



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGIA DE LA POLINIZACION EN UNA POBLACION
DE Echeverfía gibbiflora DC EN EL PEDREGAL
DE SAN ANGEL, C. V. MEXICO

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A :
VICTOR PROSPERO PARRA TABLA



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

Resumen.....	1
Capítulo I. Introducción General.....	2
(a) La Polinización: un sistema mutualista.....	3
(b) Historia y Perspectivas de la Ecología de la polinización.....	5
Capítulo II. Objetivos. El Organismo y el Sitio de estudio....	15
Objetivos.....	16
<u>Echeveria gibbiflora</u>	17
El Pedregal de San Angel.....	20
Capítulo III. Biología Floral.....	22
Introducción.....	23
Metodología.....	23
Resultados.....	24
Discusión.....	33
Capítulo IV. El Polinizador.....	39
Introducción.....	40
Metodología.....	41
Resultados.....	42
Discusión.....	45
Capítulo V. Sistemas Reproductivos.....	49
Introducción.....	50
Metodología.....	51
Resultados.....	52
Discusión.....	55
Capítulo VI. Aspectos Poblacionales de la Reproducción.....	58
Introducción.....	59
Metodología.....	59
Resultados.....	60
Discusión.....	66
Capítulo VII. Discusión General y Conclusiones.....	71
Apéndice I. Mapas de Distribución de <u>Echeveria gibbiflora</u> y de <u>Cynanthus latirostris</u> en México.....	75
Apéndice II. Indicadores de los Sistemas Reproductivos en Plantas.....	78
Literatura Citada.....	82

RESUMEN

En este trabajo se estudiaron varios aspectos de la ecología de la polinización de Echeveria gibbiflora. Esta planta es una Crassulacea abundante en la reserva ecológica del Pedregal de San Angel, C.U. El estudio abarcó de noviembre de 1986 a febrero de 1987, y de noviembre de 1987 a enero de 1988.

Esta planta comienza a florecer a finales del mes de octubre, alcanzando su máximo pico de floración entre los meses de noviembre y diciembre para finalizar en el mes de enero y principios de febrero.

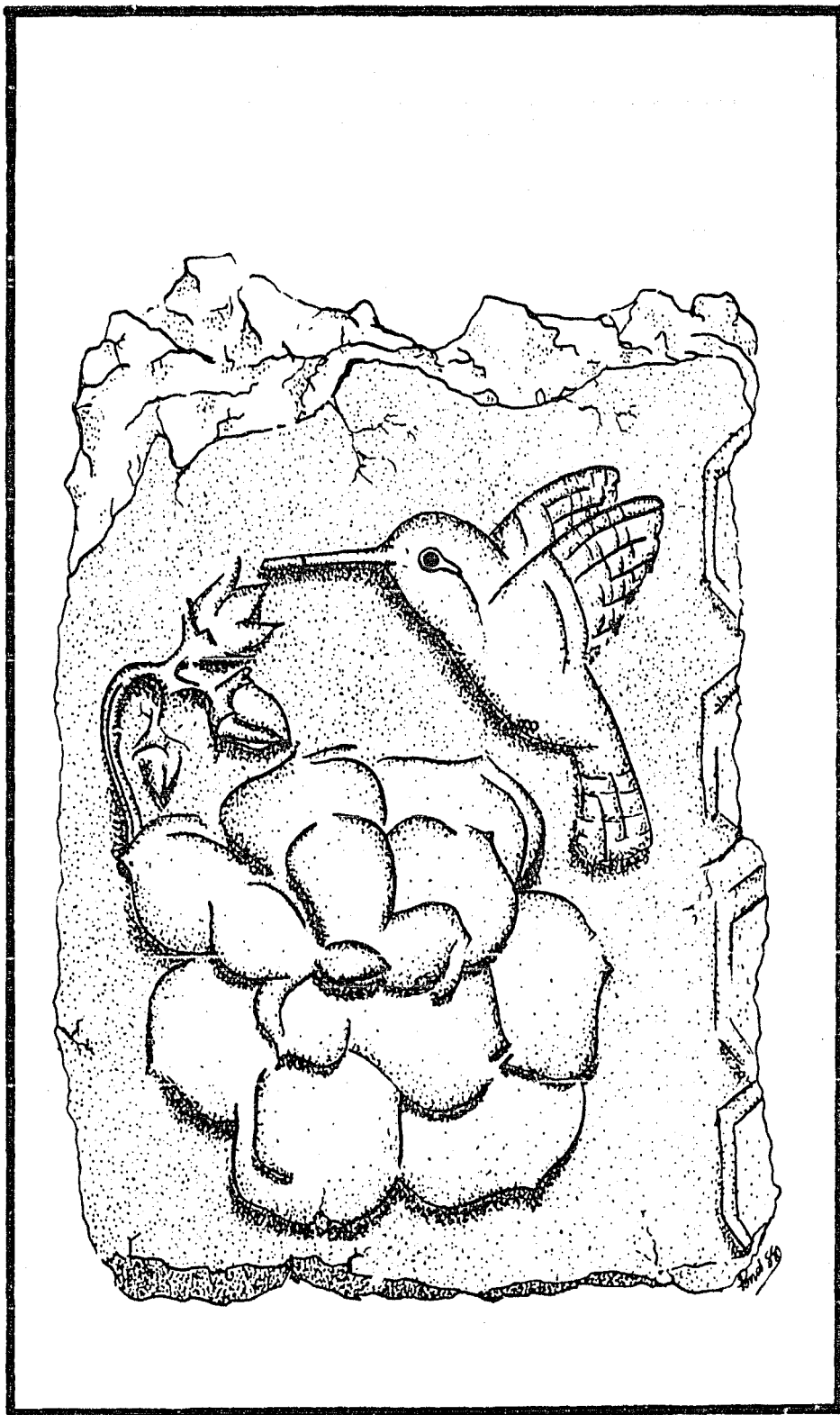
E. gibbiflora tiene muy pocos visitantes florales, es polinizada por colibríes de la especie Cynanthus latirostris. La producción de néctar es continua y el máximo volumen se da a la 9:30 horas, este patrón de producción se relaciona con el patrón de actividad del polinizador.

En cuanto a las características del néctar se observó que este tenía una muy alta concentración de azúcares, la cual se mantenía constante en el transcurso del día. Las flores de distinta edad producen diferentes cantidades de néctar, relacionándose esta característica con el período de receptividad de los estigmas, la dehiscencia de las anteras y la apertura de la flor.

Las flores duran abiertas de 7 a 8 días, mediante polinizaciones controladas se pudo observar que son autocompatibles, pero se requiere de la visita del polinizador ya que en ausencia de este la producción de frutos y semillas es muy baja.

Se evaluaron algunos aspectos del patrón de forrajeo del polinizador, el colibrí C. latirostris, así como la cantidad de energía diaria que requería para cubrir sus gastos energéticos. La conducta del polinizador fue agresiva y se observó que mantenía una cierta área bajo su control, no permitiendo que otros colibríes se aproximaran, reduciendo por esta razón el flujo de polen entre plantas. Los gastos energéticos diarios del colibrí fueron de 24.8 kj, y la cantidad de energía potencial que se encontraba en el néctar de las flores en cada área que era defendida fué en promedio de 24.84 kj.

También se evaluaron varios aspectos poblacionales de la reproducción, donde se encontró que la población con la que trabajo estaba limitada en la producción de frutos tanto por la falta de recursos como por la falta de polinizadores.



Capítulo I. Introducción General

INTRODUCCION GENERAL

(a) La Polinización: un sistema mutualista.

En la actualidad los trabajos de las interacciones biológicas son un elemento central en el estudio de la ecología y de la evolución (Oyama, 1986). Uno de los grandes retos de la de la biología evolutiva es el entender como las interacciones interespecíficas han influenciado las tasas de evolución y los patrones de radiación y como la evolución afecta a las interacciones y de este modo la estructura de las comunidades ecológicas (Futuyma, 1986).

En particular, los sistemas de interacción entre plantas y animales han sido intensamente estudiados y han contribuido en gran medida al crecimiento de la "ecología evolutiva" como un enfoque primordial en los estudios ecológicos de campo (Feinsinger, manus.). Esto se debe a que un interes fundamental de la ecología evolutiva son las consecuencias adecuacionales de diferentes "tácticas" y los sistemas planta-animal ofrecen muchas posibilidades para dicho estudio, (Pianka, 1982).

Estos estudios han permitido el entendimiento de las poblaciones en si mismas y han sido usados para tratar de entender a las comunidades. Incluso se propone a dichas interacciones, depredación, competencia, mutualismo, etc., como los factores que van determinando la estructuración de las comunidades y posiblemente su posterior evolución (Krebs, 1978; Pianka, 1982). En particular dos intentos para tratar de entender como es que se estructuran las comunidades lo ofrecen los trabajos realizados con gremios de colibríes llevados a cabo por Feinsinger (1976), Montgomerie y Gass (1981) y Murcia, (1987)

De las interacciones poblacionales el mutualismo es particularmente interesante ya que en dicho sistema los individuos mutualistas de una especie aumentan sus tasas de sobrevivencia, reproducción y crecimiento cuando se encuentran en presencia de los individuos de la otra especie interactuante (Begon, et al, 1986). La definición de mutualismo mas general y comunmente aceptada es la dada por Boucher, et al (1980): "mutualismo es una interacción entre dos especies la cual resulta benefica para ambos". Sin embargo y como lo hacen notar los mismos autores el termino "beneficio" puede entenderse desde 2 niveles o enfoques distintos: el primero en el que el beneficio es a un nivel individual, en terminos de la adecuación relativa de los organismos. Esta definición es adecuada desde la perspectiva evolutiva, sin embargo es inadecuada cuando se le considera a un nivel poblacional, donde se involucra un balance de adecuaciones positivas y negativas (Boucher, et al 1981). Por ejemplo muchos animales frugivoros consumen algunas semillas y dispersan otras. El resultado neto de esta relación, depredadora y mutualista, pueden ser un incremento o un decremento en la población de plantas.

