tamaño de fruto fueron favorecidas en algunas especies (Mannion, 1999; Zizumbo y Colunga-GarcíaMarin, 2008).

En la actualidad, el sistema agrícola de Mesoamérica continúa con el proceso de domesticación; más de 200 especies nativas se consideran domesticadas y otras están en vías de domesticación (Casas y Caballero, 1995). Pero, también se aprovechan las arvenses y plantas silvestres que se encuentran en el agroecosistema. A menudo crecen en cercanía con sus parientes silvestres (Casas *et al.*, 2007).

El ser humano interactúa de diferentes formas con las plantas, las principales son: *in situ* y *ex situ*. La primera se da en los sitios donde crecen las plantas en forma silvestre. Las plantas útiles se pueden recolectar simplemente, pero a menudo también se manejan, seleccionando o fomentando genotipos deseables. La segunda, *ex situ*, consiste en el aprovechamiento de las plantas fuera de sus ambientes naturales, en sitios creados y controlados por el ser humano (Casas y Caballero, 1995), como son parcelas de cultivo o huertos familiares. Las plantas aprovechadas pueden dividirse en: plantas silvestres, toleradas, fomentadas, semidomesticadas y domesticadas

según el tipo de manejo de cada región. En todas, menos las completamente silvestres que son recolectadas en cantidades mínimas, el ser humano consciente o inconscientemente modifica genéticamente sus poblaciones (Casas y Caballero, 1995). Las arvenses pueden estar en todas las categorías, menos la domesticada.

2.8 Las arvenses en el cultivo de maíz

En México, los sistemas agrícolas son muy diversos. La diversidad de las plantas arvenses en el agroecosistema depende del manejo que se le dé al cultivo de maíz y sus asociados. En México alrededor de un 13% de la flora (3000 especies de 23,000 especies de plantas superiores) son ya sea arvenses o plantas ruderales. El cultivo de maíz en Mesoamérica posee una flora arvense muy diversa con una alta proporción de especies nativas (Vibrans, 1998; Rzedowski *et al.*, 2005; Vibrans, 2016).

La mayoría de la investigación que se hace sobre las arvenses busca eliminarlas del agroecosistema con el fin de aumentar los rendimientos del cultivo, debido a que éstas compiten con él por agua, luz, espacio y nutrientes, dificultan las labores culturales y pueden ser hospederas de plagas y enfermedades. Esto ha llevado a un aumento excesivo en el uso de agroquímicos, los cuales no solo erradican a las arvenses, sino que dañan la salud del suelo y del ser humano (Sans, 2007; Blanco y Leiva, 2007).

Por otro lado, las plantas arvenses juegan un papel importante en la conservación de la biodiversidad y contribuyen a la estabilidad del agroecosistema. Actualmente, en el mundo se tiene una crisis de polinizadores debido principalmente al monocultivo y la mega productividad de la agricultura comercial moderna. Al disminuir la diversidad del paisaje ahora se tienen que introducir polinizadores. Sin embargo, la clave para ayudar a los polinizadores es fomentar la diversidad de especies silvestres que crecen dentro y en los alrededores de los sistemas agrícolas

(Coro, 2009). Algunas arvenses son proveedoras de néctar y polen a insectos cosechadores de miel. También su presencia previene la erosión del suelo, sirven de alimento para plagas, fijan nitrógeno y proporcionan abono verde (Blanco y Leyva, 2007; Sánchez y Guevara, 2013). Además, una gran cantidad de arvenses forman parte de la dieta de familias campesinas, son fuente de alimento para ganado, medicinales, ornamentales y fuente variación genética de cultivos emparentados (Nava *et al.*, 2000; Vieyra y Vibrans, 2001; Blanco y Leyva, 2013). La agricultura tradicional se caracteriza por aprovechar una gran diversidad de plantas silvestres, arvenses y ruderales que crecen junto con el cultivo en comparación con la agricultura moderna (Nava *et al.*, 2000).

2.9 Literatura citada

- Aizen M. A., Ashworth L., y Galetto L. 2002. Reproductive success in fragmented hábitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *Journal of Vegetation Science*, 13, 885-892.
- Ávila-C. B. A. y Cruz-G. F. (2011). Sistema de incompatibilidad gametofítico en plantas: una oportunidad para evitar la endogamia. *Mensaje Bioquímico*, 25, 67-78.
- Badano-I. E. y Schlumpberger-O. B. (2001). Sistema de cruzamiento y estimaciones en la eficiencia de polinización sobre *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en dos poblaciones del noroeste argentino. *Gayana Botánica*, 58(2), 115-122.
- Baker H. G. (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 51(1), 1-24.
- Bawa K. S., Perry D. R., y Beach J. H. (1985). Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Botanical Society of America, Inc* 72(3), 331-345.

- Bawa K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology* and Systematics 21, 399-422.
- Blanco Y. y Leyva A. (2007). Las arvenses en el agroecosistema y sus beneficios agroecológicos como hospederas de enemigos naturales. *Cultivos Tropicales*, 28, 21-28.
- Blanco Y. y Leyva A. (2013). Las arvenses y su entomofauna asociada en el cultivo de frijol (*Phaseolus vulgaris*, L.) posterior al periodo crítico de competencia. *Avances en Investigación Agropecuaria*, 17(3), 51-65.
- Campbell A. N. y Reece B. J. (2007). Biología. Madrid, España. Ed. Médica Panamericana.1532 pp.
- Carrillo-T. C. (2009). El origen del maíz naturaleza y cultura en Mesoamérica. Ciencias, 92, 4-13.
- Carvalheiro-G. L., Seymour-L. C., Veldtman R., y Nicolson-W. S. (2010). Pollination services decline with distance from natural habotat even in biodiversity-rich áreas. *Journal of Applied Ecology*, 47, 819-820.
- Casas A. y Caballero J. (1995). Domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Revista Ciencias*, 40, 36-44.
- Casas A., Otero-A. A., Pérez-N. E. y Valiente-B. A. (2007). *In situ* management and domestication of plants in Mesoamerica. *Annals of Botany*, *100*, 1101-1115.
- Castric V. y Vekemans X. (2004). Plant selfincompatibility in natural populations, a critical assessment of recent theoretical and empirical advances. Molecular Ecology, 13, 2873–2889.
- Coro-A. M. (2009). La crisis de los polinizadores. *Biodiversitas*, 85, 1-5.
- Crane R. P., Friis M. E., y Pedersen. (1995). The origin and early diversification of angiosperms.

 Nature, 374, 27-33.

- Curtis H. y Schnek A. (2008). Biología. Madrid, España. Ed. Médica Panamericana. 1160.
- Díaz-G. F. (2010). El proceso de domesticación en las plantas. Revista Iztapalapa, 28, 66-70.
- Domínguez-C. A. (2006). El amor entre las plantas. *Biodiversitas*, 64, 10-15.
- Eguiarte-E. L., Núñez-F. J., Domínguez C. y Cordero C. (1999). Biología evolutiva de la reproducción en plantas. *Revista Ciencias*, *6*, 117-151.
- Espinosa-G. F. J. y Sarukhán J. (1997). *Manual de malezas del Valle de México*. Ciudad de México, México: Fondo de Cultura Económica.
- Espino-E. J. Baños-B. y Cuevas-G. E. (2012). Biología reproductiva y visitantes florales de dos especies de *Salvia* con síndrome de polinización por aves y abejas. *Ciencia Nicolaita*, 55, 52-60.
- Faegri K. y Van der Pijl L. (1979). *Principles of pollination ecology*. New York, NY: Pergamon Press.
- Fenster B. C., Armbruster S. W., Wilson P., Dudash-R. M. y Thomson D. J. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *35*, 375-403.
- Ferrero V. (2014). Heterostilia, ¿Qué sabemos hasta el momento? *Ecosistemas*, 23(3), 23-30.
- Flannery V. K. (1973). The origins of agriculture. *Annual Review of Anthropology*, 2, 271-310.
- Font Quer P. (1953). Diccionario de Botánica. Barcelona, España: Editorial Península.
- Friis E. M., Pedersen R. K. y Crane R. P. (2016). The emergence of core eudicots: new floral evidence from the earliest Late Cretaceous. *Proceedings of the Royal Society B*, 283, 2-9.
- García-G. M., Rios-O. A. L. y Álvarez-C. J. (2016). La polinización en los sistemas de producción agrícola: revisión sistemática de la literatura. *Idesia (Chile)*, *34*(3), 53-68.

- Garibaldi A. L., Morales L. C., Ashworth L., Chachoff P. N. y Aizen A. M. (2012). Los polinizadores en la agricultura. *Ciencia Hoy*, 21(126), 34-43.
- Garibaldi A. L., Steffan-Dewenter I., Kremen C., Morales M. J., Bommarco R., Cunningham A. S., Carvalheiro G. L., Chacoff P. N., Dudenhöffer H. J., Greenleaf S. S., Holzschuh A., Isaacs R., Krewenka K., Mandelik Y., Mayfield M. M., Morandin A. L., Potts G. S., Ricketts H. T., Szentgyörgyi H., Viana F. B., Westphal, C., Winfree R., y Klein M. A. (2011). Stability of pollination services decreases with isolation from natural áreas despite honey bee visits. *Ecology Letters*, *14*, 1062-1072.
- Goldman D. A. y Willson M. F. (1986). Sex allocation in functionally hermapbroditic plant: A review and critique. *The Botanical Review*, *52*, 157-194.
- Gómez-M. J. (2002). Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(1), 105-115.
- Grajales-C. J., Meléndez-R. V. y Cruz-L. L. (2011). Aromas florales y su interacción con los insectos. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(4), 1356-1367.
- Greulach A. V. y Adams J. E. (1970). *Las plantas: introducción a la botánica moderna*. Ciudad de México, México: Limusa Wiley.
- Hiscock S. J. and McInnis S. M. (2003) The diversity of self-incompatibility systems in flowering plants. *Plant Biology*, *5*, 23–32
- Hoehn P., Tscharntke T., Tylianakis M. J. y Dewenter S. I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B*, 275, 2283-2291.
- Holman M. R. y Robbins W. W. (1961). *Botánica general*. Ciudad de México, México: Unión Tipográfica Editorial Hispano Americana.

- Jiménez-D. K. y Cruz-G. F. (2011). Incompatibilidad sexual, un mecanismo genético que evita la autofecundación y contribuye a la diversidad vegetal. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 34(1), 1-9.
- Jiménez-S. L. C. y Matías-P. L. (2010). La sexualidad en las plantas. *Revista Digital Universitaria*, 11(8): 3-11.
- Johnson S. D. y Steiner K. E. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution*, *15*(4), 140-143.
- Kazi T. C., Bourgeois T. L. y Munoz F. (2012). Alien versus native weeds present in crops of Oranie (North West Algeria): A comparative study of their life-history traits. *Flora Mediterranea*, 22, 33-44.
- Kearns C. A. y Inouye D. W. (1993). *Technical tips for pollination biologists*. Niwot, CO: University Press of Colorado.
- Krakos K. N. y Fabricant S. A. (2014). Generalized versus specialized pollination systems in *Oenothera* (Onagraceae). *Journal of Pollination Ecology*, 14(22), 235-243.
- Labandeira C. y Sepkoski J. J. (1993) Insect diversity in the fossil record. Science, 261, 310-315.
- Landon J. A. (2008). The How of the three sisters: the origins of agriculture in Mesoamerica and the human niche. *Nebraska Anthropologist*, 40, 110-124.
- Lemus-J. L. J. y Ramírez N. (2003). Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguaná, Estado Falcón, Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, *54*, 97-114.
- León J. (2000). Botánica de los cultivos tropicales. San José, Costa Rica: Editorial Agroamérica.
- Linder H. P. (1998). Morphology and the evolution of wind pollination. In Owens, S. J, y Rudall, P. J. (Ed.). *Reproductive biology in systematics, conservation and economic botany*. (123-135). Kew, Londres: Royal Botanic Gardens.

- Lloyd D. G. (1979). Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *The American Naturalist*, 131(1), 67-79.
- Lloyd D. G. (1992). Self-and cross-fertilization in plants. *International Journal of Plant Sciences*, 153(3), 370-380.
- Madriz R. y Ramírez N. (1996). Biología reproductiva de *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae) una especie polígamo-dioica. *Revista Biología Tropical*, 44(3), 105-115.
- Maillet J. (1992). Constitution et dynamique des communautés de mauvaises herbes des vignes de France et des rizières de Camargue. (PhD thesis). Montpellier, France: Université de Montpellier.
- Mandujano M. C. (2009). ¿Por qué los polinizadores visitan las flores? *Revista UAM*, 21, 39-41.
- Mannion A. M. (1999). Domestication and the origins of agriculture: an appraisal. *Progress in Physical Geography*, 23(1), 37-56.
- Martin W., Lydiate D., Brinkmann H., Forkmann G., Saedler H., y Cerff R. (1993). Molecular phylogenies in Angiosperm evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 10(1), 140-162.
- Martin K. y Sauerborn, J. (2013). Origin and development of agriculture. *Agroecology*, 9-48.
- Mayer C., Adler L., Armbruster S. W., Amots D., Eardley C., Quan S. H., Kevan G. P., Ollerton J., Packer L., Ssymank A., Stout C. J. y Potts G. S. (2011). Pollination ecology in the 21st century: key questions for future research. *Journal of Pollination Ecology*, *3*(2), 8-23.
- Moreira-M. A. (2009). Darwin alrededor de las orquídeas. Revista Universitaria, 104, 17-23.
- Mulligan A. G. (1972). Autogamy, allogamy, and pollination in some Canadian weeds. *Canadian Journal of Botany*, 50(8), 1767-1771.
- Mulligan A. G. y Findlay N. J. (1970). Reproductive systems and colonization in Canadian weeds. *Canadian Journal of Botany, 48*, 859-860.

- Mulligan A. G. y Kevan G. P. (1973). Color, brightness, and other floral characteristics attracting insects to the blossoms of some Canadian weeds. *Canadian Journal of Botany*, *51*(10), 1939-1952.
- Murray W. N. (2006). Introducción a la Botánica. Buenos Aires, Argentina: Editorial Pearson.
- Muzik J. T. (1970). Weed biology and control. New York, NY: McGraw-Hill.
- Nava-B. C. E, Arriaga-J. C. y Chávez-M. M. C. (2000). La vegetación arvense en sistemas de producción campesinos en dos zonas del municipio de San Felipe del Progreso, México. *Revista Geografía Agrícola*, 29, 29-42.
- Nettancourt D. D. (2005). *Incompatibility and incongruity in wild and cultivated plants*. Berlin, Alemania: Springer-Verlag.
- Ollerton J. (1999). La evolución de las relaciones polinizador planta en los artrópodos. *Boletín S.E.A.*, (26), 741-758.
- Ollerton J., Winfree R. y Tarrant S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, *120*, 321-326.
- Piperno D. R., Moreno J. E., Iriarte J., Holst I., Lachniet M., Jones J. G., Ranere A. J., y Castanzo R. 2007. Late Pleistocene and Holocene environmental history of the Iguala Valley, Central Balsas Watershed of Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(29), 11874-11881.
- Pope O. K., Pohl E. D. M., Jones G. J., Lentz L. D., Nagy V. C., Vega J. F. y Quitmyer R. I. (2001).

 Origin and environmental setting of ancient agriculture in the lowlands of Mesoamerica.

 American Association for the Advancement of Science, 292(5520), 1370-1373.
- Radosevich S. and Ghersa C. (1997). Weed ecology: implications for management. New York, NY: John Wiley.

- Rapoport H. E. y Gowda H. J. (2007). Acerca del origen de las malezas. En: Zunino, M, y Melic,
 A. (Ed.). Escarabajos, diversidad y conservación biológica, (203-208). Bariloche,
 Argentina: Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Ray M. P. (1980). La planta viviente. Ciudad de México, México: Editorial Continental.
- Richardson L. L. y Irwin E. R. (2015). Pollination ecology and floral visitor spectrum of turtlehead (*Chelone glabra* L.; Plantaginaceae). *Journal of Pollination Ecology*, 17(20), 132-144.
- Rodríguez-G. M. A. y Santamaría L. (2004). Why are so many bird flowers red? *Plos Biol*, 2(10), e350.
- Rosas-G. V., Aguilar R., Rodriguez-M. S., Ashworth L., Lopezaraiza-M. M., Bastida M. J. y Quesada M. (2014). A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters*, *17*, 388-400.
- Rzedowski G. C., Rzedowski J. y colaboradores. (2005). Flora fanerogámica del Valle de México.

 Pátzcuaro, Michoacán: Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el

 Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Salazar-T. E. R., Scheinvar E. y Eguiarte-E. L. (2015). ¿Quién poliniza realmente los agaves? Diversidad de visitantes florales en 3 especies de *Agave* (Agavoideae: Asparagaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(2), 358-369.
- Sánchez-B. J. y Guevara-F. F. (2013). Plantas arvenses asociadas a cultivos de maíz de temporal en suelos salinos de la ribera del Lago de Cuitzeo, Michoacán, México. *Acta Botánica Mexicana*, 105, 107-129.
- Sans F. X. (2007). La diversidad de los agroecosistemas. *Ecosistemas*, 16(1), 44-49.
- Schemske W. D. y Horvitz C. C. (1988). Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: A path analysis. *Ecology*, 69(4), 1128-1137.

- Shivanna K. R. (2014). Reproductive assurance through autogamy in some annual weed species.

 *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences, 84(3), 681-687.
- Stebbins L. G. (1957). Self-fertilization and population variability in the higher plants. *The American Naturalist*, 91(861), 337-354.
- Stebbins G. L. (1974). Flowering plants: evolution above the species level. Massachusetts, USA.

 Harvard University Press, Cambridge.
- Stuessy F. T. (1990). *Plant taxonomy*. New York, NY: Columbia University Press.
- Swarbrick T. J. y Mercado B. L. (1987). Weed science and weed control in Southeast Asia. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Sutherland S. (2004). What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*, 141, 24-39.
- Tobar-L. D., Rangel-Ch J. O. y Andrade-C. M. G. (2001). Las cargas polínicas en las mariposas (Lepidoptera: Rophalocera) de la parte alta de la cuenca del río Roble-Quindío-Colombia. *Caldasia*, 23(2), 549-557.
- Vargas-R. G. (2011). *Botánica general: desde los musgos hasta los árboles*. San José, Costa Rica: Editorial Universidad Estatal a Distancia.
- Vibrans H. (1998). Native maize field weed communities in south-central México. *Weed Research*, 38, 153-166.
- Vibrans H. (1999). Epianthropochory in Mexican weed communities. *American Journal of Botany*, 86, 476-481.
- Vibrans H. (2002). Origins of weeds: Benefits of clean seed. In: Pimentel, D. (Ed.), *Encyclopedia of Pest Management*. New York, NY: Dekker. 558-561.

- Vibrans H. (2016). Ethnobotany of Mexican weeds. En: Lira, R., Casas, A, y Blancas, J. (Ed.). *Ethnobotany of Mexico*. New York, NY: Springer. 287-317.
- Vieyra-O. L. y Vibrans H. (2001). Weeds as crops: the value of maize field weeds in the Valley of Toluca, México. *Economic Botany*, 55(3), 426-443.
- Villaseñor J. L. y Ortiz E. (2014). Biodiversidad de las plantas con flores (Dvisión Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 134-142.
- Waser M. N., Chittka L., Price V. M., Williams M. N. y Ollerton J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77, 1043-1060.
- Whitton J., Sears J. C., Back J. E. y Otto P. S. (2008). The dynamic nature of apomixis in the angiosperms. *International Journal of Plant Sciences*, 169, 169-182.
- Wilmer P. (2011). Pollination and floral ecology. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Whitehead D. R. (1969) Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution*, 23, 28–35
- Zamora-Carrillo M., Amat-García G. D. y Fernández-Alonso J. L. (2011). Estudio de las visitas de las moscas de las flores (Diptera: Syrphidae) en *Salvia bogotensis* (Lamiaceae) en el jardín botánico Jose Celestino Mutis (Bogotá, D.C.-Colombia). *Caldasia*, *33*(2), 433-450.
- Zizumbo-V. D. y Colunga-GarcíaMarín. P. (2008). El origen de la agricultura, la domesticación de plantas y el establecimiento de corredores biológico-culturales en Mesoamérica. Revista de Geografía Agrícola, 41, 85-113.
- Zizumbo-V. D. y Colunga-GarcíaMarín P. (2010). Origin of agriculture and plant domestication in West Mesoamerica. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 57(6), 813-825.

CAPÍTULO III. DETERMINACIÓN DEL SISTEMA DE REPRODUCCIÓN Y DE LOS VISITANTES FLORALES DE ESPECIES ARVENSES DEL MAÍZ EN EL MUNICIPIO DE TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

3.1 INTRODUCCIÓN

La reproducción es fundamental para la continuidad de las especies. Es el proceso mediante el cual se generan nuevos individuos iguales o semejantes a sus progenitores con el fin de perpetuar la especie (Font Quer, 1985; Greulach y Adams, 1990). Algunas plantas evolucionaron para reproducirse de manera sexual y otras a través de multiplicación asexual (p.ej. clones) (Ray, 1980; Eguiarte *et al.*, 1999; Whitton *et al.*, 2008).

En las plantas el proceso que inicia la reproducción sexual es la polinización (Gómez, 2002; Domínguez, 2006; Coro, 2009; Mandujano, 2009). La polinización es la transferencia de los granos de polen desde las anteras a los estigmas de la misma flor o de otra flor, ya sea del mismo individuo u de otra de la misma especie (Holman y Robbins, 1961; Kearns e Inouye, 1993; García et al., 2016). En la mayoría de las plantas con flores la polinización es cruzada, o sea, entre individuos (Faegri y Van der Pijl, 1971; Murray, 2006; Jiménez y Matías 2010). Para esto se requiere de vectores, que pueden ser animales, pero, algunas otras especies utilizan el viento o el agua como mecanismo de dispersión de sus gametos (Stuessy, 1990; Domínguez, 2006; Mandujano, 2009; Vargas, 2011; Grajales et al., 2011). La polinización cruzada asegura la recombinación genética, lo que le confiere a la próxima generación variabilidad genética para adaptarse a ambientes o enemigos nuevos (Greulach y Adams, 1990; Avendaño, 2016). Sin embargo, a veces hay una escasez de polinizadores y resulta ventajoso para las plantas autopolinizarse y así asegurar la reproducción (Lloyd, 1979; 1992; Eguiarte et al., 1999; Murray, 2006)

Todas estas estrategias han sido estudiadas en un gran número de angiospermas. No obstante, las plantas conocidas como arvenses han sido objeto de estudio desde hace mucho tiempo por los daños que causan a los cultivos, así como su impacto en el ambiente, biodiversidad y formación del banco de semillas (Espinosa y Sarukhán, 1997; Vibrans, 1998; Vieyra y Vibrans, 2001; Acosta y Agüero, 2001; Blanco y Leyva; 2007; Vargas y Blanco, 2012; Zepeda *et al.*, 2015; Vibrans, 2016). Sin embargo, los estudios sobre su biología reproductiva y polinización son muy escasos y la mayoría se hicieron en regiones templadas con agricultura intensiva.

Estudios en Eurasia y Estados Unidos de América indican que la gran mayoría de sus especies arvenses de ciclo anual se autopolinizan (Mulligan y Findlay, 1970; Mulligan, 1972; Sutherland, 2004; Shivanna, 2015). Reciben polinizadores, pero generalmente no los requieren y no dependen de polinizadores especializados.

En México se cuenta con una flora arvense muy diversa, la cual en su mayoría es nativa, por lo menos en el cultivo de maíz (Vibrans, 1998), y además, muchas especies tienen flores coloridas atractivas para los animales. Se ha mostrado que difiere en algunos aspectos, como las adaptaciones a la dispersión (Vibrans, 1999). Este trabajo pretende estudiar otra fase de la biología reproductiva, que es la polinización y el sistema reproductivo. Solo existen antecedentes para especies aisladas (ver, por ejemplo, el Cuadro 3 de la discusión); no se han estudiado comunidades y la relación de diferentes aspectos, como el tamaño de la estructura atractiva o de la planta, y su sistema reproductivo y el número de visitantes florales. Esperamos que las especies mexicanas sean autógamas facultativas, como las floras arvenses de otras partes del mundo, pero con una fauna visitante diversa.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Áreas de estudio

La investigación se llevó a cabo en dos sitios del municipio de Texcoco, Estado de México. El primer sitio está ubicado dentro del campo experimental del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, en la zona sur del municipio de Texcoco, en el cual se ubicó una parcela de 2500 m⁻ de cultivo de maíz (19°46'84'' N y 98°90 51'' O) El clima es templado con lluvias en verano e inviernos secos (Cwb) (García, 1964), con una temperatura media anual de 14.6°C, una precipitación de 500 mm y se encuentra a 2215 m s.n.m. El tipo de suelo es vertisol, con un pH de 7.6 y con textura franco arenosa (Krasilnikow *et al.*, 2013).

El segundo sitio está ubicado en la comunidad de San Dieguito Xochimanca, en la zona de la montaña cerca del municipio de Texcoco, en el cual se ubicó una parcela de 2500 m⁻¹ de cultivo de maíz (19°4945" N y 98°82'09" O). El clima es templado semiseco (Cwa) (García, 1964), con una temperatura media anual de 15.9°C por estar en un sitio relativamente protegido, una precipitación media anual de 609 mm y se encuentra a 2407 m s.n.m. El tipo de suelo andosol, con un pH de 7.9 y con textura migajón arenosa (Krasilnikow *et al.*, 2013).

3.2.2 Manejo del cultivo de maíz

En la parcela ubicada en el campo experimental del Colegio de Postgraduados se sembró maíz criollo Chalqueño blanco el día 28 de abril de 2016. La siembra fue manual, 2 semillas por golpe, la distancia entre plantas fue de 40 cm y la de surcos de 80 cm. Se fertilizó con urea y súper fosfato de calcio triple al momento de la siembra con la dosis 80-60-00 y 40 días después de la siembra con la dosis 80-00-00. La siembra fue de temporal. Las malezas se controlaron manualmente a los 25 y 40 días después de la siembra; este último correspondió al aporque.

Posteriormente no se hicieron labores hasta la cosecha en el mes de octubre (Figura 1). No se tienen datos sobre el rendimiento.

En San Dieguito, Texcoco, se sembró maíz criollo de la región el día 21 de abril de 2016. La siembra fue manual, 3 semillas por golpe, la distancia entre plantas fue de 45 cm y la de surcos de 80cm. En el surco, entre las plantas de maíz se sembró haba. Se fertilizó con urea y triple 17. La siembra fue de temporal y las arvenses se controlaron a los 40 días después de la siembra con el aporque. Se cosechó en el mes de noviembre. El rendimiento fue 750 kg en una superficie de 2500 m⁻¹ (Figura 1).



Figura 1. Imágenes de los sitios de estudio: Sitio 1 (a y b): dentro de los campos experimentales del Colegio de Postgraduados, con *Acalypha mexicana y Tinantia erecta* visibles (b); Sitio 2 (c y d): en el campo de un agricultor en San Dieguito Xochimanca, se puede apreciar *Tithonia tubiformis* que es la inflorescencia grande de tipo girasol, las flores pequeñas de color amarillo pertenecen a *Simsia amplexicaulis* y las blancas a *Bidens odorata*. La flor de color rosa que se observa en la figura c, es *Cosmos bipinnatus*, la cual no formo parte del estudio. Ambos sitios se encuentran en el municipio de Texcoco, Estado de México.

3.2.3 Selección de las especies arvenses a estudiar

Para el estudio de polinización se seleccionaron las cinco especies más importantes de cada sitio. Para hacer esta selección, en el mes de julio de 2016, en las parcelas de estudio se estableció un área experimental de 10 x 10 m, ubicada de manera preferencial, es decir, donde hubiera una mayor presencia de plantas arvenses, alejada 3 metros del borde. Posteriormente se trazó una diagonal en esta área y sobre esta se colocaron tres cuadrados de 1x1 m. En cada uno de los cuadrados se contaron los individuos de las arvenses por especie presente y se midió su diámetro y altura. En el resto del área experimental, se registraron las arvenses por especie y se estimaron sus porcentajes de cobertura del suelo con base en la escala de Braun-Blanquet. Se colectaron de 1 a 2 ejemplares de herbario de cada especie y se depositaron en el Herbario del Colegio de Postgraduados (CHAPA).