El segundo enfoque considera el efecto poblacional, asume y aplica modelos como los de Lotka-Volterra que consideran las tasas de crecimiento de las poblaciones interactuantes de una especie como función de los cambios en las poblaciones de la otra especie interactuante (Krebs, 1978; Pianka 1986).

Un modelo interesante de la dinámica de la interacción de un polinizador y una planta puede verse en Soberon y Martínez del Rio (1981).

Así la definición a nivel individual considera cambios en la adecuación (W_i) de individuos de la especie uno cuando interactúan con individuos de la especie dos, mientras que la definición a nivel poblacional relaciona los cambios en la tasa de crecimiento de la población uno (dN_1/dt_1), a cambios de una segunda población (dN_2/dt_2), Boucher et al (1982), Krebs (1978), Pianka (1982).

Un ejemplo clásico de un sistema mutualista es la relación planta-polinizador. En dicha relación la planta va a ofrecer una recompensa (generalmente néctar y polen) al polinizador para que éste transporte sus granos de polen a los estigmas de otra flor, asegurando así la fecundación y obteniendo otros beneficios como transporte de polen a grandes distancias, menor desperdicio de polen, incremento en las posibilidades de éxito en bajas densidades, etc. El beneficio para ambos parece obvio: la planta logra una fecundación exitosa y el visitante cubrir sus necesidades energéticas. Sin embargo numerosos estudios han demostrado que esta idea no es tan simple y que en este sistema están involucrados muchos otros factores. Una interesante discusión al respecto es la que plantean Begon et al (1986) Feinsinger, (1983a), Feinsinger, (manus.), Heinrich, (1981), Heinrich y Raven, (1972), Soberón y Martínez del Rio, (1985) y Stiles (1981). Donde se hace notar la complejidad del sistema que involucra una serie de fuerzas selectivas que pueden llegar a ser conflictivas, con sus respectivas consecuencias ecológicas.

Desde la perspectiva de la planta podemos esperar que la selección actuando sobre ellas va a favorecer características que aseguren la recepción de numerosos granos de polen genéticamente compatibles y que aseguren la dispersión de dichos granos a numerosos estigmas conoespecíficos, Feinsinger (1983a). Su vector de polen contactaría anteras y estigmas, se movería rápidamente entre plantas y sería constante a una sola especie de plantas. Para forzar a que el polinizador visitara muchos individuos la selección favorecería la producción de pequeñas cantidades de néctar por flor y por planta. Disminuyendo así sus propios gastos, (Heinrich y Raven, 1972; Heinrich, 1981).

Por otra parte, y de acuerdo a la teoría del forrajeo, (Feinsinger, 1983a) los polinizadores que visitan a las flores por el néctar intentarían maximizar la energía ganada y minimizar la energía gastada en obtener la mayor proporción de néctar con el

menor movimiento. Incluyendo en su ruta de forrajeo varias plantas de diferente especie, Feinsinger, (1983a), Feinsinger, (manus.), y Heinrich, (1981). En resumen el polinizador lo que trataría de minimizar sería el tiempo gastado en obtener una cierta cantidad y el visitar muchas flores lo elevaría.

Las relaciones polinizador-planta en cuanto a la energética del sistema involucran muchos factores que pueden llevar a un balance. Factores como densidades de plantas y animales, ambientales como temporadas de secas y lluvias, etc. (Feinsinger, manus). Y que además pueden influir de forma determinante en la estructura reproductiva de las poblaciones de plantas (por ejemplo se puede ver a Martínez del Río y Búrquez, 1984).

Es dentro de este contexto que han surgido ideas como las de "coevolución", propuesta originalmente por Ehrlich y Raven (1964) y retomada por muchos otros autores, (Janzen, 1980 y Futuyma y Slatkin, 1983a).

La coevolución se propuso como un mecanismo explicativo para tratar de entender las diversas interacciones biológicas a través de la comprensión de sus posibles historias evolutivas.

La coevolución en general se entiende como "un cambio en una característica de los individuos en una población en respuesta a una característica de los individuos de una segunda población, seguida de una respuesta evolutiva de la segunda población a un cambio de la primera", Janzen, (1980).

Sin embargo el describir una relación coevolutiva es muy difícil, ya que las evidencias que se requieren para demostrar que un proceso coevolutivo ha ocurrido son muy difíciles de obtener (Futuyma y Slatkin, 1983a). Además de que el concepto de coevolución en sí mismo tiene muchas limitaciones. Por ejemplo el asumir una especificidad, reciprocidad y simultaneidad entre los individuos interactuantes, (Futuyma y Slatkin, 1983a).

Oyama (1986) hace una crítica a dicho término y propone una serie de restricciones a la teoría coevolutiva, agrupándolas en diversos niveles: geológico, ecológico, genético, y conceptual. Lo que se concluye actualmente al respecto es que quizá el tipo de evolución conjunta más común en la naturaleza sea el de "coevolución difusa" (Futuyma, 1986). En donde las relaciones o interacciones no se consideran de uno a uno sino que se consideran a todas las poblaciones de las diferentes especies que interactúan en un momento dado. Dos buenos libros que resumen mucho del conocimiento actual de la teoría coevolutiva y que proporcionan varios ejemplos pueden verse en Futuyma y Slatkin, (1983b) y en Gilbert y Raven, (1980).

(b) Historia y Perspectivas de la Ecología de la Polinización

La idea central en la que se basa el estudio de la polinización, biología floral según Knuth (1894), antecología según Baker (1979) o ecología de la polinización Faegri y van der Pijl

(1979) es el reconocimiento de la sexualidad de las plantas, actuales y viejas practicas en la agricultura han apuntado a un aumento en de la producción de frutos y semillas por medio de polinizaciones cruzadas (Faegri y van der Pijl, 1979; Levin y Kerster, 1974).

La sexualidad de las plantas fue reconocida desde hace mucho tiempo. Fue Linneo quien resalto la importancia de las flores y sus partes e incluso propuso y baso su división del reino vegetal en la morfología floral, aunque fueron otros autores como Koelreuter (1733-1806) y Sprengel (1750-1816) los primeros en aportar ideas claras a la ecología de la polinización (Faegri y van der Pijl, 1979).

Dentro de las aportaciones de los dos autores mencionados anteriormente se cuentan las descripciones de la polinización autogámica, la polinización entomófila y la anemófila, así como la descripción e interpretación de diversas partes y conductas florales, como la diferencia entre antesis diurna y nocturna, las guías y protección de nectarios, la función de la corola como órgano de atracción a los polinizadores, etc. Todas estas ideas apuntaban a la existencia de una adaptación mutua entre plantas y polinizadores, (Faegri y van der Pijl, 1979).

Posteriormente los estudios de polinización se vieron estancados por casi un siglo y no fué sino hasta que Darwin publicó una serie de trabajos al respecto que el estudio de la polinización tomo un nuevo impulso, pero ahora bajo el contexto de la "teoria de la evolución por seleccion natural", propuesta por el mismo Darwin en 1859 y que dio una nueva visión a el estudio de la biología, (Baker, 1979).

Para Baker (1979) esta primera etapa concluye con el trabajo de Knuth "Handbuch der Blütenbiologie" publicado en tres volúmenes (1895-1905) y que Baker llama el "Viejo Testamento" de la antecología. Esta publicación recopiló todo lo que se sabia al respecto hacia el final del siglo pasado. Toda esta información se referia descripciones cuidadosas de los mecanismos de polinización, morfologías y conductas florales, etc. Sin embargo todos los naturalistas post Darwinianos de esa época estaban influenciados por la ley de Darwin-Knigh, la cual establecia que la polinización cruzada es absolutamente esencial para producir una mayor y más viable descendencia. Ignoraban el fenómeno de la autofertilización e interpretaron todos los aspectos de las interacciones planta-polinizador en terminos de adaptaciones para la polinización cruzada (Baker, 1979; Wyatt, 1983). Estudios más recientes han demostrado que la autofecundación puede resultar ventajosa bajo ciertas condiciones, como en habitats perturbados, en bajas densidades de polinizadores, etc., por ejemplo puede verse a Harper (1977), Fenner (1985) y Schemske y Lande (1985).

A principios de este siglo y hasta los 20's y los 30's la ecología de la polinización sufre un nuevo estancamiento y no fué hasta el período neodarwiniano en donde tomo un nuevo impulso con la consolidación de la teoria sintética de la evolución. Todos

estos nuevos trabajos empezaron a reconocer la importancia del flujo génico en la diferenciación de las poblaciones generando un gran interés por el entendimiento de los sistemas reproductivos y de entrecruzamiento (Martínez del Rio, 1984).