Los criterios para seleccionar una especie fueron los siguientes: las especies que estuvieran presentes en los tres cuadrados de 1 x 1 m y a la vez tuvieran mayor cobertura en el área de 10 x 10 m (ver Anexo 1 y 2). Así se obtuvieron las especies que fueran comunes, pero con una distribución más o menos homogénea. Las especies estudiadas del sitio 1 fueron: *Tinantia erecta* (Jacq.) Schltdl., *Salvia tiliifolia* Vahl, *Galinsoga parviflora* Cav., *Galinsoga quadriradiata* Ruiz & Pav. y *Acalypha mexicana* Müller-Arg. y del sitio 2: *Simsia amplexicaulis* (Cav.) Pers., *Tithonia tubiformis* (Jacq.) Cass., *Bidens odorata* Cav., *Lopezia racemosa* Cav. y *Dyssodia papposa* (Vent.) Hitchc. Todas son conocidas como especies arvenses comunes en los cultivos de los Valles Altos de México (Vibrans, 1999).

3.2.4 Determinación del sistema de reproducción de las especies arvenses

El estudio incluyó dos tratamientos para determinar el sistema de reproducción: autopolinización y polinización abierta. Debido al tamaño pequeño de las flores se trabajó con

inflorescencias. Dependiendo de la especie, para el tratamiento de autopolinización se embolsaron las inflorescencias previo a la apertura de sus flores (*Tinantia erecta*, *Salvia tiliifolia*, *Galinsoga parviflora*, *Galinsoga quadriradiata*, *Tithonia tubiformis*, *Simsia amplexicaulis*, *Bidens odorata*, *Lopezia racemosa*, *Dyssodia papposa*) o las partes terminales de las ramas (*Acalypha mexicana*).

El tamaño de muestra fueron 12 inflorescencias por tratamiento, provenientes de diferentes plantas. Para seleccionar los individuos, se dividió el área grande en 4 secciones, y se consideraron 3 individuos por sección. En el tratamiento de polinización abierta se etiquetaron inflorescencias comparables a las que se usaron para embolsar y no se manipularon hasta la formación de frutos y semillas.

Las inflorescencias maduras se cortaron individualmente en estado de madurez (casi secos), y se guardaron en bolsas de papel; se secaron a temperatura ambiente durante aproximadamente un mes. La fecha de corte fue de acuerdo con el proceso de maduración de cada especie e individuo.

3.2.4.1 Variables respuesta

A continuación, se enumeran las variables respuesta del experimento, y cómo se midieron.

Número total de semillas: Se contaron las semillas producidas por las inflorescencias en estudio.

Número de semillas vanas: Se colocaron todas las semillas en un vaso de precipitados de 150 ml, se les adicionó agua, se agitó y se dejaron por un tiempo de 15 minutos. Transcurrido este tiempo se contaron las semillas vanas o vacías que flotaron. Las semillas que permanecieron en el fondo se consideraron semillas llenas o normales. No se empleó la tinción con cloruro de tetrazolio del embrión por las semillas muy pequeñas; su manejo hubiera sido difícil.

Número de semillas llenas: Al número total de semillas se le restó el número de semillas vanas.

3.2.4.2 Análisis estadístico

Para los datos del número de semillas totales, vanas y llenas por inflorescencia, tanto de la autopolinización como polinización cruzada, se usó la prueba de Shapiro-Wilk para determinar la distribución normal y la de Bartlett para evaluar la homogeneidad de varianzas. Para los datos que no tuvieron una distribución normal (Sitio 1: semillas llenas de *Galinsoga parviflora* y *Acalypha mexicana*; semillas vanas de las cinco especies; Sitio 2: semillas totales de *Simsia amplexicaulis*, *Bidens odorata* y *Lopezia racemosa*; semillas normales de *Tithonia tubiformis*, *Simsia amplexicaulis*, *Bidens odorata* y *Bidens odorata*; semillas vanas de *Tithonia tubiformis*, *Simsia amplexicaulis*, *Bidens odorata* y *Dyssodia papposa*) se transformaron mediante raíz cuadrada o logarítmica (Draper y Smith, 1998). Una vez que se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) (p≤ 0.05). y pruebas de Tukey (Tukey, 1949). Los análisis se hicieron con el paquete estadístico R versión 3.3.2.

3.2.5 Caracterización de los visitantes florales a las arvenses

Se llevaron a cabo observaciones visuales de los visitantes florales *in situ* en 12 individuos por especie de estudio. Para seleccionar a los individuos de cada sitio, el área experimental (10 x 10 m) se dividió en cuatro cuadrados del mismo tamaño y se seleccionaron de cada cuadrado tres individuos de tamaño homogéneo por especie y se etiquetaron.

Para este estudio, se contabilizaron como visitantes florales a los animales que tocaran la corola de la flor. Las observaciones de los visitantes se llevaron a cabo durante los meses de septiembre y octubre, la principal temporada de floración de las arvenses en la región.

Se observaron los visitantes florales durante ocho ocasiones repartidas a lo largo de la máxima floración (mayor cantidad de flores abiertas) de las especies de estudio y éstas se hicieron a una distancia de al menos dos metros de donde estaba la planta en observación. Cada especie de

planta arvense fue observada en tres ocasiones. Por día se observaron dos plantas elegidas al azar (con lotería). El registro de los visitantes se efectuó de las 8:00 a las 16:00 horas. Las observaciones se hicieron durante 10 min con periodos de descanso de 10 min entre observaciones. Así se tuvieron aproximadamente 36 periodos de observación por especie. Se registraron los siguientes datos: hora del día, altura de la planta, número de flores o inflorescencias abiertas y los insectos visitantes. Cabe mencionar que el número de flores, inflorescencias y edad de las flores observadas podían variar debido a que no se hizo un control para homogenizar estas variables.

Representantes de los morfoespecies observados fueron capturados con una red entomológica, se sacrificaron y conservaron en un frasco de vidrio con etanol al 70%. Posteriormente se identificaron a nivel orden con la ayuda de guías de identificación de insectos y con la ayuda de especialistas (Ing. Parasitólogo Gabriel Alatorre).

3.2.6 Evaluación de la relación entre la altura de las plantas arvenses estudiadas y el número de visitantes florales

A los 12 individuos por especie que se usaron para observar a los visitantes florales se les midió la altura, desde el nivel del suelo hasta la parte más alta de la planta. Posteriormente, las plantas se clasificaron en tres categorías: altas (generalmente más de 80 cm de alto), porte mediano (usualmente de 50-70 cm) y porte bajo (generalmente menos de 40 cm de alto).

3.2.6.1 Análisis estadístico

El análisis de datos se hizo mediante un análisis de varianza (ANOVA). Se verificaron los supuestos de normalidad con la prueba de Shapiro-Wilk y homogeneidad de varianzas con la prueba de Bartlett (Snedecor y Cochran, 1989). Se hicieron comparación de medias mediante la prueba de Tukey. Para evaluar la relación entre el número de visitantes florales con respecto a la

altura de las plantas se utilizó una regresión lineal simple. Las pruebas se hicieron con el paquete estadístico R versión 3.3.2.

3.3 RESULTADOS

Se encontraron 26 especies de plantas arvenses pertenecientes a 24 géneros y 11 familias. Quince especies se encontraron en la milpa del sitio 1 (Montecillo-CP) y 12 en el sitio 2 (San Dieguito); solo una especie coincidió. Las familias con mayor número de especies fueron: Asteraceae (11 spp.), Poaceae (4 spp.) y Brassicaceae (3 spp.). El 63% fueron nativas y el 37% exóticas. Cabe mencionar que en el sitio 1 la mitad de todas las especies eran introducidas, mientras que para el sitio 2 la mayoría eran nativas (75%).

Las familias con un mayor porcentaje de cobertura fueron Asteraceae y Euphorbiaceae (60%), seguidas de la familia Onagraceae (20%) y Commelinaceae (7.5%). Las especies arvenses con un mayor número de individuos fueron *Acalypha mexicana*, *Lopezia racemosa*, *Galinsoga parviflora*, *Simsia amplexicaulis* y *Galinsoga quadriradiata* (Cuadro 1).

Cuadro 1. Cobertura, número de individuos (densidad por m²) y frecuencia de arvenses en el cultivo de maíz de Montecillo, Colegio de Postgraduados, y San Dieguito, Texcoco, Estado de México. Las especies marcadas fueron las seleccionadas para este estudio, según los criterios mencionados en el texto.

	-			% de cob.		
Sitios	Especies	Origen	Familia	$(10x10m^{-1})$	Densidad/ m ⁻¹	Frec.
CP-Montecillo	Acalypha mexicana Müller-Arg.	Nativa	Euphorbiaceae	60	59.66	3
	Galinsoga parviflora Cav.	Nativa	Asteraceae	15	12	3
	Tinantia erecta (Jacq.) Schltdl.	Nativa	Commelinaceae	15	4.3	3
	Galinsoga quadriradiata Ruiz & Pav.	Nativa	Asteraceae	10	4.66	3
	Salvia tiliifolia Vahl	Nativa	Lamiaceae	10	3.33	3
	Chenopodium berlandieri Moq.	Nativa	Amaranthaceae	m	2	2
	Sicyos deppei G. Don	Nativa	Cucurbitaceae	m	0.66	1
	Oxalis latifolia Kunth	Nativa	Oxalidaceae	+	1.33	1
	Setaria adhaerens (Forssk.) Chiov.	Introducida	Poaceae	+	0.33	1
	Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.	Introducida	Brassicaceae	r	0.66	1
	Lamium amplexicaule L.	Introducida	Lamiaceae	r	0.33	1
	Sonchus oleraceus L.	Introducida	Asteraceae	r	1.33	2
	Malva parviflora L.	Introducida	Malvaceae	r	0	0
	Sisymbrium irio L.	Introducida	Brassicaceae	r	0	0
	Sonchus asper (L.) Hill	Introducida	Asteraceae	r	0	0
San Dieguito	Lopezia racemosa Cav.	Nativa	Onagraceae	40	21	3
	Simsia amplexicaulis (Cav.) Pers.	Nativa	Asteraceae	15	8.33	3
	Bidens odorata Cav.	Nativa	Asteraceae	10	3.67	3
	Dyssodia papposa (Vent.) Hitchc.	Nativa	Asteraceae	10	4.33	3
	Tithonia tubiformis (Jacq.) Cass.	Nativa	Asteraceae	8	2	3
	Eragrostis mexicana (Hornem.) Link	Nativa	Poaceae	+	2	2
	Cosmos bipinnatus Cav.	Nativa	Asteraceae	+	0	0
	Lepidium virginicum L.	Nativa	Brassicaceae	+	1.67	1
	Amaranthus hybridus L.	Nativa	Amaranthaceae	r	0.33	1
	Pennisetum villosum R. Br. ex Fresen.	Introducida	Poaceae	r	0.33	1
	Setaria adhaerens (Forssk.) Chiov.	Introducida	Poaceae	r	0.33	1
	Sonchus oleraceus L.	Introducida	Asteraceae	r	0	0

Donde: r= raro; m= numerosos, pero menos de 5 % de cobertura total; + = dos a tres individuos presentes, menos de 5 % de cobertura; % de cob= Porcentaje de cobertura estimada en 100 m² de plantas arvenses; Densidad/m²= el número promedio de plantas arvenses encontradas en 3 cuadros de 1 x 1 m (número de individuos por m²); Frec=el número total de veces que se encontraron las especies arvenses en los tres cuadrantes de 1x1m.

3.3.1 Determinación del sistema de reproducción de las especies arvenses de estudio

3.3.1.1 Semillas totales

En la figura 2 se muestra que en el sitio 1 (CP-Montecillo) en las cinco especies de estudio, no hubo diferencias significativas entre tratamientos en la producción de semillas (*P*>0.05). Para el sitio 2 (San Dieguito) sí hubo diferencias significativas en las cinco especies estudiadas (*P*<0.05). La alogamia como sistema predominante se presentó en 4 especies y fueron *Tithonia tubiformis*, *Simsia amplexicaulis*, *Bidens odorata* y *Lopezia racemosa*. Estas especies no formaron semillas en el tratamiento de autopolinización a excepcion de *Lopezia racemosa*. La especie *Dyssodia papposa* se autopoliniza.

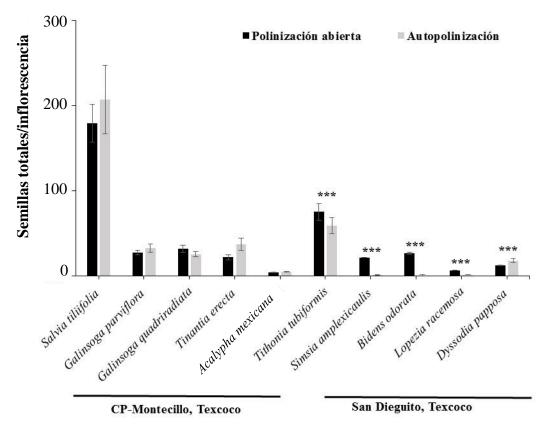


Figura 2. Semillas totales (promedio± E.E) producidas por inflorescencias embolsadas y polinización abierta por arvenses asociadas al cultivo de maíz en el Colegio de Postgraduados, Montecillo y en San Dieguito, Texcoco. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (α=0.05).

3.3.1.2 Semillas llenas

En cuatro especies no hubo diferencias significativas (*P*>0.05) en el número de semillas llenas por autopolinización y polinización cruzada en el sitio 1 (CP-Montecillo). La excepción fue *Acalypha mexicana* que produjo semillas llenas por autopolinización (*P*<0.05) (Figura 3). En contraste, todas las especies de arvenses del sitio 2 (San Dieguito), presentaron diferencias significativas entre tratamientos (*P*<0.05). La mayor producción de semillas llenas por alogamia se presentó en las especies *Tithonia tubiformis*, *Simsia amplexicaulis*, *Bidens odorata* y *Lopezia racemosa*. La especie *Dyssodia papposa* obtuvo un mayor número de semillas llenas por autopolinización (*P*<0.001).

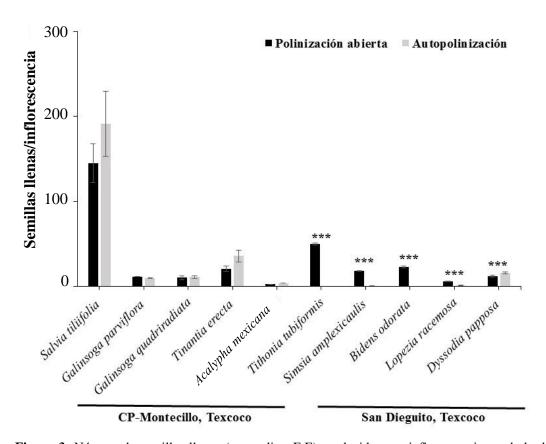


Figura 3. Número de semillas llenas (promedio \pm E.E) producidas por inflorescencias embolsadas y polinización abierta por arvenses asociadas al cultivo de maíz en el Colegio de Postgraduados y en San Dieguito. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (α =0.05).

3.3.1.3 Semillas vanas

Para el número de semillas vanas no hubo diferencias significativas entre tratamientos (*P*>0.05) en todas las especies en el sitio 1 (CP-Montecillo). Para el sitio 2 (San Dieguito), sólo hubo diferencias significativas (*P*<0.001) en tres especies: *Tithonia tubiformis* en autopolinización, *Simsia amplexicaulis* y *Bidens odorata* en polinización cruzada. En las especies *Lopezia racemosa* y *Dyssodia papposa* no hubo diferencias significativas entre tratamientos (*P*>0.05) (Figura 4).

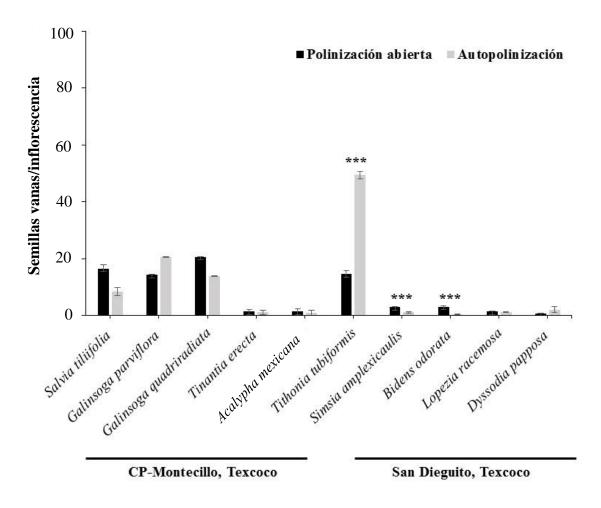


Figura 4. Número de semillas vanas (promedio \pm E.E) producidas por inflorescencias embolsadas y bajo polinización abierta por las arvenses asociadas en el Colegio de Postgraduados y en San Dieguito. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los tratamientos (α =0.05).

3.3.1.4 Porcentaje de semillas llenas y vanas producidas por polinización abierta

En la figura 5 se observa la relación proporcional entre el número de semillas llenas y vanas productos de la polinización abierta. Para el sitio 1 (CP-Montecillo), las especies *Salvia tiliifolia*, *Tinantia erecta* y *Acalypha mexicana* produjeron arriba del 50% de semillas llenas. En el caso del sitio 2 (San Dieguito), las cinco especies generaron semillas llenas por arriba del 60%.

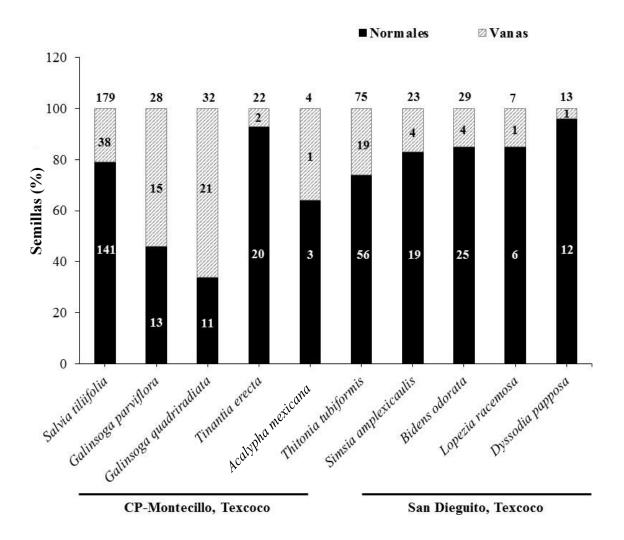


Figura 5. Proporción de semillas llenas y vanas producidas por las inflorescencias expuestas a la polinización abierta por las especies arvenses asociadas al cultivo de maíz en el Colegio de Postgraduados y en San Dieguito. El número de encima de las barras indica el número total de semillas analizadas para cada especie.

3.3.1.5 Porcentaje de semillas llenas y vanas producidas por autopolinización

Las cinco especies arvenses del sitio 1 (CP-Montecillo) produjeron semillas por autopolinización. Sin embargo, tres especies del sitio 2 (San Dieguito) no formaron semillas llenas ya que el 99% eran semillas vanas. La especie *Dyssodia papposa* fue la única que formo semillas llenas y solo el 6% fueron semillas vanas (Figura 6).

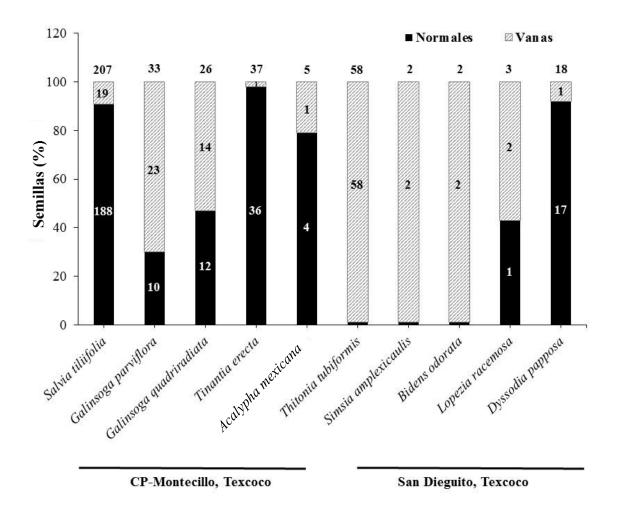


Figura 6. Proporción de semillas llenas y vanas producidas por las inflorescencias embolsadas por las especies arvenses asociadas al cultivo de maíz en el Colegio de Postgraduados y en San Dieguito. El número de encima de las barras indica el número total de semillas analizadas para cada especie.

3.3.2 Caracterización de los visitantes florales a las arvenses

3.3.2.1. Número de visitas de animales a las especies estudiadas

La figura 7 muestra el número de visitantes florales por especie estudiada para el sitio 1, observados durante intervalos en tres días. La llegada de los visitantes florales inicio después de las 9:00 horas. En este sitio, el número de visitas fue variable para las cinco especies estudiadas. Salvia tiliifolia tuvo la mayor cantidad de visitas (33 visitas, 12:00-13:00 horas). En Tinantia erecta decrecieron las visitas después de mediodía debido a que esta especie cierra sus flores después de las 13 h. Galinsoga parviflora y Galinsoga quadriradiata tuvieron pocas visitas a lo largo del tiempo. La especie Acalypha mexicana no recibió visitas durante el periodo de observación.

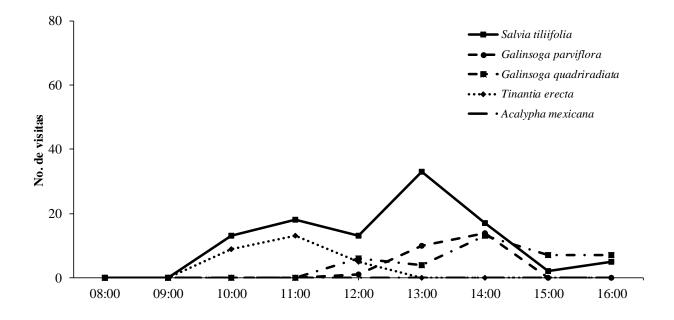


Figura 7. El número total de visitantes florales observados por planta en las especies arvenses durante tres días en el Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco.

En comparación, el sitio 2 presentó una mayor cantidad de visitas, y con un patrón similar entre las especies (con la excepción de *Dyssodia papposa*). La llegada de los visitantes florales de igual manera se dio después de las 9:00 horas. La especie que recibió un mayor número de visitas

fue *Simsia amplexicaulis* (67 visitas, 11:00-12:00 horas), seguida de *Tithonia tubiformis*, *Lopezia racemosa* y *Bidens odorata*. Se observó un pico de actividad (> 40 visitas) de 12:00 a 13:00 horas, y después de las 14:00 horas decreció número de visitas a las inflorescencias. En la especie *Dyssodia papposa* no se observó ningún visitante floral (Figura 8).

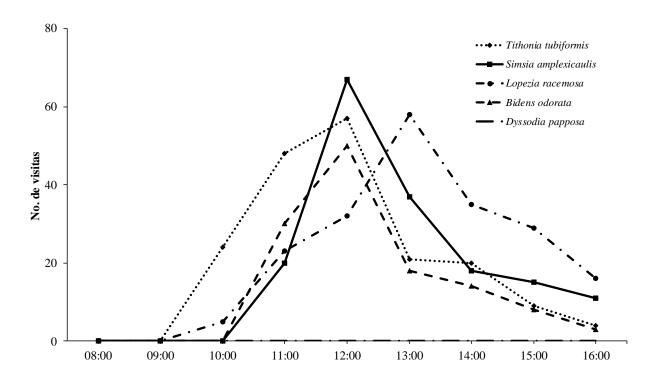


Figura 8. Número de visitantes florales observados por planta en las especies arvenses durante tres días en San Dieguito, Texcoco.

En la figura 9 se muestra la relación entre el número de inflorescencias por planta respecto al número de visitantes florales observados durante el periodo de observación. No hubo relación entre estas dos variables (r²=0.002, P=0.05). Por lo menos en las especies estudiadas, el número de inflorescencias no influyó sobre el número de visitas.

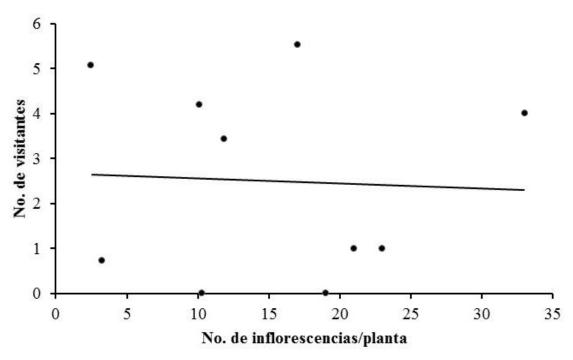


Figura 9. Número de visitantes flores con respecto al número de inflorescencias abiertas de las arvenses durante tres días de observación en el Colegio de Postgraduados, Montecillo y en San Dieguito, Texcoco.

3.3.2.2. Diversidad de visitantes florales

Se observaron 23 morfoespecies de insectos y animales pertenecientes a 5 órdenes taxonómicos como visitantes a las especies estudiadas. De éstas, 5 morfoespecies se encontraron en el sitio 1 (CP-Montecillo; una morfoespecie coincidía) y 19 en el sitio 2 (San Dieguito). En el sitio 1, se observó 1 lepidóptero, 2 himenópteros y 2 dípteros. En contraste, para el sitio 2 se observaron 9 lepidópteros, 4 himenópteros, 4 dípteros, 1 ortóptero y 1 apodiforme (ave). La mayoría de las especies tenían una comunidad de visitantes propios.

En el sitio 1 se observaron un menor número de especies visitantes. La especie Salvia tiliifolia fue visitada por morfoespecies pertenecientes a tres órdenes taxonómicos y Tinantia erecta, Galinsoga parviflora y Galinsoga quadriradiata por dos órdenes. Los himenópteros tuvieron una mayor actividad en Salvia tiliifolia, Tinantia erecta y Galinsoga parviflora; los dípteros visitaron con mayor frecuencia Galinsoga quadriradiata y los lepidópteros solo visitaron Salvia tiliifolia (Figura 10).

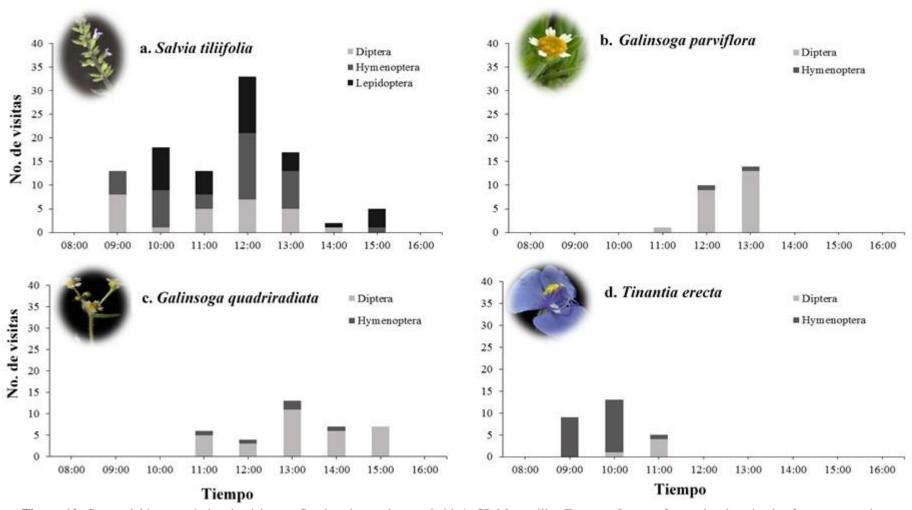


Figura 10. Composición taxonómica de visitantes florales observados en el sitio1, CP-Montecillo, Texcoco. Las morfoespecies de animales fueron agrupadas en órdenes taxonómicos durante los períodos de observación para *Salvia tiliifolia* (a), *Galinsoga parviflora* (b), *Galinsoga quadriradiata* (c) y *Tinantia erecta* (d).