Con toda la nueva información se llega a formar el "Nuevo Testamento" de la antecología (Baker, 1979). La obra a la que se refiere es la de Faegri y van der Pijl "Principles of Pollination Ecology" publicado por primera vez en 1966. Una aportación clave de la nueva antecología es la idea de los "síndromes de polinización", la cual relaciona una serie de características florales que asocian a grupos de flores con grupos de polinizadores, clasificando así a las flores como "flor de abeja", "flor de pájaro", etc. A esta serie de características se le han ido adicionando otras mucho más refinadas como la cantidad y composición química del néctar, (Baker y Baker 1975, Baker 1978, Baker, 1979), y sus patrones de producción (Cruden et al, 1983).

Sin embargo el concepto de síndrome al igual que el de coevolución ha llegado a entenderse como un concepto completamente flexible en donde no solo intervienen un polinizador y una planta sino que comprende otros taxa involucrados como robadores de néctar, parásitos y depredadores de flores, competencia entre plantas por polinizadores, etc., algunos ejemplos pueden verse en Búrquez y Sarukhan (1980), Eguiarte et al (1987) y Gill (1987).

El estudio de la polinización actualmente vislumbra 3 "líneas" principales de trabajo que están muy ligadas entre sí, que integran mucho del conocimiento en biología y que explican en gran parte la evolución de los sistemas reproductivos, estas son: (a) los efectos genéticos de la polinización en las poblaciones de plantas, (b) la conducta de los visitantes, y (c) la energética de la polinización.

Sobre el flujo génico Levin y Kerster (1974) hacen una revisión de lo que se conoce del flujo de polen potencial y real en plantas, relacionando patrones de dispersión de semillas y de polen con la estructura genética de las plantas. También se puede ver a Hamrick, (1987), Handel, (1983) y a Lack y Kay, (1987).

Respecto a la conducta del forrajeo Wyatt (1983) y Waddington (1983) reconocen la importancia de los patrones conductuales de forrajeo de los polinizadores como un factor clave que moldea las poblaciones y comunidades de plantas. La morfología floral, la arquitectura de la planta, los patrones fenológicos de floración, la diversidad de los sistemas reproductivos y el flujo y la estructura génica de las poblaciones puede ser explicada en parte por la conducta de forrajeo del polinizador.

Por otra parte algunos autores sostienen que hay otros factores, como la disponibilidad de recursos y la misma arquitectura floral que pueden influir de forma recíproca en dicha conducta de forrajeo, (Martínez del Rio y Eguiarte, 1987 y

Miller, 1985).

Sobre el presupuesto energético de la polinización el estudio clásico fue realizado por Heinrich y Raven (1972); ellos fueron los primeros en proponer estudios cuantitativos de la energética de los nectarívoros, para tratar de entender los patrones de movimiento, las relaciones entre tasas de secreción de néctar y el flujo de genes entre plantas y la competencia por polinizadores entre especies de plantas. Sobre estas bases se han realizado muchos trabajos, por ejemplo ver a Kodric-Brown y Brown (1978), Montgomerie y Gass (1981) y Lack y Kay (1987).

A partir de las 3 líneas mencionadas anteriormente el estudio de la ecología de la polinización se puede enfocar en 2 niveles más generales: (i) el primero en el sentido de evaluar el efecto de la interacción polinizador-planta en las comunidades, y (ii) desde un punto de vista aplicado, particularmente en la agricultura y en los estudios de conservación (Feinsinger, manus.).

Respecto al primer nivel mencionado se sabe que las consecuencias ecológicas de la polinización, tanto desde el punto de vista de las plantas como de los polinizadores, pueden ser fundamentales en la estructuración de las comunidades, (Heithaus 1974).

La reproducción de las plantas la podemos dividir en dos etapas, la de floración, y la de fructificación, de cada una de estas dos etapas dependen muchos animales, de flores, néctar y polen en la primera y de frutos y semillas en la segunda. Por otra parte los estudios demográficos tienden a ignorar la fase de predispersión de las semillas y se conoce muy poco acerca de las presiones selectivas que actúan sobre dicha fase. Según Fenner (1985) uno de los más importantes riesgos que pueden limitar la producción de frutos y semillas es la falta o la inadecuada polinización. Así la polinización puede reconocerse como un paso importantísimo en la producción de flores de una generación a otra, consecuentemente la ecología de la polinización se ha integrado rápidamente en el balance de factores que integran el fenómeno de la historia de vida de una planta, su demografía y otras áreas de la interacción planta-animal, como predación de frutos y semillas, dispersión, herbivoría, etc. (Feinsinger, manus.).

La polinización aplicada en la agricultura tiene una larga historia (Faegri y van der Pijl, 1979); la inadecuada polinización ha sido reconocida como un factor limitante en la reproducción de plantas cultivadas (Fenner, 1985). Las técnicas de la polinización se circunscriben en gran medida a evitar las barreras de incompatibilidad entre plantas; estas prácticas tienen como objetivo el asegurar la producción de frutos y semillas de plantas cultivadas de interés económico. En muchas de estas los polinizadores son muy importantes ya que en algunos casos solo hay producción de frutos con el polinizador adecuado y la obtención de nuevas variedades también solo se obtienen en las mismas condiciones.

En estudios más recientes se han incluido aspectos como la conducta de forrajeo de los polinizadores y posibles manipulaciones en los componentes de atracción de estos, como la composición química del polen y las preferencias en la constitución del néctar, para lograr mejoras en la producción de frutos y semillas de plantas de cultivo, (Estes, et al 1983).

El otro nivel de futura investigación dentro de la ecología de la polinización aplicada debe ser respecto a los efectos ecológicos de la fragmentación de habitats. Dicha fragmentación tiene importantes, profundos y negativos efectos en todos los aspectos de las relaciones polinizador-flor, afectando las estructuras poblacionales y la microevolución y sobrevivencia de las poblaciones de plantas así como a importantes gremios de polinizadores migratorios, (Feinsinger, manus. y ver a Feinsinger, et al 1987).

- (c) El síndrome de polinización por aves: Ornitofilia, y polinización por colibríes.

Un gran número de taxa animales han sido descritos como polinizadores, desde invertebrados hasta vertebrados. El origen de la polinización biótica pudo ser en el jurásico entre preangiospermas y angiospermas primitivas relacionadas con grupos de insectos, como coleópteros, dípteros, himenópteros, y lepidópteros (Wilson, 1983).

Aparentemente el establecimiento de los síndromes de polinización por vertebrados se dió mucho después que los de insectos (Baker y Hurd, 1968); entre ambos hay grandes diferencias ya que los vertebrados tienen mucho más altos y continuos requerimientos energéticos (Faegri y van der Pijl, 1979). Existe una gran polémica con respecto a varios grupos de vertebrados que se consideran polinizadores, sin embargo por lo que se conoce hasta hoy solo se han establecido dos síndromes para vertebrados: la ornitofilia y la quiropterofilia (Faegri y van der Pijl, 1979).

El síndrome de ornitofilia como tal fue descrito por primera vez por Faegri y van der Pijl (1979). Sin embargo una revisión más actual y crítica que desgloza más claramente los componentes del síndrome y que añade otros aspectos se puede ver en Stiles (1981), la cual resume en la tabla (1).

Como puede verse en la tabla (1) las características que propone Stiles (1981), se ajusta muy bien al síndrome de polinización por colibríes. Sin embargo existen en el continente un gran número de aves percheras que visitan diversas especies de plantas, (Toledo, 1975 y Toledo 1977b), aunque la gran mayoría de las plantas son polinizadas por colibríes, (Faegri y van der Pijl, 1979; Grant y Grant, 1968; Toledo, 1977a).

Lo anterior se debe muy probablemente a que la alimentación

Tabla 1. Síndrome de polinización por aves: Ornitofilia
(modificado de Stiles, 1981)

Características de las aves	Características de las flores
1. Tamaño pequeño; usualmente menos de 20gr.	1. La mayoría de las flores pequeñas, néctar 200µl o menos.
2. Pico delgado, frecuentemente largo y curvado, operculo nasal bien desarrollado.	2. Néctar frecuentemente al final de tubos largos y curvados; partes duras de las flores para evitar su robo.
3. Lengua acanalada, toma el néctar por capilaridad, delgada y ligeramente papilada en comedores de polen.	3. Néctar relativamente diluido, viscosidad baja, frecuentemente en cámaras con entradas estrechas.
4. Absorción rápida del néctar, en el estomago pasan los insectos y muy poco néctar.	4. Néctar con bajo contenido en aminoácidos, fuente de proteínas los insectos.
5. Agilidad para alcanzar flores, especialmente por revoloteo.	5. Cuelgan libremente, viendo hacia afuera o hacia abajo, desalentando visitas de insectos.
6. Conducta agresiva, frecuente la territorialidad	6. Estacionalidad visible, recurso altamente defendible.
7. Buena memoria espacial y temporal, recuerdan flores ya visitadas en diferentes arreglos o grupos florales sobre amplias zonas y por largos períodos de tiempo.	7. Estacionales, distribución comunmente en parches.
8. Movimientos estacionales en base a cambios de abundancia de flores.	8. Variación espacial y temporal en la floracion.
9. Reproducción y o muda cercana a la abundancia floral, el néctar fuente necesaria para llevar a cabo dichas actividades.	9. Regularmente se repiten picos de floración cada año, permitiendo a las aves sincronizar su pico de energía demandada.

de las aves percheras se basa en gran medida en insectos y frutos, y en una pequeña proporción en néctar, (Toledo ,1977a).