La mayor riqueza de visitantes florales se encontró en el sitio 2 (San Dieguito). *Tithonia tubiformis* y *Simsia amplexicaulis* fueron visitadas por cuatro órdenes taxonómicos de animales y *Bidens odorata* y *Lopezia racemosa* por tres órdenes (Figura 11). Los morfoespecies pertenecientes al orden Hymenoptera fueron las que tuvieron mayor actividad en *Tithonia tubiformis*, *Simsia amplexicaulis* y *Lopezia racemosa*; los dípteros visitaron con mayor frecuencia a *Bidens odorata*. El orden Apodiformes (colibríes) solo se observó en *Tithonia tubiformis* y el orden Orthoptera (chapulines) en *Simsia amplexicaulis*.

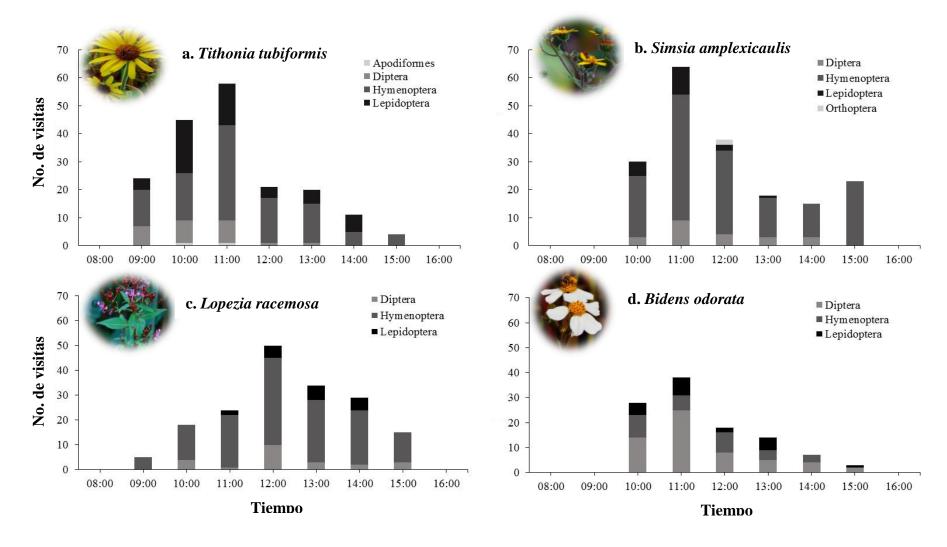


Figura 11. Composición taxonómica de visitantes florales observados en el sitio 2, San Dieguito, Texcoco. Las morfoespecies de animales fueron agrupadas en órdenes taxonómicos durante los tres días de observación para *Tithonia tubiformis* (a), *Simsia amplexicaulis* (b), *Lopezia racemosa* (c) y *Bidens odorata* (d).

3.3.3 Evaluación de la relación entre la altura de las plantas arvenses y sus visitantes florales

En el cuadro 2 se observan las tres categorías de altura, las arvenses y el número de visitantes florales. Se encontraron cuatro especies de porte alto, cuatro de porte mediano y dos de porte bajo.

Cuadro 2. Categorías de altura de las arvenses y el número de visitantes florales.

Clasificación	Altura (cm)	No. de visitas
Plantas altas (generalmente más de 80 cm de alto)		
Tithonia tubiformis (Jacq.) Cass	206.37	183
Simsia amplexicaulis (Cav.) Pers.	167.06	188
Bidens odorata Cav.	120.94	108
Salvia tiliifolia Vahl	93.55	101
Plantas de porte mediano (usualmente de 50-70 cm)		
Lopezia racemosa Cav.	70.17	191
Galinsoga parviflora Cav.	68.33	25
Galinsoga quadriradiata Ruiz & Pav.	67.86	37
Tinantia erecta (Jacq.) Schltdl.	67.57	27
Plantas de porte bajo (generalmente menos de 40 cm de al	lto)	
Acalypha mexicana Müller-Arg.	36.90	0
Dyssodia papposa (Vent.) Hitchc.	36.56	0

Se presentaron diferencias significativas entre la altura de las plantas arvenses y el número de visitas hechas a las inflorescencias (P<0.001). Las arvenses que obtuvieron una mayor cantidad de visitas fueron las plantas altas, después las de porte mediano y por último las de porte bajo. Cabe mencionar que flores de *Lopezia racemosa* tuvieron un gran número de visitas al igual que *Tithonia tubiformis* y *Simsia amplexicaulis*. Inflorescencias de *Acalypha mexicana* y *Dyssodia papposa* no recibieron ningún tipo de visita (Figura 12).

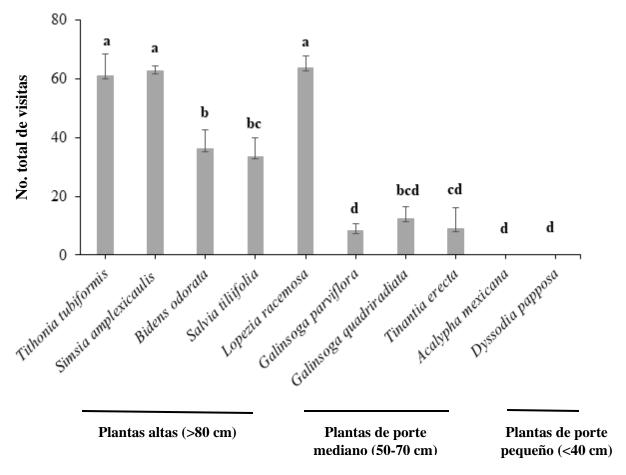


Figura 12. Número de visitas por insectos a las plantas arvenses de diferentes alturas (media \pm E.E).

Se muestra una relación entre la altura y el número de visitantes; existe una relación lineal entre las dos variables (r²=0.60, P=0.05). Es decir, a mayor altura de las plantas mayor número de visitas y viceversa (figura 13).

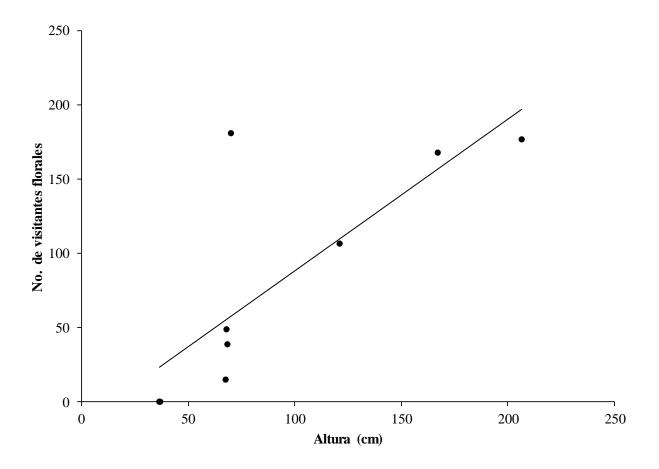


Figura 13. Relación entre el número de visitantes florales con respecto a la altura de las arvenses

Las arvenses de menor altura produjeron una gran cantidad de semillas llenas en el tratamiento de autopolinización en comparación con las de mayor altura (r²=0.22, P=0.05) (Figura 14).

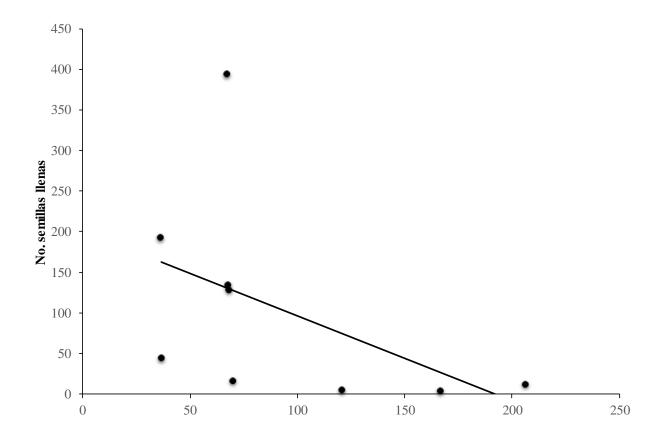


Figura 14. Relación entre el número de semillas llenas por autopolinización y la altura de las plantas arvenses estudiadas.

3.4 DISCUSIÓN

3.4.1 El sistema de reproducción de las especies arvenses de estudio

El cuadro 3 muestra los resultados de diferentes autores sobre los tipos de reproducción de las especies de arvenses estudiadas y los comparamos con nuestros resultados. Como se observa en el cuadro 3, la autogamia facultativa es el sistema reproductivo principal en las especies estudiadas. La autogamia obligada no es tan común en términos de número de especies, por lo menos en las especies mesoamericanas, como lo mencionan Mulligan y Findlay (1970), Baker (1974), Espinosa y Sarukhán (1997) y Shivanna (2014 y 2015) para otras regiones del mundo. Llama la atención que las especies más altas y dominantes dependen de los insectos para poder

transportar el polen. Igualmente, la comparación entre los dos sitios sugiere que en la agricultura más intensiva hay una exclusión de las especies que requieren de polinizadores.

El sistema reproductivo de *Simsia amplexicaulis*, *Bidens odorata*, *Salvia tiliifolia*, *Galinsoga parviflora* y *Galinsoga quadriradiata* confirman las observaciones que se han registrado en trabajos previos. Sin embargo, todavía sería deseable estudiar diferentes poblaciones de los sistemas agrícolas altamente dinámicas de Mesoamérica, para poder determinar con certeza los sistemas reproductivos. En todas estas especies se observa variación morfológica, a menudo segregado geográficamente.

Por otro lado, reportamos nuevos datos para *Acalypha mexicana* y *Dyssodia papposa* como especies autógamas obligadas. Cabe mencionar que *Lopezia racemosa* requería de insectos para producir semillas aun siendo una especie auto-compatible, fue visitada en su mayoría por himenópteros (abejas y avispas), aunque se supone que los polinizadores efectivos son dípteros (Eyde y Morgan, 1973). La especie *Tinantia erecta* es autógama facultativa, lo cual podría deberse a que sus flores sólo están disponibles para los polinizadores por la mañana y con esto promover la polinización cruzada, y por la tarde al cerrar sus pétalos y al ser una flor hermafrodita se puede autopolinizar.

Cuadro 3. Sistemas reproductivos reportados en la literatura comparado con los resultados obtenidos en nuestra investigación.

Especie	Sistema reproductivo	Autor	Nuestros resultados
	reportado en la literatura		
Tithonia tubiformis	No reportado		Dependiente de insectos
Simsia amplexicaulis	Alógama	Spooner, 1990	Dependiente de insectos
Bidens odorata	Alógama	Ballard, 1986	Dependiente de insectos
Salvia tiliifolia	Autógama facultativa	Valentine, 1972; Haque y Ghoshal, 1981	Auto-polinización
			autónoma, con visitantes
Lopezia racemosa	Auto-compatible	Wagner et al., 2007	Dependiente de insectos
Tinantia erecta	Auto-compatible	Hertweck y Pires, 2014	Auto-polinización
			autónoma, con visitantes
Galinsoga parviflora	Autógama facultativa	Canne, 1977; Warwick y Sweet, 1983	Auto-polinización
			autónoma, con visitantes
Galinsoga quadriradiata	Autógama facultativa	Canne, 1977; Warwick y Sweet, 1983	Auto-polinización
			autónoma, con visitantes
Acalypha mexicana	No reportado		Autógama obligada
Dyssodia papposa	No reportado		Autógama obligada

Las especies pequeñas de *Acalypha mexicana* y *Dyssodia papposa* no tuvieron visitantes; al parecer sus flores no son tan atractivas para los insectos. *Dyssodia papposa* tienes flores liguladas pequeñas de color amarillo, un involucro rojizo oscuro, con un olor fuerte, el cual posiblemente es poco agradable para los insectos ya que prefieren aromas ligeros, dulces y frescos, y sirva como repelente. Además, sus rasgos florales no están adaptados a la polinización por viento, por lo que es probable que sea una autógama obligada. *Acalypha mexicana* tiene flores verdosas que no son atractivas para insectos y se cree que es polinizada por viento. Sin embargo, dentro del cultivo de maíz hay poco movimiento del aire, por lo que parece ser que esta especie es autógama obligada, si bien no se puede descartar la polinización por viento.

Los resultados sugieren que hubo una menor proporción de especies autógamas obligadas en comparación con floras de origen norteamericano y europeo, los cuales contienen proporciones entre 85 y 76 % (Mulligan y Findlay, 1970; Sutherland, 2004; Kazi *et al.*, 2012). Los campos de cultivo de maíz de la región mesoamericana tienen una proporción alta de especies arvenses nativas en comparación con otros cultivos (Vibrans, 1998 y 1999) y muchas de ellas son plantas altas. La polinización cruzada se dio en tres de cuatro especies altas y en una especie de porte mediano, mismas que recibieron la mayor cantidad de visitantes florales; significa que para las especies que pueden dar un buen acceso a los insectos, las ventajas de la alogamia obligada son mayores que las desventajas. Además, una especie alta y tres de porte mediano son autógamas facultativas y sólo dos son autógamas obligadas; probablemente se deba a que las arvenses mesoamericanas coexisten con una gran diversidad de cultivos altos (maíz y el intercalado de especies grandes, varias de las cuales son polinizadas por insectos, como jitomates, calabazas, frijoles y chiles). Aún no podemos generalizar este resultado, debido al número bajo de especies y sitios que se investigaron, pero estos resultados dan pauta a futuras investigaciones.

No encontramos evidencia de un mejor resultado de la polinización cruzada vs. la autogamia en las especies facultativamente autógamas. Incluso, en una especie, *Dyssodia papposa*, se produjeron significativamente más semillas en el experimento de exclusión que en la polinización abierta. Entonces, se tiene que rechazar la hipótesis relacionada.

3.4.2 Diversidad de los visitantes florales de las especies arvenses

En los sitios analizados se encontró que los himenópteros, dípteros y lepidópteros visitan con mayor frecuencia a las plantas arvenses de estudio y raramente son visitadas por ortópteros (chapulines) y apodiformes (colibríes). De las diez especies arvenses de estudio, cinco fueron visitados por una mayor cantidad de morfoespecies pertenecientes al orden Hymenoptera (abejas, abejorros y avispas). La visita y polinización por abejas y avispas igualmente ha sido reportada en especies arvenses de la flora de Canadá y representan el principal grupo de visitantes florales (Mulligan, 1972). Diversos estudios demuestran la eficiencia de las abejas y avispas en la polinización ya que su comportamiento le permite hacer contacto con las estructuras masculina y femenina de la flor y son capaces de volar grandes distancias (Viejo y Ornosa, 1997; Nates, 2005; Torres y Galetto, 2008).

Un resultado notable fue la composición diferenciada de los visitantes de cada especie. Incluso había una diferencia ligera en los visitantes a las flores amarillas de las plantas más altas (*Tithonia y Simsia*): *Tithonia* tenía más lepidópteros (mariposas) visitantes. También llama la atención la importancia de dípteros (moscas) entre los visitantes de *Bidens odorata*.

Pero, por lo general las visitas no sólo se dieron por himenópteros sino también por otros órdenes taxonómicos, lo que sugiere que las especies arvenses de estudio son generalistas o poco especializadas (Baker, 1955; Mulligan y Kevan, 1973; Faegri, K. y van der Pijl, 1979; Gómez, 2002). En gran medida se debe a que crecen en condiciones y ambientes cambiantes (Faegri y Van

der Pijl 1979; Schemske y Horvitz, 1988; Gómez, 2002; Lemus y Ramírez, 2003; Fenster *et al.*, 2004; Krakos y Scott, 2014; Richardson y Irwin, 2015).

Solo se estudiaron dos sitios, pero la diversidad y el número de visitas efectuadas por las distintas morfoespecies a las plantas arvenses en cada uno de los sitios presentaron fuertes diferencias, que no eran esperadas. El número de visitantes florales fue menor en el sitio 1 en comparación al sitio 2. Si bien los suelos eran diferentes creemos que la principal diferencia se encuentra en el historial de manejo del terreno y en el entorno del paisaje.

Como ya se mencionó en la introducción el sitio 1 se encuentra en una zona con agricultura intensiva, un paisaje de sauces, casuarinas, cipreses y pastos con pocos hábitats favorables para los polinizadores. El sitio 2 se ubica en un entorno alejado de la ciudad y rodeado de una mayor riqueza de plantas, además, las arvenses juegan un papel importante ya que muchas de ellas son utilizadas como alimento y para forraje (Vibrans, 2016). Como consecuencia, en el sitio 1 las plantas arvenses presentan una mayor producción de semillas por auto-polinización y no hubo especies de plantas dependientes de polinizadores, en comparación con el sitio 2, donde las especies dominantes promueven la polinización cruzada. Estudios recientes señalan que el uso de agroquímicos, la fragmentación y un uso intensivo del suelo son las principales actividades que causan un mayor daño a la diversidad de visitantes florales. (Hoehn *et al.*, 2008; Domínguez, 2006 Garibaldi *et al.*, 2012; García *et al.*, 2016; Vargas, 2011), lo cual se confirma con este trabajo.

Se sabe también que la diversidad de visitantes florales depende de los factores abióticos (temperatura, humedad, precipitación, entre otros), la interacción entre las diferentes especies de visitantes florales y el color, aroma, forma, simetría, brillo, tamaño y recompensas que tienen las flores de las plantas (Daumer, 1958; Kevan, 1972; Mulligan y Kevan, 1973; Faegri, K. y Van der

Pijl, 1979; Chittka *et al.*, 1994; Grajales *et al.*, 2011; Potts, 2015). Sin embargo, éstos no fueron estudiados.

3.4.3 Evaluación de la relación entre la altura de las plantas arvenses y sus visitantes florales

Los sistemas de polinización de las plantas con flores, sean arvenses o no, se han estudiado bajo diferentes enfoques de las características que atraen a los insectos, por ejemplo, color, aroma, brillo, simetría y tamaño de las flores (Daumer, 1958; Kevan, 1972; Mulligan y Kevan, 1973; Chittka *et al.*, 1994; Krakos y Scott, 2014; Richardson e Irwin, 2015). No obstante, para que los visitantes florales se den cuenta de estas características suponemos que las plantas arvenses que coexisten con el cultivo de maíz y el intercalado de especies grandes, tienen que tener una mayor altura para que estas puedan ser visitadas y polinizadas. No existen antecedentes que hayan investigado los sistemas de polinización bajo este supuesto. Sin embargo, nuestros resultados muestran que existe una relación lineal entre la altura de las arvenses en estudio y el número de visitas, ya que efectivamente las plantas más altas recibieron un número mayor de visitas.

Asimismo, las plantas de porte bajo produjeron una cantidad mayor de semillas por autopolinización. Probablemente esto se deba a que las flores de las plantas arvenses de menor altura son poco visibles y menos accesibles, en comparación con las de mayor altura y con flores vistosas. Con todo esto, parece ser que la altura de las plantas y con esto la visibilidad y accesibilidad tienen una fuerte influencia en los visitantes florales. Hace falta estudiar la relación entre la altura de las plantas arvenses desde el punto de vista de algunas características de las flores para saber si estos atributos tienen un valor especial para atraer a cualquier visitante.

3.5 CONCLUSIONES

Se encontró una menor proporción de especies autógamas que la esperada en la muestra estudiada, que consistió de las especies más importantes de la región. Había diferencias llamativas

entre los dos sitios: cuatro especies dominantes en el sitio de San Dieguito eran alógamas, más una autógama obligada. Por otro lado, las especies del sitio CP-Montecillo eran autógamas facultativas y sólo una especie era autógama obligada. Se puede explicar con las condiciones del cultivo en cada lugar, pero sorprenden las diferencias fuertes entre dos sitios geográficamente cercanas entre sí.

Las especies arvenses más comunes fueron visitadas por numerosas especies de insectos y eran generalistas, menos las dos especies más pequeñas. Pero, hubo diferencias interesantes entre los conjuntos de visitantes de cada especie que se deben explorar más a profundidad. Además, la altura de las plantas arvenses influyó en el número de visitas que recibieron en sus inflorescencias, siendo las plantas altas las que contaron con una mayor cantidad de visitas. La facilidad de acceso no ha sido explorada, hasta la fecha, en la biología de la polinización de arvenses.

Contrariamente a lo esperado, no se encontró una mayor producción de semillas llenas con polinización abierta en las especies facultativamente autógamas. En un futuro sería deseable hacer experimentos de germinación para comparar la calidad de las semillas con datos más precisos.

3.6 LITERATURA CITADA

- Acosta L. y Agüero R. (2001). El banco de propágulos de malezas en el agroecosistema: conocimiento actual y propuesta metodológica para su estudio. Agronomía Mesoamericana, 12(2), 141-151.
- Avendaño Y. M. (2016). La reproducción de las plantas: costos y beneficios. *Ciencia*, 67(4), 80-85.
- Baker H. G. (1955). Self-compatibility and establishment after "long distance" dispersal. *Evolution*, 9, 347-349.

- Baker H. G. (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 51(1), 1-24.
- Ballard R. (1986). *Bidens pilosa* complex (Asteraceae) in North and Central America. *American Journal of Botany*, 73, 1452.
- Blanco Y. y Leyva A. (2007). Las arvenses en el agroecosistema y sus beneficios agroecológicos como hospederas de enemigos naturales. *Cultivos Tropicales*, 28, 21-28.
- Canne J. M. (1977). A revision of the genus *Galinsoga* (Compositae: Helianthaceae). *Rhodora* 79: 319-389.
- Chittka L., Shmida A., Troje N. y Menzel R. (1994). Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception in Hymenoptera. *Vision Research*, *34*(11), 1489-1508.
- Coro-A. M. (2009). La crisis de los polinizadores. *Biodiversitas*, 85, 1-5.
- Daumer K. (1958). Blumenfarben, wie sie die Bienen sehen. Zeitschrift für Vergleichende Physiologie, 41(1), 49-110.
- Domínguez-C. A. (2006). El amor entre las plantas. *Biodiversitas*, 64, 10-15.
- Draper N. R. y Smith H. (1998). *Applied regression analysis*. New York. Editorial John Wiley and Sons. 736.
- Eguiarte-E. L., Núñez-F. J., Domínguez C. y Cordero C. (1999). Biología evolutiva de la reproducción en plantas. *Revista Ciencias*, *6*, 117-151.
- Espinosa-G. J. y Sarukhán J. (1997). *Manual de malezas del Valle de México*. Ciudad de México, México:Editorial Fondo de Cultura Económica.
- Eyde R. H. y Morgan J. T. 1973. Floral structure and evolution in Lopezieae (Onagraceae).

 *American Journal of Botany, 60, 771–787.

- Faegri K. y Van der Pijl L. (1979). *Principles of pollination ecology*. New York, NY: Pergamon Press.
- Fenster B. C., Armbruster S. W., Wilson P., Dudash-R. M. y Thomson D. J. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *35*, 375-403.
- Font Quer P. (1953). Diccionario de Botánica. Barcelona, España: Editorial Península.
- García E. (1964). Modificaciones al Sistema de clasificación climatica de Köppen: (para adaptarlos a las condiciones de la República Mexicana). D.f. México. Editorial Universidad Nacional Autónoma de México. 246.
- García-G. M., Rios-O. A. y Álvarez-C. J. (2016). La polinización en los sistemas de producción agrícola: revisión sistemática de la literatura. *Idesia*, 34(3), 53-68.
- Garibaldi A. L., Morales L. C., Ashworth L., Chachoff P. N. y Aizen A. M. (2012). Los polinizadores en la agricultura. *Ciencia Hoy*, 21(126), 34-43.
- Gómez-M. J. (2002). Generalización en las interacciones entre plantas y polinizadores. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(1), 105-115.
- Grajales-C. J., Meléndez-R. V. y Cruz-L. L. (2011). Aromas florales y su interacción con los insectos. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(4), 1356-1367.
- Greulach V. y Adams J. E. (1970). *Las plantas: Introducción a la botánica moderna*. Ciudad de México. Editorial Limusa-Wiley.
- Haque M. S. and Ghoshal K. K. 1981. Floral biology and breeding system in the genus *Salvia L. Proceedings of the Indian National Science Academy*, 5, 716-724.
- Hertweck K. L., Pires J. C. (2014). Systematics and evolution of inflorescence structure in the *Tradescantia alliance* (Commelinaceae). *Systematics Botany*, *39*, 105–116.

- Hoehn P., Tscharntke T., Tylianakis M. J. y Dewenter S. I. (2008). Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B*, 275, 2283-2291.
- Holman M. R. y Robbins W. W. (1961). *Botánica general*. Ciudad de México, México. Unión Tipográfica Editorial Hispano Americana.
- Jiménez S. C. y Matías P. L. (2010). La sexualidad en las plantas. *Revista Digital Universitaria*, 11(8), 3-11.
- Kazi T. Ch., Bourgeois L. T. y Munoz F. (2012). Alien versus native weeds present in crops of Oranie (North West Algeria): A comparative study of their life-history traits. *Flora Mediterranea*, 22, 33-44.
- Kearns C. A. y Inouye D. W. (1993). *Technical tips for pollination biologists*. Niwot, CO. Editorial University Press of Colorado.
- Kevan G. P. (1972). Floral color in the high arctic with reference to insect-flower relations and pollination. *Canadian Journal of Botany*, *50*, 2289-2316.
- Krakos K. N. y Scott A. F. (2014). Generalized versus specialized pollination systems in *Oenothera* (Onagraceae). *Journal of Pollination Ecology*, 14(22), 235-243.
- Krasilnikow P., Gutiérrez-Castorena M. C., Ahrens R. J., Cruz-Gaistardo C. O., Sedov S. y Solleiro-Rebolledo E. (2013). The soils of Mexico. New York. USA. Editorial Springer. 181.
- Lemus-J. L. J. y Ramírez N. (2003). Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguaná, Estado Falcón, Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, *54*, 97-114.
- Lloyd D. G. (1979). Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *The American Naturalist*, 131(1), 67-79.

- Lloyd D. G. (1992). Self-and cross-fertilization in plants. *International Journal of Plant Sciences*, 153(3), 370-380.
- Mandujano M. C. (2009). ¿Por qué los polinizadores visitan las flores? Revista UAM, 21, 39-41.
- Mulligan A. G. (1972). Autogamy, allogamy, and pollination in some Canadian weeds. *Canadian Journal of Botany*, 50(8), 1767-1771.
- Mulligan A. G. y Findlay N. J. (1970). Reproductive systems and colonization in Canadian weeds.

 Canadian Journal of Botany, 48, 859-860.
- Mulligan A. G. y Kevan G. P. (1973). Color, brightness, and other floral characteristics attracting insects to the blossoms of some Canadian weeds. *Canadian Journal of Botany*, *51*(10), 1939-1952.
- Murray W. N. (2006). *Introducción a la Botánica*. Buenos Aires, Argentina: Editorial Pearson.
- Nates-P. G. (2005). Abejas silvestres y polinización. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecologia*, 75, 7-20.
- Potts G. J. (2015). Effects of floral symmetry on pollination in *Bidens aristosa*. *The Southwestern Naturalist*, 60(4), 370-373.
- Ray M. P. (1980). La planta viviente. Ciudad de México, México: Editorial Continental.
- Richardson L. L. y Irwin E. R. (2015). Pollination ecology and floral visitor spectrum of turtlehead (*Chelone glabra L.*; Plantaginaceae). *Journal of Pollination Ecology*, 17(20), 132-144.
- Schemske W. D. y Horvitz C. C. (1988). Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: A path analysis. *Ecology*, 69(4), 1128-1137.
- Shivanna K. R. (2014). Reproductive assurance through autogamy in some annual weed species.