Las flores de aves percheras tienen muchas similitudes con las flores de colibríes, como el color, la forma, etc. Algunas diferencias importantes son que las flores de aves percheras se hallan al final de las ramas, las cuales funcionan como percha, dichas flores se encuentran "mirando hacia adentro" de la planta. Mientras que las flores de colibríes se encuentran "mirando hacia afuera" y no ofrecen posibilidades para la percha, (Toledo, 1975). Una diferencia mas fina es en cuanto a la preferencia de ambos por los constituyentes del néctar, donde se ha observado que los colibríes prefieren néctar rico en sacarosa , mientras que las aves percheras néctar rico en hexosas, (Baker y Baker, 1983).

Otra diferencia interesante sugerida por Toledo (1977a), es respecto al tipo de plantas que visitan unos y otros. Toledo (1977a) observó en una comunidad tropical en México que las aves percheras visitaban preferentemente flores de arboles de tallas grandes, y muy raramente visitaban arbustos o hierbas. Mientras que los colibríes visitaban especies de plantas principalmente de estratos bajos, algunos árboles, arbustos y hierbas.

Como ya se discutió, los llamados síndromes tienen un carácter dinámico y flexible dependiendo la relacion flor-ave, en esta caso, de muchos factores.

El ejemplo clasico de polinización por aves y que se considera como el el grupo de nectarivoros mas especializados es el caso de los colibríes (Faegri y van der Pijl, 1979; Stiles, 1981), los cuales se considera que fueron originalmente comedores de insectos. Los colibríes se ajustan bastante bien al síndrome ornitófilo, además de las características mencionadas en la tabla 1, nuevos estudios han contribuido a afinar mas el síndrome para colibríes. En particular para Norte y Centro America Feinsinger (manus.) describe dos tipos de colibríes: de pico corto y de pico largo, frecuentemente curvado. A los colibríes de pico corto y recto (12- 20mm) los considera como menos especializados, explotan flores pequeñas, tubulares y rojas, visitan muchas especies de plantas y frecuentemente establecen territorios. Además estos colibríes visitan flores correspondientes a otros visitantes (de abeja, de murcielago y de esfíngidos) y frecuentemente son robadores de néctar de flores de colibríes de pico largo. Los colibríes de pico largo visitan flores que "corresponden" a las formas de sus picos, por lo que se les considera más especializados, sus flores secretan grandes cantidades de néctar y con altas concentraciones de azúcares.

Nuevos datos interesantes que se han aportado son los que se refieren precisamente a la concentración de azúcar en el néctar de flores polinizadas por colibríes realizada por Baker (1978); en un estudio con 29 especies examinadas encontró un promedio de 21% de azúcares, así como 255 micromoles promedio de aminoácidos en 55 determinaciones, con una proporción de sacarosa de 7 y de una para la hexosa (N=8).

Pike y Waser(1981) en una recopilación de datos de 202 especies estudiadas provenientes de 4 diferentes habitats encontraron un promedio de 25.4% de azúcares en el néctar de flores polinizadas por colibríes.

En particular un estudio en México con 16 flores de diferente especie polinizadas por colibríes lo realizó Cruden et al (1983) en donde encontro una producción promedio de 9.69µl de néctar, un porcentaje de azúcar de 25.4% y 2.74mg de azúcar por flor.

Un estudio mas detallado respecto a la concentración de aminoácidos, antioxidantes, lípidos, alcaloides y proteínas en néctar de flores polinizadas por colibríes puede verse en Baker y Baker(1975).

Respecto a la concentración de azúcares en el néctar de flores polinizadas por colibríes hay toda una discusión ,ya que, a pesar de los altos requerimientos energéticos de los colibríes la cantidad de azúcar en el néctar de estas flores es baja. Las explicaciones en torno a esto van desde un cambio evolutivo de un síndrome (melitofilia) a otro (ornitofilia) (Baker y Baker,1975), hasta las relaciones de las flores con los robadores de néctar y sus legítimos polinizadores (Bolten y Feinsinger, 1978). Una revisión critica de cada una de las hipótesis puede verse en Pike y Waser (1981).Lo interesante de estas discusiones es que aportan mas elementos que se deben considerar para la flexibilidad de los síndromes de polinización.

(d) Biología reproductiva en plantas

Todas las especies de plantas se encuentran en cada etapa de su ciclo de vida con diferentes presiones selectivas que las obligan a tomar diferentes estrategias reproductivas, (Fenner, 1985). Las estrategias de reproducción sexual y asexual tiene una serie de ventajas y desventajas, de forma tal que ambas van a diferir en su valor adaptativo en diferentes circunstancias. Aquí solo vamos a hacer referencia a la reproducción sexual.

Esta diversas circunstancias han llevado a una modificación de la sexualidad de las plantas como forma principal de reproducción, la cual ha seguido diversos caminos en la evolución. Este fenómeno se expresa en la gran variación de los sistemas reproductivos de las angiospermas, (Bawa y Beach, 1981; Domínguez, 1984; Wyatt, 1983).

Los diversos sistemas reproductivos de las angiospermas han evolucionado en función de una serie de factores o compromisos que involucran diversos fenómenos, como: incrementos en la tasa de recombinación, selección sexual, asignación de recursos, selección y exclusión de polinizadores potenciales, depredación de frutos y semillas, etc. Una discusión interesante, así como citas bibliográficas de cada uno de estos fenómenos puede verse en Domínguez, (1985).

De estos factores uno muy interesante es la asignacion de recursos. Durante el ciclo de vida de una planta esta va a tener una cantidad finita de recursos disponibles en forma de energia y nutrientes. La cual va a asignar a tres funciones principales: crecimiento, reproduccion y mantenimiento, (Fenner, 1985). El principio de asignacion dice que los organismos bajo el efecto de la seleccion natural optimizan la reparticion de sus recursos de forma que aumenten su adecuacion, (Pianka, 1982).

Los recursos disponibles para la reproduccion pueden variar dentro de un episodio reproductivo debido a condiciones ambientales, herbivoría, competencia inter e intra específica, enfermedades, etc. (Stephenson, 1981).

La proporcion de la cantidad de energia que se va a asignar a la reproduccion se denomina esfuerzo reproductivo. La fraccion del potencial reproductivo que se realiza va a depender del numero de flores que son polinizadas, del numero de ovulos fertilizados, de la predacion de frutos y semillas y de la habilidad de la planta madre para proveer de recursos necesarios para su desarrollo (Stephenson, 1981).

La falta de recursos y la limitacion de polinizadores han sido discutidos como dos de los fenomenos mas importantes que limitan el potencial reproductivo de las plantas (Bierzichudek, 1981; Fenner, 1985; Stephenson, 1981; Sutherland, 1986).

Bierzichudek, (1981) argumenta que si polinizaciones controladas producen mas semillas que las polinizaciones en condiciones naturales entonces se puede pensar que la reproduccion esta limitada no por niveles de energia si no por la actividad de los polinizadores. Sin embargo Janzen et al (1980) discute que es importante tener este tipo de evidencias a lo largo de varios años de prueba, antes de que se descarte la limitacion por recursos.

La limitacion en la produccion de frutos y semillas por recursos ha sido observada en condiciones experimentales y en condiciones naturales. La reduccion en el area de las hojas por herbivoría, o efectos de sombra, frecuentemente llevan a altas tasas de abortacion, (Stephenson, 1981).

Stephenson, (1981) propone que la abortacion de frutos y semillas va a ser selectiva, lo que va a permitir a la planta madre regular en cierta medida el control en el numero y calidad de la progenie. Para Fenner, (1985) dicha abortacion tambien es un mecanismo mediante el cual la planta madre regula su esfuerzo reproductivo de acuerdo con los recursos disponibles. Asi los frutos que, por ejemplo, van a ser abortados son aquellos que se encuentren danados por parasitos, con una minima cantidad de ovulos fecundados, con anomalías genéticas, etc., (Stephenson, 1981).