 *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences, 84(3), 681-687.

- Shivanna K. R. (2015). Pollination strategies of some perennial weed species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India*, 81, 485-492.
- Snedecor G. W. y Cochran, W. G. (1989). Statistical methods. 8 Ed. Iowa. State University Press.
- Spooner D. M. (1990). Systematics of Simsia (Compositae-Heliantheae). Systematic Botany Monographs, 30, 1.
- Stuessy F. T. (1990). Plant Taxonomy. New York, NY: Columbia University Press.
- Sutherland S. (2004). What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*, 141, 24-39.
- Torres C. y Galetto L. (2008). Importancia de los polinizadores en la reproducción de Asteraceae de Argentina central. *Acta Botánica Venezuelica*, 31(2) 473-494.
- Tukey J. (1949). Comparing individual means in the analysis of variance. *Biometrics*, 5(2), 99-114.
- Valentine D. H. 1972. *Taxonomy, plant geography and evolution*. London and New York: Academic Press. 431.
- Vargas-R. G. (2011). *Botánica general: desde los musgos hasta los árboles*. San José, Costa Rica: Editorial Universidad Estatal a Distancia.
- Vargas-G. M. y Blanco-M. H. (2012). Efecto de prácticas de manejo del suelo sobre el banco de semillas de malezas, Guanacaste, Costa Rica. *Revista de las Sedes Regionales*, 13(26), 43-57.
- Vibrans H. (1998). Native maize field weed communities in south-central Mexico. *Weed Research*, 38, 153-166.
- Vibrans H. (1999). Epianthropochory in Mexican weed communities. *American Journal of Botany*, 86, 476-481.

- Vibrans H. (2016). Ethnobotany of Mexican weeds. En: Lira, R., Casas, A, y Blancas, J. (Ed.). *Ethnobotany of Mexico*. New York, NY: Springer. 287-317.
- Viejo-M. J. J. y Ornosa-G. C. (1997). Los insectos polinizadores: una aproximación antropocéntrica. *Boletin S.E.A.*, 20, 71-74.
- Vieyra O. L. y Vibrans H. (2001). Weeds as crops: the value of maize field weeds in the Valley of Toluca, México. *Economic Botany*, 55(3), 426-443.
- Wagner W. L., Hoch P. C. Raven, P. H. (2007). Revised classification of the Onagraceae.

 Systematic Botany Monographs. Ann Arbor, Michigan. American Society of Plant Taxonomists,
- Warwick, S. I. and Sweet, R. D., 1983. The biology of Canadian weeds. 58. *Galinsoga parviflora* and *Galinsoga quadriradiata* (= G. ciliata). Canadian Journal of Plant Science, 63, 695-709.
- Whitton J., Sears J. C., Back J. E. y Otto P. S. (2008). The dynamic nature of apomixis in the angiosperms. *International Journal of Plant Sciences*, *169*, 169-182.
- Zepeda-G. C., Lot A., Xanat-A. N. y Manjarrez, J. (2015). Evaluación del banco de semillas y su importancia en la rehabilitación de la vegetación de humedales del centro de México. *Botanical Sciences*, *93*(4), 695-707.

ANEXO 1. Plantas arvenses presentes en los tres cuadrados de 1x1 colocados en el área experimental de 10 x 10 m del campo experimental del Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco.

Cuadrado 1				Cuadrad		Cuadrado 3					
Especie	Ind.	Altura	Ø	Especie	Ind.	Altura	Ø	Especie	Ind.	Altura	Ø
Acalypha mexicana	1	14	7.5	Acalypha mexicana	1	28.5	14	Acalypha mexicana	1	49	20
Acalypha mexicana	2	13	8	Acalypha mexicana	2	39	16.5	Acalypha mexicana	2	29	19
Acalypha mexicana	3	12	7.5	Acalypha mexicana	3	54	20.5	Acalypha mexicana	3	20	12
Acalypha mexicana	4	16	8	Acalypha mexicana	4	50	18.3	Acalypha mexicana	4	17	14
Acalypha mexicana	5	33	13	Acalypha mexicana	5	19.8	7	Acalypha mexicana	5	13	6
Acalypha mexicana	6	36	17	Acalypha mexicana	6	5	5	Acalypha mexicana	6	16	7
Acalypha mexicana	7	4	3.5	Acalypha mexicana	7	2.5	3	Acalypha mexicana	7	5	3.5
Acalypha mexicana	8	3	4	Acalypha mexicana	8	3.5	2.8	Acalypha mexicana	8	5.5	2
Acalypha mexicana	9	1.5	1	Acalypha mexicana	9	48.3	17	Acalypha mexicana	9	5	2.5
Acalypha mexicana	10	3.5	3	Acalypha mexicana	10	42	19	Acalypha mexicana	10	16	13.5
Acalypha mexicana	11	10	6	Acalypha mexicana	11	8	6	Acalypha mexicana	11	27.5	11
Acalypha mexicana	12	27	11	Acalypha mexicana	12	24.5	15.5	Acalypha mexicana	12	26	10
Acalypha mexicana	13	22	9	Acalypha mexicana	13	20	13.5	Acalypha mexicana	13	30	9.5
Acalypha mexicana	14	19	9	Acalypha mexicana	14	14	7.5	Acalypha mexicana	14	30.5	13
Acalypha mexicana	15	14	7	Acalypha mexicana	15	10	5	Acalypha mexicana	15	24	7
Acalypha mexicana	16	12	4	Acalypha mexicana	16	14	8.5	Acalypha mexicana	16	33	12
Acalypha mexicana	17	28	8	Acalypha mexicana	17	31	15	Acalypha mexicana	17	5	3
Acalypha mexicana	18	5	4	Acalypha mexicana	18	12	7.5	Acalypha mexicana	18	5	4
Acalypha mexicana	19	4	3	Acalypha mexicana	19	18	11	Acalypha mexicana	19	28	11
Acalypha mexicana	20	4	2.5	Acalypha mexicana	20	30	14	Acalypha mexicana	20	25	11.5
Acalypha mexicana	21	6.5	6	Acalypha mexicana	21	33	19	Acalypha mexicana	21	20	11
Acalypha mexicana	22	19	5.5	Acalypha mexicana	22	6	4	Acalypha mexicana	22	6	5
Acalypha mexicana	23	22	9	Acalypha mexicana	23	22.5	11	Acalypha mexicana	23	5.5	5
Acalypha mexicana	24	20	18	Acalypha mexicana	24	23.5	17	Acalypha mexicana	24	29	11
Acalypha mexicana	25	5	3.5	Acalypha mexicana	25	36	21	Acalypha mexicana	25	19	6.5
Acalypha mexicana	26	5	3.5	Acalypha mexicana	26	22	9.5	Acalypha mexicana	26	30.8	15
Acalypha mexicana	27	3.5	3	Acalypha mexicana	27	22.5	16	Acalypha mexicana	27	32.5	14
Acalypha mexicana	28	19	11	Acalypha mexicana	28	17.5	13	Acalypha mexicana	28	19.5	9.5

Acalypha mexicana	29	10	6	Acalypha mexicana	29	25.5	9.5	Acalypha mexicana	29	11	8
Acalypha mexicana	30	24	9	Acalypha mexicana	30	24	14	Acalypha mexicana	30	13.5	7
Acalypha mexicana	31	22	8	Acalypha mexicana	31	5	3	Acalypha mexicana	31	10	7.5
Acalypha mexicana	32	33	10	Acalypha mexicana	32	8	5	Acalypha mexicana	32	12.5	18
Acalypha mexicana	33	36	10	Acalypha mexicana	33	23	11	Acalypha mexicana	33	34	13
Acalypha mexicana	34	23	13	Acalypha mexicana	34	17	10	Acalypha mexicana	34	20.5	10
Acalypha mexicana	35	32	10	Acalypha mexicana	35	41	16	Acalypha mexicana	35	31.5	14
Acalypha mexicana	36	18	8	Acalypha mexicana	36	39	12	Acalypha mexicana	36	19	8
Acalypha mexicana	37	20	8.5	Acalypha mexicana	37	42	13.5	Acalypha mexicana	37	30	17
Acalypha mexicana	38	36	11	Acalypha mexicana	38	49.5	17	Acalypha mexicana	38	20	9
Acalypha mexicana	39	30	8	Acalypha mexicana	39	40	14	Acalypha mexicana	39	59.3	29
Acalypha mexicana	40	34	10	Acalypha mexicana	40	19	5	Acalypha mexicana	40	40.5	19
Acalypha mexicana	41	20	7	Acalypha mexicana	41	22	8	Acalypha mexicana	41	23	12
Acalypha mexicana	42	15	9	Acalypha mexicana	42	38.8	18	Acalypha mexicana	42	26.5	13
Acalypha mexicana	43	23	11	Acalypha mexicana	43	45	16	Acalypha mexicana	43	21	8.5
Acalypha mexicana	44	24	10	Acalypha mexicana	44	20	8	Acalypha mexicana	44	37.9	15
Acalypha mexicana	45	22	9	Acalypha mexicana	45	30	12	Acalypha mexicana	45	37.5	15.5
Acalypha mexicana	46	8	6	Acalypha mexicana	46	40	14	Acalypha mexicana	46	21	10.5
Acalypha mexicana	47	8	6	Acalypha mexicana	47	32	13	Acalypha mexicana	47	26.5	8
Acalypha mexicana	48	13	8	Acalypha mexicana	48	35	15	Acalypha mexicana	48	29.5	12
Acalypha mexicana	49	23	10	Acalypha mexicana	49	47	15	Acalypha mexicana	49	29	9
Acalypha mexicana	50	23	10	Acalypha mexicana	50	61.5	20.5	Acalypha mexicana	50	25.8	8.5
Acalypha mexicana	51	15	9	Acalypha mexicana	51	5	4	Amaranthus hybridus	1	23.5	17
Acalypha mexicana	52	20	8	Acalypha mexicana	52	6.5	3	Chenopodium berlandieri	1	34.5	8
Acalypha mexicana	53	8	5	Acalypha mexicana	53	8.5	6	Chenopodium berlandieri	2	41	15
Acalypha mexicana	54	20	7	Acalypha mexicana	54	29.5	11	Chenopodium berlandieri	3	26.8	8
Acalypha mexicana	55	15	6	Acalypha mexicana	55	18	7.5	Chenopodium berlandieri	4	55	12
Acalypha mexicana	56	19	7	Acalypha mexicana	56	29	13	Galinsoga parviflora	1	62	22
Acalypha mexicana	57	9	5	Acalypha mexicana	57	5	4	Galinsoga parviflora	2	94.5	28
Acalypha mexicana	58	8	4.5	Acalypha mexicana	58	3	3.2	Galinsoga parviflora	3	54	17.5
Acalypha mexicana	59	25	10	Amaranthus hybridus	1	45	13.5	Galinsoga parviflora	4	40.5	13
Acalypha mexicana	60	6	4	Amaranthus hybridus	2	48	17	Galinsoga parviflora	5	72	16

Acalypha mexicana	61	14	8	Chenopodium berlandieri	1	44.5	12	Galinsoga parviflora	6	84	22
Acalypha mexicana	62	9	5	Chenopodium berlandieri	2	85	28.5	Galinsoga parviflora	7	76	16
Acalypha mexicana	63	6	4	Galinsoga parviflora	1	45.5	14.5	Galinsoga quadriradiata	1	46	19
Acalypha mexicana	64	22	10	Galinsoga parviflora	2	61.5	34.5	Galinsoga quadriradiata	2	61	36
Acalypha mexicana	65	35	10	Galinsoga parviflora	3	6.5	5	Galinsoga quadriradiata	3	69	21.5
Acalypha mexicana	66	26	9	Galinsoga parviflora	4	43.1	16.5	Galinsoga quadriradiata	4	38	14
Acalypha mexicana	67	13	8	Galinsoga parviflora	5	6.5	5	Lamium amplexicaule	1	5	4
Acalypha mexicana	68	15	6	Galinsoga parviflora	6	90	29	Salvia tiliifolia	1	10	5
Acalypha mexicana	69	16	9	Galinsoga parviflora	7	82	19	Salvia tiliifolia	2	9	4.5
Acalypha mexicana	70	5	4	Galinsoga parviflora	8	70	21	Salvia tiliifolia	3	5	3
Acalypha mexicana	71	6	3	Galinsoga parviflora	9	16	9	Sonchus oleraceus	1	5	4
Capsella bursa-pastoris	1	3.5	6.5	Galinsoga parviflora	10	80	42	Sonchus oleraceus	2	4	3.7
Capsella bursa-pastoris	2	53	8	Galinsoga parviflora	11	68.2	27	Tinantia erecta	1	80.5	36
Chenopodium berlandieri	1	22	6	Galinsoga parviflora	12	48	40	Tinantia erecta	2	87	22.5
Chenopodium berlandieri	2	45	11	Galinsoga parviflora	13	38.5	20	Tinantia erecta	3	61.5	19.5
Chenopodium berlandieri	3	20	8	Galinsoga parviflora	14	51.5	17	Tinantia erecta	4	92.5	58.2
Chenopodium berlandieri	4	80	15	Galinsoga parviflora	15	76	28	Tinantia erecta	5	92.5	56.5
Chenopodium berlandieri	5	27	5	Galinsoga parviflora	16	76.5	32				
Chenopodium berlandieri	6	19	7	Galinsoga quadriradiata	1	6.9	23				
Galinsoga parviflora	1	35	16	Galinsoga quadriradiata	2	43.1	16.5				
Galinsoga parviflora	2	34	14.5	Galinsoga quadriradiata	3	80	31				
Galinsoga parviflora	3	40	13	Oxalis latifolia	1	16	8				
Galinsoga parviflora	4	83.5	48	Oxalis latifolia	2	19.5	4				
Galinsoga parviflora	5	73	16	Oxalis latifolia	3	5.5	3.5				
Galinsoga parviflora	6	75	23	Salvia tiliifolia	1	9	4				
Galinsoga parviflora	7	83	24	Salvia tiliifolia	2	10	3				
Galinsoga parviflora	8	24	8	Salvia tiliifolia	3	8	4				
Galinsoga parviflora	9	50	22	Sonchus oleraceus	1	61	16.5				
Galinsoga parviflora	10	50	32	Sonchus oleraceus	1	54.5	18				
Galinsoga parviflora	11	33	12	Tinantia erecta	1	56.5	38				
Galinsoga parviflora	12	60	18	Tinantia erecta	2	16.5	12				
Galinsoga parviflora	13	10	6	Tinantia erecta	3	22	11				

Galinsoga quadriradiata	1	13	10	
Galinsoga quadriradiata	2	38	15	
Galinsoga quadriradiata	3	99	23	
Galinsoga quadriradiata	4	19	11	
Galinsoga quadriradiata	5	45	18	
Galinsoga quadriradiata	6	43	14	
Galinsoga quadriradiata	7	9	7	
Oxalis latifolia	1	8	6	
Salvia tiliifolia	1	15	7	
Salvia tiliifolia	2	10	3	
Salvia tiliifolia	3	12	6	
Salvia tiliifolia	4	8	3	
Setaria adhaerens	1	50	23	
Sicyos deppei	1	100	9	
Sicyos deppei	2	80	13	
Tinantia erecta	1	70	36	
Tinantia erecta	2	17	11	
Tinantia erecta	3	28	13	
Tinantia erecta	4	25	9.5	
Tinantia erecta	5	75	32	

Donde: Ind. = número de individuo; Ø diámetro aéreo.