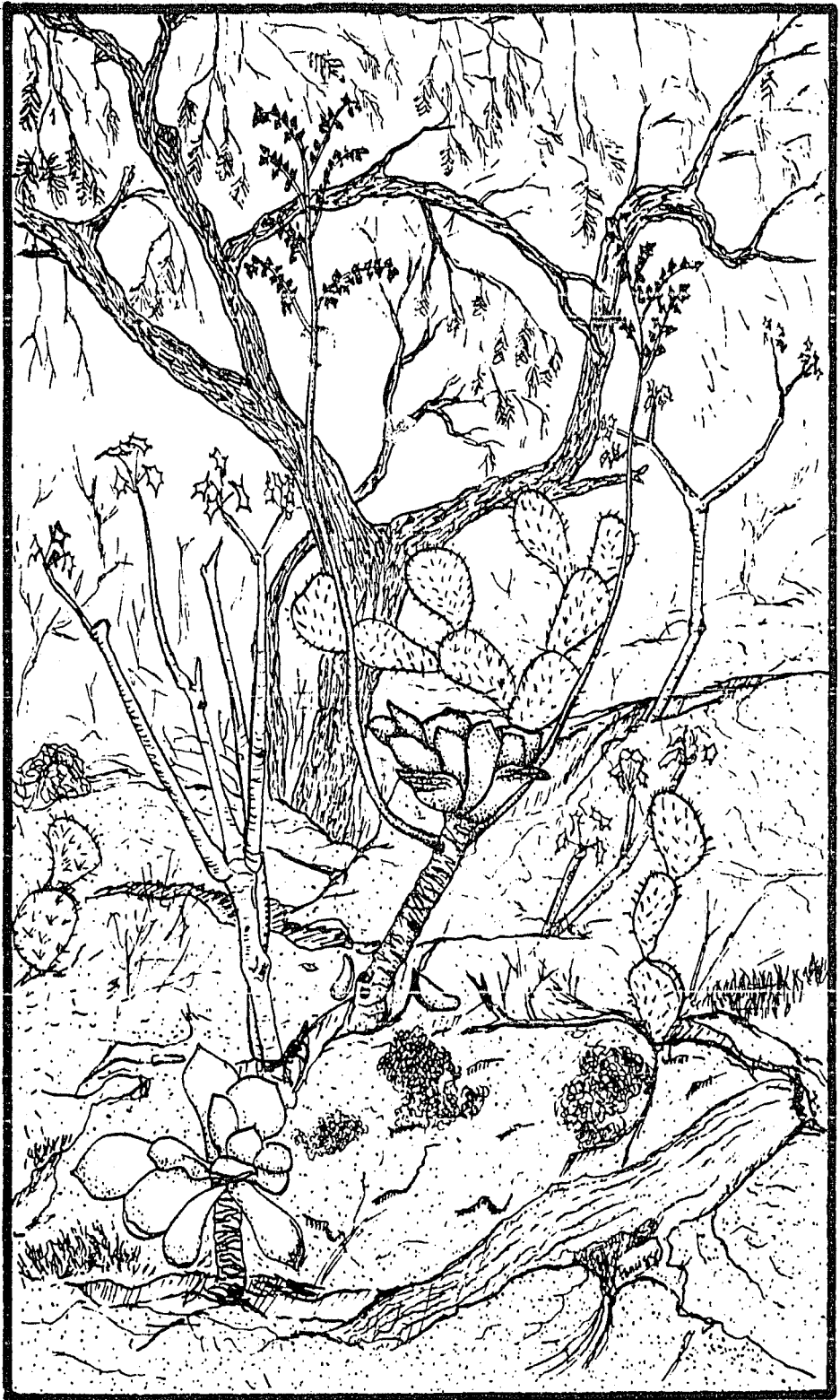
Es evidente que todos y cada uno de los factores que han

tenido influencia en la evolución de los sistemas reproductivos no lo han hecho de forma aislada. Por ejemplo, el argumento en el que se basa la idea de la selección sexual tiene su componente principal en el principio de asignación, ya que los gametos femeninos son mas grandes y por tanto mas costosos que los masculinos. De esta forma se establecen dos estrategias distintas: la de los machos que tratan de maximizar la cantidad de cruzamientos, y la de las hembras que optimizan la calidad, (Domínguez, 1985).

Amhos elementos tienen una estrecha relación con el sistema de polinización, que a su vez también tiene efectos importantes en la producción de frutos, (Sutherland, 1986).

Aparte de todos los elementos que han influenciado en la evolución de los sistemas reproductivos, y a las características de ellos mismos, se han propuesto ciertos indicadores que permiten hacer una serie de predicciones respecto a los tipos de sistemas reproductivos, los tipos de habitats en los que se pueden encontrar, etc. En particular Cruden (1976) y Cruden y Miller (1981) proponen la proporción de polen y óvulos (pollen-ovule ratios) y el índice de hibridización (OCI).

Las características de estos indicadores se presentan en el apéndice (II).



Capítulo II. Objetivos. El Organismo y el Sitio de estudio

OBJETIVOS

En el presente estudio se pretende abarcar los siguientes aspectos de la biología reproductiva de Echeveria gibbiflora DC., en el Pedregal de San Angel, C.U. D.F.:

(a) Conocer la historia natural de las flores de Echeveria gibbiflora:

(i) Su conducta floral: que incluye movimientos florales, ciclo de apertura de la flor, receptividad de los estigmas y dehiscencia de las anteras;

(ii) Producción de néctar: estimación de la curva de acumulación de néctar, cuando y como se ofrece néctar a los visitantes, la cosecha en pie o néctar real disponible y concentración de azúcar en el néctar; y

(iii) Visitantes: mediante observaciones directas ver que tipo de animales visitan a las flores e identificar a su polinizador.

(b) Estimar la energética involucrada en el sistema de polinización de E.gibbiflora y algunos patrones de la conducta de su polinizador.

(c) En cuanto al sistema reproductivo de la planta evaluar los siguientes aspectos:

(i) Características y proporción de polen y óvulos;

(ii) Mecanismos de Compatibilidad;

(iii) Flujo de polen; y

(iv) Producción de frutos y semillas, tanto en condiciones naturales como en condiciones controladas.

(d) Evaluar algunos aspectos del comportamiento fenológico y reproductivo de la población.

Echeveria gibbiflora , la especie de estudio

El género Echeveria pertenece a la familia de las Crasulaceas y fue descrito en 1828 por De Candolle, el cual se basó para proponer al género en 4 especies. Como dato anecdótico es interesante mencionar que De Candolle puso este nombre al género en honor a un pintor botánico mexicano de nombre Atanasio Echeveria, quien realizó 2 pinturas de 2 especies de Echeveria, en las que se basó De Candolle para describirlas, siendo una de ellas E.gibbiflora. Estos dibujos fueron publicados por De Candolle en 1828 en su "Memoire sur la famille des Crassulacees" (Walther, 1972).

El género Echeveria tiene una amplia distribución, cubre una distancia de unos 6436 km. abarcando desde el SW de Texas hasta el NE de Argentina, y se encuentra en altitudes que van de los 900 a los 4200 metros, siendo en México donde se encuentran concentradas gran parte de las especies del género (117 de 124 descritas), lo que sugiere fuertemente que nuestro país ha sido el centro de la especiación del género, (Walther, 1972).

En México se reporta en 22 estados, con una mayor concentración en los estados de Hidalgo (24 especies), Oaxaca (24 especies) y Puebla (23 especies), (Walther, 1972), aunque cabe mencionar que la distribución del género se ha visto limitada debido al cultivo de otras especies.

A E.gibbiflora la podemos encontrar en el estado de Morelos (Walther, 1972) y en el Distrito Federal en Cuajimalpa, Contreras y Tlalpan (Rzedowski y Rzedowski 1979); y particularmente en el área conocida como el Pedregal de San Angel (Alvarez, et al, 1982, Hernández, 1984, y Rzedowski, 1954).

Un mapa de la distribución del género Echeveria y de la especie gibbiflora puede verse en el apéndice I.

Climáticamente el género Echeveria, con pocas excepciones, pertenece a regiones templadas, calientes y subtropicales (Walther, 1972). La mayoría de las especies de Echeveria están habituadas a la carencia casi total de lluvias en invierno y a veranos lluviosos. El género se caracteriza por una preferencia a sustratos rocosos, declives y derrames recientes de lava (Walther, 1972).

Muchas especies del género han sido cultivadas en Europa, Estados Unidos, y México. En nuestro país se cultivan alrededor de 16 especies, dentro de las que E.gibbiflora es cultivada en Tepoxtlan, Mor. (para una mejor revisión de las especies cultivadas en México ver a Walther, 1972).

E.gibbiflora es una planta muy conspicua (fig.1), Reiche (1972) la define como un arbusto

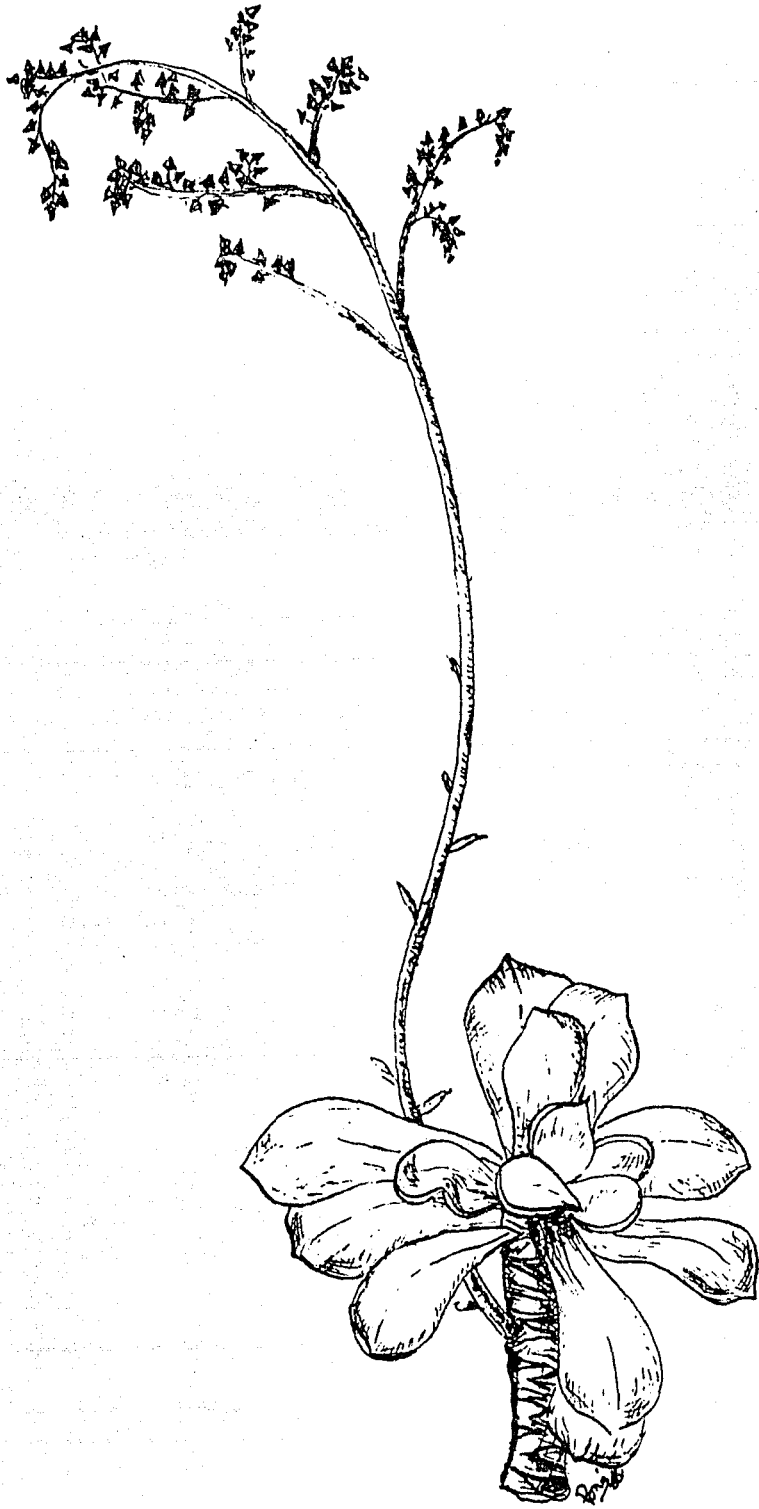


Fig. 1 Echeveria gibbiflora.

carnoso (suculento), presenta tallos gruesos, de aproximadamente 5cm. y pueden alcanzar hasta 1 mt. de longitud (Rzedowski y Rzedowski 1979), las hojas se agrupan en una densa roseta en la parte superior del tallo, pudiendo presentar 15 o más hojas (Walther, 1972), son de forma obado-espátulada de 12 a 30 cm. de largo y de 7 a 15 cm de ancho, por esta forma característica a E.gibbiflora se le conoce como "orejas de burro" (Reiche 1972, y Rzedowski y Rzedowski 1979). El ápice de las hojas es triangular o escotado y están sostenidas por un peciolo corto de 2.5cm de ancho aproximadamente (Walther, E. 1972); el haz de las hojas es concavo y el envés aquillado sobre todo hacia la base; el pedunculo floral tiene hojas semejantes a las de la roseta, pero más reducidas; la inflorescencia es paniculada, ramificada y laxa, casi siempre solitaria y puede alcanzar hasta 1m de altura (Rzedowski y Rzedowski 1979); las flores llegan a alcanzar hasta 2.5cm de largo, son manifiestamente pediceladas, de color rojo y amarillo, el número de flores por inflorescencia varía grandemente dentro del género, algunas veces alcanzan a producirse 100 o más, como en el caso de E.gibbiflora (Parra y Vargas obs.pers. y Walther, 1972).

Las flores de E.gibbiflora son monoicas, con 10 estambres y 5 carpelos con muchos óvulos (Reiche, 1972), el gineceo es apocarpico, los carpelos son libres de la base y están separados, su forma es abotellada (Walther, 1972), los estilos son erectos y a la madurez se curvan en el ápice (Parra obs.pers., Walther, 1972); los sepalos de las flores de E.gibbiflora son desiguales, lanceolados de 7mm. a 1.5cm. de largo; la corola alcanza de 12 a 14mm. de largo, es de forma cilíndrica y pentagonal, con el ápice ligeramente acampanulado, los pétalos se encuentran ligeramente extendidos y profundamente ahuecados en la base donde se disponen los nectarios en forma de elipsoides transversales de unos 3mm. de ancho (Walther, 1972).

E.gibbiflora florece de octubre a enero (Hernández, 1984, Walther, 1972), el periodo de fructificación va de noviembre a enero (Hernández, 1984), y el periodo de dispersión de semillas se da de febrero a marzo (Walther, 1972; Vargas manus.).

Descripción del área de estudio

Localización geográfica y origen:

El presente trabajo se realizó en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel; se ubica en la porción SW de la cuenca hidrográfica denominada Valle de Mexico. Al S colinda con el macizo central del Ajusco, su límite O lo constituye la Sierra de las Cruces y en sus bordes N y E se sitúan zonas urbanas (Hernández 1984). Esta zona está localizada entre los paralelos 19° 20' 33" Y 19° 13' 45" latitud norte y los meridianos 99° 08' 26" longitud y 99° 14' 37" latitud este, (Rzedowski, 1954).

La edad que se le atribuye al Pedregal de San Angel es de unos 2500 años y tuvo su origen en la erupción del volcán del Xitle y conos adyacentes; esta conformado por una gruesa capa de lava que originalmente cubría 80 km. (Alvarez et al 1982). Rzedowski (1954) reporta que el área del Pedregal se redujo aproximadamente a unos 36.5 km², Alvarez et al (1982) y Hernández (1984) reporta para esos años apenas 2.9 km². Esta drástica reducción se debe al incesante avance de la Ciudad de México y de la Ciudad Universitaria.

Sus límites altitudinales corresponden a los 2500 m.s.n.m. en su porción inferior y a los 2900 m.s.n.m. en la superior.

Condiciones climáticas:

De acuerdo con la nomenclatura de García (1964) el clima es de tipo C(W) (W) b, es decir templado subhúmedo con lluvias en verano. El número común de días despejados en el año es de aproximadamente 200 (Hernández 1984), como consecuencia de ello se da una fuerte radiación que junto con la escasa humedad del aire contribuyen a incrementar la transpiración de las plantas y a la rápida evaporación del agua (Rzedowski y Rzedowski, 1979).

La temperatura media anual fluctúa entre los 14°C y los 17°C, dándose un gradiente térmico en función del incremento de la altura, este gradiente es de aproximadamente $\pm 0.6^{\circ}\text{C}$ (Hernández 1984).

En esta zona tenemos una temperatura lluviosa de junio a octubre y una seca que va de noviembre a mayo, con un promedio anual de precipitación de 500 a 700 mm. (Rzedowski y Rzedowski, 1979).

El valor anual promedio de humedad varía entre 61% y 70% y la marcha anual marca valores mensuales de 45% a 63% en la época seca y de 75% a 85% en la lluviosa (Hernández 1984).

Topografía y características del suelo:

El suelo del Pedregal de San Angel se localiza sobre la gruesa capa de lava, es de origen eólico y orgánico principalmente, denominado del tipo litosol, su espesor es de

unos pocos centímetros, de textura arenosa limosa y presenta una gran cantidad de materia orgánica, K y Ca, siendo escaso el N y el P aprovechables (Hernandez, 1984).

La corriente de lava al enfriarse y solidificarse formo un sustrato muy irregular, con gran cantidad de accidentes topográficos que contribuyeron a la formación de macro y microambientes diferenciales, en los cuales se han establecido una gran diversidad de especies vegetales con diferentes requerimientos ambientales (Alvarez et al 1982).