ANEXO 2. Plantas arvenses presentes en los tres cuadrados de 1x1 colocados en el área experimental de 10 x 10 m del campo de maíz en San Dieguito Xochimanca, Texcoco.

Cuadrado 1			Cuadrado 2				Cuadrado 3				
Especie	Ind.	Altura	Ø	Especie	Ind.	Altura	Ø	Especie	Ind.	Altura	Ø
Bidens odorata	1	70.8	18	Amaranthus hybridus	1	44.7	22	Bidens odorata	1	74.3	10
Bidens odorata	2	46	14.5	Bidens odorata	1	87.5	19	Dyssodia papposa	1	12.5	3
Bidens odorata	3	50.5	9.5	Bidens odorata	2	124	23	Dyssodia papposa	2	29	7
Bidens odorata	4	65.5	26	Bidens odorata	3	99.5	25.5	Eragrostis mexicana	1	29.5	10
Bidens odorata	5	71	14.5	Dyssodia papposa	1	5	7	Eragrostis mexicana	2	22	5
Bidens odorata	6	37.6	7	Dyssodia papposa	2	5	4	Eragrostis mexicana	3	31.5	17
Bidens odorata	7	27	6	Dyssodia papposa	3	17.5	5.5	Lopezia racemosa	1	16	5
Dyssodia papposa	1	16.6	2.5	Lepidium virginicum	1	5	3.5	Lopezia racemosa	2	16	7
Dyssodia papposa	2	43.5	5	Lepidium virginicum	2	17	4	Lopezia racemosa	3	17	7
Dyssodia papposa	3	42.5	4	Lepidium virginicum	3	7	3.5	Lopezia racemosa	4	28	7.8
Dyssodia papposa	4	42	10	Lepidium virginicum	4	4	3	Lopezia racemosa	5	21	5
Dyssodia papposa	5	44	5	Lepidium virginicum	5	3.8	4.5	Lopezia racemosa	6	15.5	7.5
Dyssodia papposa	6	47.5	7	Lopezia racemosa	1	26.3	5	Lopezia racemosa	7	22	7.5
Dyssodia papposa	7	8.1	2	Lopezia racemosa	2	9.5	3	Lopezia racemosa	8	19	5.5
Dyssodia papposa	8	8.5	5	Lopezia racemosa	3	22	7	Lopezia racemosa	9	11.5	4.6
Eragrostis mexicana	1	74.6	12	Lopezia racemosa	4	69.5	14	Lopezia racemosa	10	15	4
Eragrostis mexicana	2	41	5	Lopezia racemosa	5	76.7	11.5	Setaria adhaerens	1	15.5	10.5
Eragrostis mexicana	3	46.5	8.5	Lopezia racemosa	6	84	19	Simsia amplexicaulis	1	22.5	10.6
Lopezia racemosa	1	59.5	14	Lopezia racemosa	7	14.1	5	Simsia amplexicaulis	2	64.5	17
Lopezia racemosa	2	58	9.5	Lopezia racemosa	8	11.5	5	Simsia amplexicaulis	3	30.2	18.5
Lopezia racemosa	3	55.6	19.5	Lopezia racemosa	9	14	4.5	Simsia amplexicaulis	4	4.5	3.3
Lopezia racemosa	4	28	6.5	Lopezia racemosa	10	13	3	Tithonia tubiformis	1	187	28
Lopezia racemosa	5	46.5	3.5	Lopezia racemosa	11	9.2	5				
Lopezia racemosa	6	19.5	2	Lopezia racemosa	12	10.8	3.6				
Lopezia racemosa	7	73.5	15	Lopezia racemosa	13	18.5	5.8				
Lopezia racemosa	8	78.5	18	Lopezia racemosa	14	11	4.5				
Lopezia racemosa	9	64	18	Lopezia racemosa	15	28.5	7.9				
Lopezia racemosa	10	73.6	22	Lopezia racemosa	16	26	11				
Lopezia racemosa	11	106.2	33	Lopezia racemosa	17	6.5	2				
Lopezia racemosa	12	40.5	11	Lopezia racemosa	18	10.5	3.5				
Lopezia racemosa	13	44.3	12	Lopezia racemosa	19	28	7.5				
Lopezia racemosa	14	72.5	19	Pennisetum villosum	1	56	12.5				

Lopezia racemosa	15	26.5	3	Simsia amplexicaulis	1	23.1	10
Lopezia racemosa	16	45.1	6	Simsia amplexicaulis	2	24.5	10.5
Lopezia racemosa	17	81.6	18.5	Tithonia tubiformis	1	144	25
Lopezia racemosa	18	58.6	16	Tithonia tubiformis	2	283	76
Lopezia racemosa	19	51	10	Tithonia tubiformis	3	214	55
Lopezia racemosa	20	38	9				
Lopezia racemosa	21	54	7				
Lopezia racemosa	22	48.2	8				
Lopezia racemosa	23	22	7				
Lopezia racemosa	24	27.8	4				
Lopezia racemosa	25	23	8				
Lopezia racemosa	26	25.7	7				
Lopezia racemosa	27	19.5	5				
Lopezia racemosa	28	19.5	8				
Lopezia racemosa	29	33.7	13				
Lopezia racemosa	30	18.2	5				
Lopezia racemosa	31	20.2	7				
Lopezia racemosa	32	4	1				
Lopezia racemosa	33	29.8	6				
Lopezia racemosa	34	48.5	13.5				
Simsia amplexicaulis	1	73.5	11				
Simsia amplexicaulis	2	46.5	13.5				
Simsia amplexicaulis	3	180.5	47				
Simsia amplexicaulis	4	216	45				
Simsia amplexicaulis	5	46.5	11				
Simsia amplexicaulis	6	62.5	13				
Simsia amplexicaulis	7	42.5	14				
Simsia amplexicaulis	8	9	3.5				
Simsia amplexicaulis	9	60.1	11				
Simsia amplexicaulis	10	186.5	52				
Simsia amplexicaulis	11	165	25				
Simsia amplexicaulis	12	128.1	15				
Simsia amplexicaulis	13	52.5	6				
Simsia amplexicaulis	14	140.5	23.5				
Simsia amplexicaulis	15	37.8	10				
Simsia amplexicaulis	16	104.5	16.5				
Simsia amplexicaulis	17	25	5				

Simsia amplexicaulis	18	47	14.5
Simsia amplexicaulis	19	8.5	9
Tithonia tubiformis	1	164	15
Tithonia tubiformis	2	195	19.5

Donde: Ind. = número de individuo; Ø diámetro aéreo.

ANEXO 3. Número total de semillas producidas en inflorescencias embolsadas y con polinización cruzada por plantas arvenses asociadas al cultivo de maíz, en los sitios de estudio del Municipio de Texcoco, Estado de México.

Sitios	Especies	Tratamiento	No. de inflorescencias	Semillas totales
CP-Montecillo	Acalypha mexicana L.	Autopolinización	12	4.91±0.19 a
	Acatypna mexicana L.	Polinización cruzada	12	4.33 ± 0.22 a
	Calingona namiflora Cov	Autopolinización	12	32.66±4.83 a
	Galinsoga parviflora Cav.	Polinización cruzada	12	27.66±2.70 a
	Calingo on an advinadiata Duiz & Dov	Polinización cruzada	12	31.91±4.29 a
	Galinsoga quadriradiata Ruiz & Pav.	Autopolinización	12	$25.5 \pm 2.77a$
	C	Autopolinización	12	207.00±40.33 a
	Salvia tiliifolia Vahl	Polinización cruzada	12	179.25±22.32 a
	T' (1) (1) (1) (1) (1)	Autopolinización	12	37.08±7.11 a
	Tinantia erecta (Jacq.) Schltdl.	Polinización cruzada	12	22.00±2.91 a
San Dieguito	Bidens odorata Cav.	Polinización cruzada	12	26.8±1.15 a
_	Biaens oaoraia Cav.	Autopolinización	12	$0.45{\pm}0.88\mathbf{b}$
	Donas Jimana (Manta) III.taha	Autopolinización	12	18.00±2.00 a
	Dyssodia papposa (Vent.) Hitchc.	Polinización cruzada	12	$12.58 \pm 0.23 \mathbf{b}$
	I amarin mananan Cara	Polinización cruzada	12	6.74±0.06 a
	Lopezia racemosa Cav.	Autopolinización	12	1.41 ± 0.21 b
	G	Polinización cruzada	12	21.68±0.09 a
	Simsia amplexicaulis (Cav.) Pers.	Autopolinización	12	1.16±0.27 b
	Tid in the life main (I) C	Polinización cruzada	12	75.33±9.63 a
	Tithonia tubiformis (Jacq.) Cass.	Autopolinización	12	58.91±9.56 b

ANEXO 4. Número de semillas vanas producidas en inflorescencias embolsadas y polinización cruzada por plantas arvenses asociadas al cultivo de maíz, en los sitios de estudio del Municipio de Texcoco, Estado de México

Sitios	Especies	Tratamiento	No. de inflorescencias	Semillas vanas
CP-Montecillo	A a alumb a mania an a I	Polinización cruzada	12	1.28±0.99 a
	Acalypha mexicana L.	Autopolinización	12	0.87 ± 0.98 a
	Calinsona namiflora Cov	Autopolinización	12	20.47±0.13 a
	Galinsoga parviflora Cav.	Polinización cruzada	12	14.26±0.07 a
	Calinaca and dinadiata Duig & Don	Polinización cruzada	12	20.57±0.18 a
	Galinsoga quadriradiata Ruiz & Pav.	Autopolinización	12	13.72±0.15 a
		Polinización cruzada	12	16.44±1.43 a
	Salvia tiliifolia Vahl	Autopolinización	12	8.42±1.38 a
		Polinización cruzada	12	1.33±0.75 a
	Tinantia erecta (Jacq.) Schltdl.	Autopolinización	12	1.08 ± 0.81 a
San Dieguito	D' La contra Cara	Polinización cruzada	12	2.98±0.26 a
G	Bidens odorata Cav.	Autopolinización	12	$0.38 \pm 0.19 \mathbf{b}$
	D. P. West Miss	Autopolinización	12	2.00±1.02 a
	Dyssodia papposa (Vent.) Hitchc.	Polinización cruzada	12	$0.58\pm0.28a$
		Polinización cruzada	12	1.33±0.15 a
	Lopezia racemosa Cav.	Autopolinización	12	1.13±0.12 a
	G' ' L' (Cara) Para	Polinización cruzada	12	2.85±0.24 a
	Simsia amplexicaulis (Cav.) Pers.	Autopolinización	12	1.01±0.30 a
		Autopolinización	12	49.36±1.20 a
	Tithonia tubiformis (Jacq.) Cass.	Polinización cruzada	12	14.47±1.21 b

ANEXO 5. Número de semillas llenas producidas en inflorescencias embolsadas y polinización cruzada por plantas arvenses asociadas al cultivo de maíz, en los sitios de estudio del Municipio de Texcoco, Estado de México

Sitios	Especies	Tratamiento	No. de inflorescencias	Semillas normales
CP-Montecillo	Anglowla wawingang I	Autopolinización	12	3.82±0.03 a
	Acalypha mexicana L.	Polinización cruzada	12	2.68±0.04 b
	Calinsona namiflora Cov	Polinización cruzada	12	11.68±0.25 a
	Galinsoga parviflora Cav.	Autopolinización	12	10.06±0.52 a
	C. I	Autopolinización	12	11.16±1.71 a
	Galinsoga quadriradiata Ruiz & Pav.	Polinización cruzada	12	10.50±2.22 a
		Autopolinización	12	191.50±38.13 a
	Salvia tiliifolia Vahl	Polinización cruzada	12	144.91±22.60 a
	Ti	Autopolinización	12	35.75±6.68 a
	Tinantia erecta (Jacq.) Schltdl.	Polinización cruzada	12	20.91±3.03 a
San Dieguito	D: 1 1 C	Polinización cruzada	12	22.68±1.17 a
G	Bidens odorata Cav.	Autopolinización	12	0.12±0.12 b
		Autopolinización	12	16.00±1.30 a
	Dyssodia papposa (Vent.) Hitchc.	Polinización cruzada	12	$12.00 \pm 1.09 \mathbf{b}$
		Polinización cruzada	12	5.75±0.35 a
	Lopezia racemosa Cav.	Autopolinización	12	1.33±0.44 b
		Polinización cruzada	12	18.32±0.21 a
	Simsia amplexicaulis (Cav.) Pers.	Autopolinización	12	0.19 ± 0.56 b
		Polinización cruzada	12	49.64±1.18 a
_	Tithonia tubiformis (Jacq.) Cass.	Autopolinización	12	0.26±0.10 b