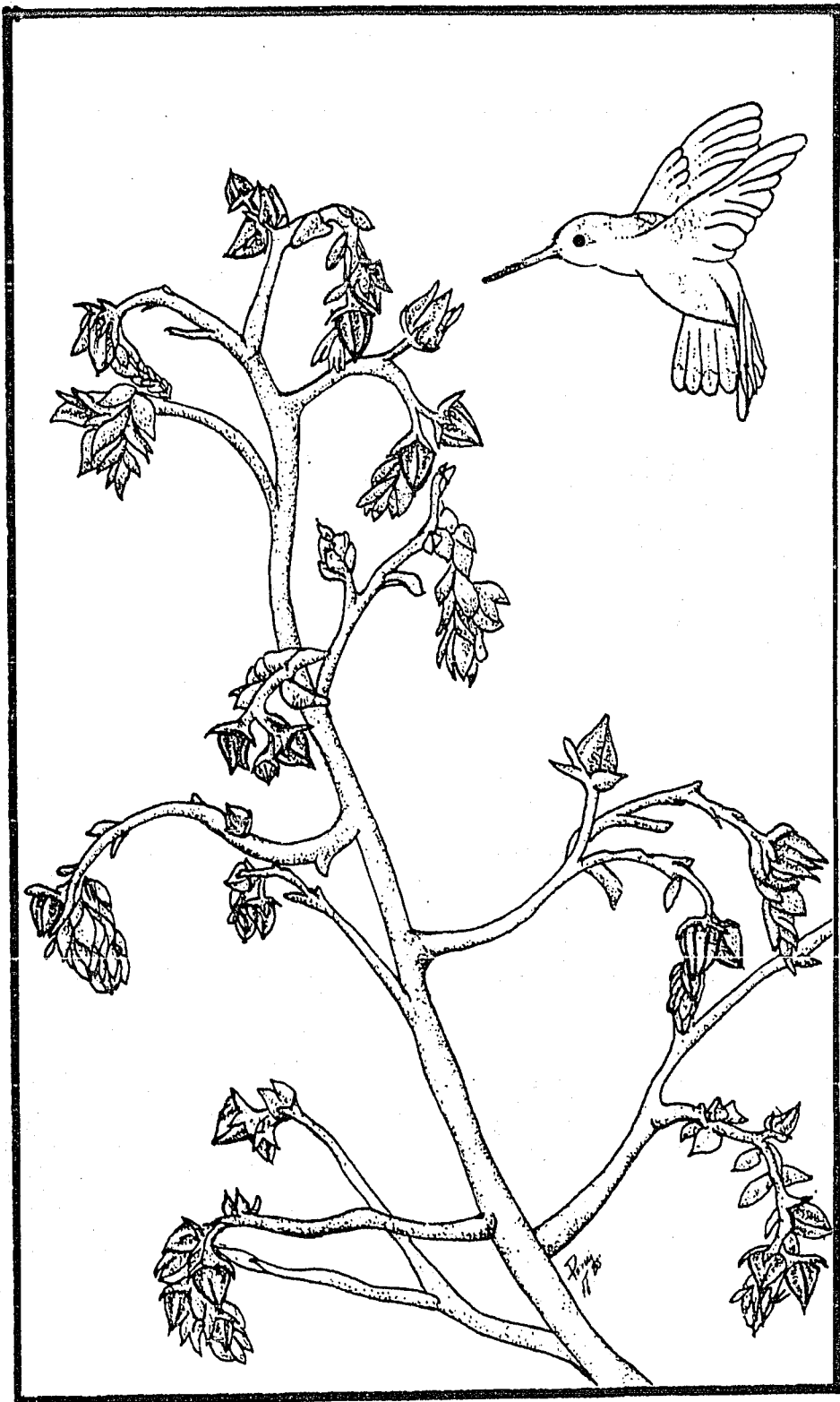
La topografía favorece a su vez características microclimaticas igualmente cambiantes: temperatura, humedad del suelo, profundidad, cantidad de luz incidente, etc., son algunos de factores abióticos que han contribuido al enriquecimiento florístico de la localidad, al ofrecer a las especies vegetales un amplio rango de condiciones microambientales susceptibles de ser aprovechadas (Hernandez 1984).

Vegetación:

Se trabajó en la asociación denominada por Rzedowski (1954) como *Senecionetum precocis*, cuya extensión esta limitada a zonas no alteradas de la Ciudad Universitaria, su límite superior de altura es de aproximadamente 2600 m.s.n.m. (Alvarez et al 1982). Rzedowski y Rzedowski (1979) clasificaron a la vegetación como matorral xerófilo abierto, de estructura muy heterogénea, con grandes diferencias en su composición florística. Este tipo de vegetación responde a condiciones de aridez y, en este caso, de carácter fisiológico, debido a la poca cantidad de suelo desarrollado (Hernández 1984).

Se encuentran muy bien definidos los estratos arbustivo, cuya especie típica y dominante es el Senecio praecox, acompañado de otros arbustos y especies semiarbóreas como: Agave faerox, Dodonaea viscosa, Verbesina urigata, etc. En el estrato herbáceo, donde se encuentran gran cantidad de gramíneas como Aegopogon cenchroides, Muhlenbergia robusta, y Panicum bulbosum, otros componentes del estrato herbáceo son Asclepia linaria, Salvia mexicana, y Priva mexicana, (Alvarez et al 1982, Hernández 1984).

Dentro del Pedregal de San Angel se trabajó en la llamada zona 1 del Proyecto para la creación de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel (Alvarez et al 1982), situada al SW de los terrenos de la Ciudad Universitaria, delimitada al E por la Avenida de los Insurgentes, al S por los límites de los terrenos la Universidad, al W por el Jardín Botánico / la Unidad de Seminarios, y al norte por un circuito vial universitario.



Capítulo III. Biología Floral

Introducción:

Para Percival (1969) la biología floral es el estudio de la vida de la flor, que comienza con la maduración de uno de sus órganos reproductivos, ya sea con la apertura de las anteras y/o el inicio de la receptividad de los estigmas. Terminando cuando las anteras han dispersado todo su polen y cuando los estigmas ya no son receptivos. Loyd (1980, citado en Eguiarte, 1983) considera a el estudio de la biología floral como algo más amplio. Para el la biología floral estudia la producción de flores, el desarrollo de los gametos y los patrones de cruza.

El estudio de la biología floral o ecología de la polinización se ha basado en gran medida en la mera descripción de la historia natural de las plantas, todas estas descripciones cuidadosas de los mecanismos de polinización, morfologías, conductas florales, etc., han contribuido en gran medida al surgimiento de nuevas ideas y conceptos de la ecología de la polinización moderna, como los síndromes de polinización, y a una mejor comprensión de los sistemas reproductivos de las plantas y las relaciones entre estas y sus visitantes, (Waddington, 1983; Wyatt, 1983).

En este capítulo se analizaran varios aspectos de la historia natural de las flores de E.gibbiflora, tales como la conducta floral, que se refiere a los movimientos florales, sus ciclos de apertura, la antesis, receptividad de los estigmas y dehiscencia de las anteras. Además de estos aspectos también se hará un análisis de la producción de néctar de las flores, curva de acumulación, cosecha en pie y concentración de azúcares. Para finalizar este capítulo se hace referencia a los visitantes florales, identificando a su polinizador, correlacionando su patrón de actividad con la producción de néctar.

Metodología:

(A) Conducta floral: Para conocer los aspectos de la conducta floral se marcaron 100 botones apunto de abrir de diferentes inflorescencias escogidas aleatoriamente, dichos botones fueron seguidos durante su ciclo de apertura y cierre, del 23 de noviembre de 1986 al 2 de diciembre de 1986, anotandose las siguientes observaciones:

(i) El diámetro de apertura, se consideraba como inicio de la apertura cuando las líneas de sutura de los pétalos empezaban a separarse, midiéndose con un vernier el diámetro existente entre las puntas de los pétalos.

(ii) Para observar si habia diferencias en la longitud de las anteras y estigmas durante el ciclo floral se marcaron 70 botones a punto de abrir, 10 por edad de la flor, midiéndose la longitud de las anteras y de los estigmas.

(iii) Receptividad de los estigmas, se consideraba que los estigmas se encontraban receptivos cuando la superficie estigmática se encontraba humedecida (H) y no receptiva cuando se encontraba seca (S) (Eguiarte, com. pers.), asimismo se anotaba la presencia (P) o ausencia de polen (A).

(iv) Anteras, se anotaba el estado de éstas: si estaban cerradas o abiertas, y si habían dehiscido si tenían polen o no.

(B) Producción de néctar: la estimación de la tasa de producción de néctar se llevó a cabo el 12 y 19 de diciembre de 1986 mediante 2 métodos: el primero consistió en cubrir 70 flores con bolsas de tul fino para evitar que el néctar fuera removido por algún visitante, cada 2 horas se extrajo el néctar acumulado en cada flor con micropipetas graduadas de 10 μ l, de las 7:20 hrs. a las 17:20 hrs., cada muestra consistía en 10 flores. La concentración de azúcares en equivalentes de sacarosa se estimó con un refractómetro de campo (mod. AO. 10432). El segundo método que se empleó fue el de "cosecha en pie de néctar", para estimar la cantidad de néctar "real" disponible en la población para los visitantes, cada 2 horas se tomaban 10 flores a las cuales también se les medía la concentración de azúcares, este método se llevó a cabo de las 7:30 hrs a las 19:30 hrs (ambos métodos son descritos por Cruden et al 1983, y Cruden y Hermann, 1983)

Otra estimación que se hizo en cuanto a la producción de néctar fue la de medir la cantidad de néctar producido por edad de flor, esta se realizó del 24 de diciembre de 1986 al 2 de enero de 1987, marcándose 70 botones de los que se iban tomando 10 por edad de flor durante el ciclo floral (que dura aprox. 7 días), midiéndoseles también la cantidad de azúcares en el néctar.

Para todas las mediciones de néctar se obtuvieron los miligramos de azúcar en el néctar mediante el método de Cruden et al (1983).

(C) Visitantes: para determinar cuáles eran los visitantes de la planta se hicieron observaciones durante los meses de diciembre y enero, una vez a la semana, las observaciones eran continuas, de las 7 hrs a las 19 hrs, aprox. 12 horas (en total fueron 96 horas de observación) las cuales se realizaban con binoculares (7*35) y con la ayuda de claves de identificación (Robins, et al 1983, y Peterson y Chalif, 1973), registrándose la hora a la que se realizaba la visita, el número de flores que eran visitadas y el visitante que las realizaba.

Todos los análisis estadísticos realizados en este y los posteriores capítulos están basados en los textos de Brockett y Levine, (1984), Daniel, (1983) y Steel y Torrie, (1981).

RESULTADOS:

(i) Movimientos florales: las flores de E. gibbiflora tienen un ciclo floral de 8 días, alcanzando su máxima abertura en las

flores de 4, 5, y 6 día, para disminuir su diámetro de apertura hacia el octavo día y posteriormente cerrar y formar el fruto (fig.2).

Los resultados que se obtuvieron con respecto a las medidas de la flor pueden verse en la tabla II.

Se observó que que las longitudes de los estilos y de las anteras no cambian durante el ciclo floral (fig.3). Aunque a través de dicho ciclo los estilos se curvan un poco hacia la parte externa, pudiendo contactar a las anteras. Este contacto se lleva a cabo hacia los últimos días del ciclo floral (7o y 8o día).

Tabla II. Características de las flores de E.gibbiflora*

longitud total de la flor (mm) ($\bar{x} \pm DE$)	longitud de los estilos (mm) ($\bar{x} \pm DE$)	longitud de las anteras ($\bar{x} \pm DE$)
14.21 \pm 1.78	10.79 \pm 1.06	anteras unidas a la base 7.04 \pm 0.77
		anteras libres 8.63 \pm 0.72

* N=70

Por otra parte se puede observar en la tabla (IV) que las flores de E.gibbiflora se encuentran dentro de las flores mas pequeñas que son polinizadas por colibríes

La conducta de las anteras podemos observarla en la figura 4.

La apertura de las anteras comienza a partir del primer día, pero es entre el tercero, cuarto y quinto día cuando estan completamente dehiscentes y con gran cantidad de polen expuesto. En la figura (4) tambien podemos apreciar que la remoción del polen comienza a partir del tercer día, aumentando considerablemente hacia el quinto y sexto día

Respecto a la receptividad de los estigmas encontramos que se empieza a manifestar en forma importante a partir del segundo día, encontrándose entre las flores del tercer, cuarto y quinto día una gran cantidad de polen. En las figura 5, se puede observar la conducta de los estigmas. En dicha figura se observa el porcentaje de estigmas que tenían la superficie estigmática húmeda y el número de estigmas con polen.

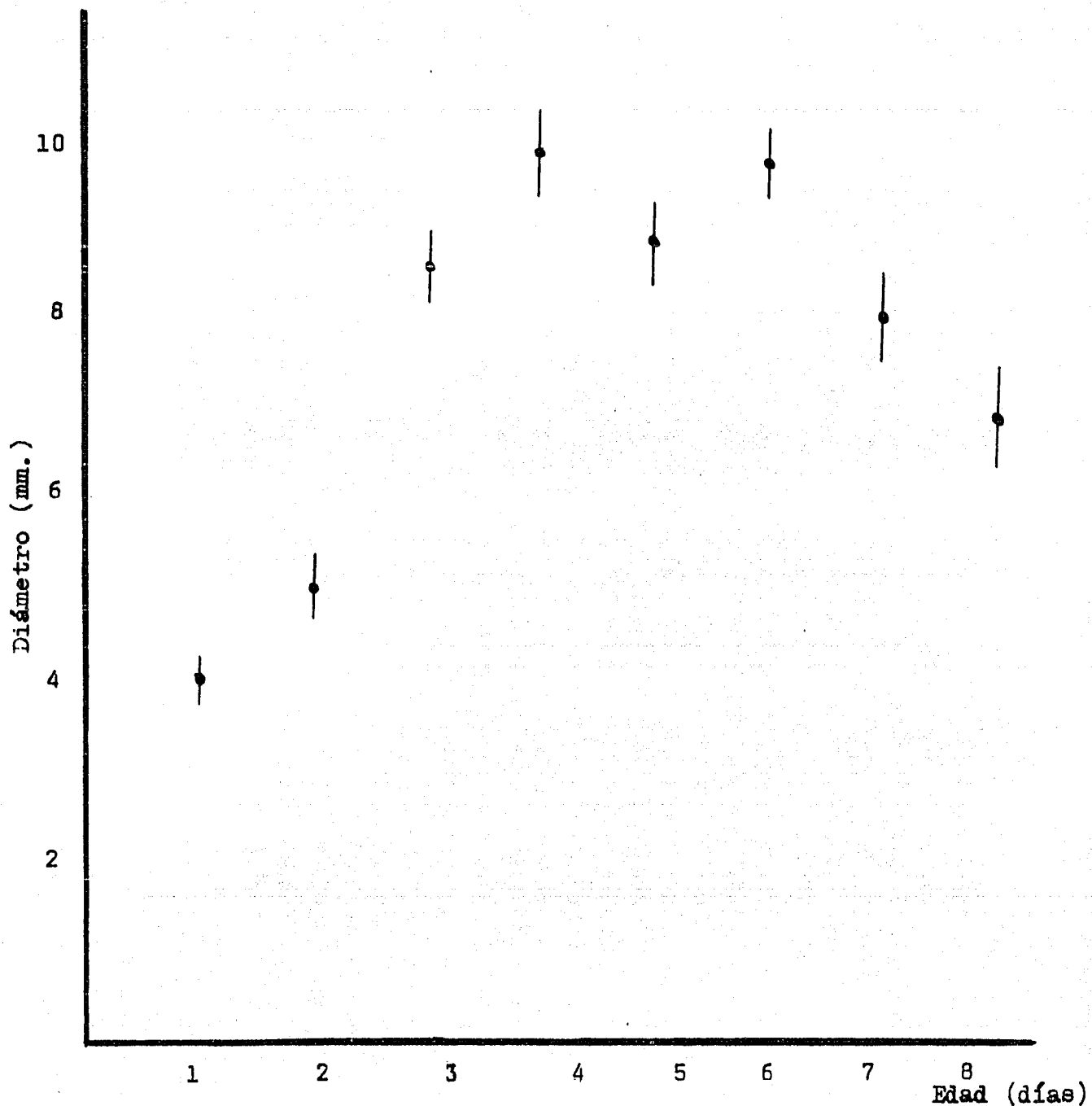


Fig. 2. Apertura de las flores en función de la edad de la flor ($\bar{x} \pm DE$, N=10 para cada punto)

(ii) Néctar: la acumulación de néctar en la flor se da de manera casi constante en las primeras horas del día, hasta alcanzar un pico máximo de acumulación aproximadamente a las 9:20 AM, con una cantidad de $14.5 + 6.26 \mu l$ ($\bar{x} \pm DE$, N=10), para mantenerse constante durante el resto del día, fig.(6a). Las flores que se utilizaron para estas mediciones fueron de entre el cuarto y sexto día de edad.

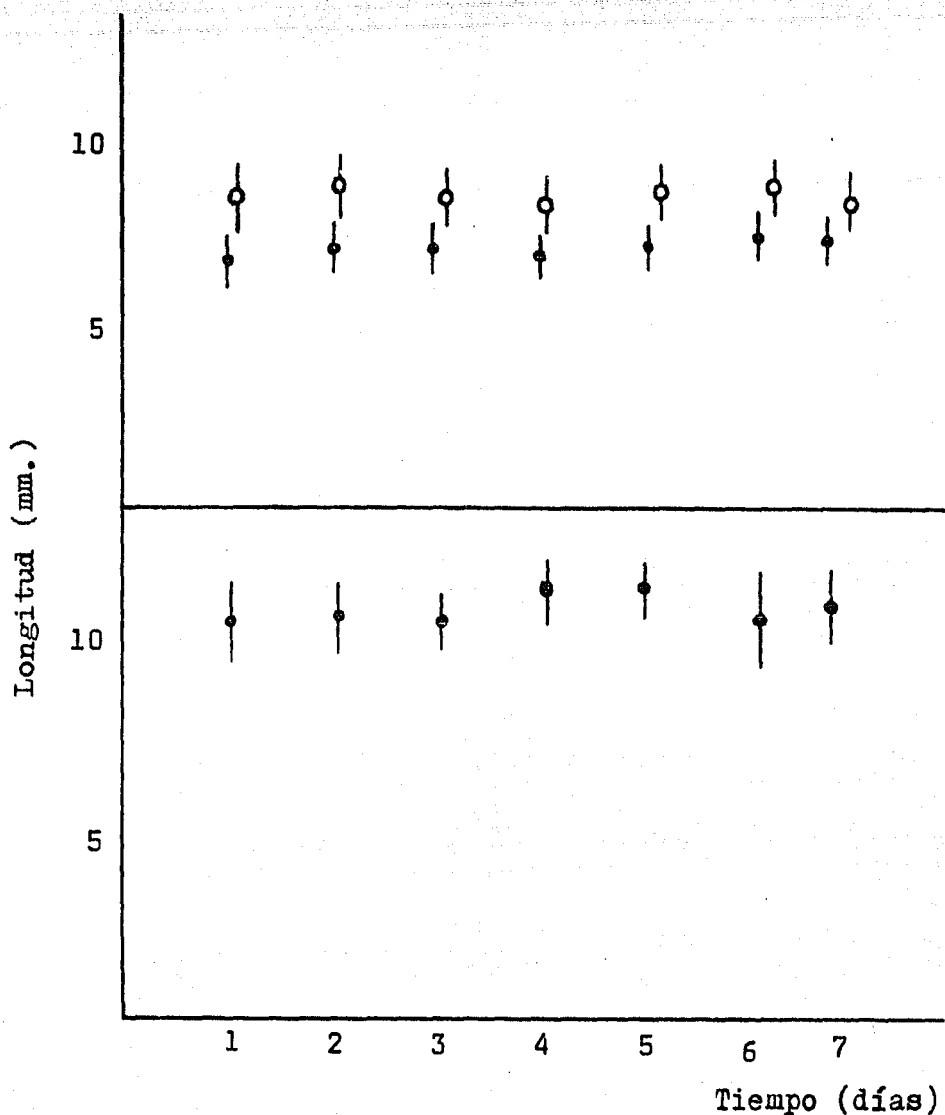


Fig. 3 (a) Cambios en la longitud de las anteras en el transcurso del ciclo floral, ($\bar{x} \pm DE$, N=10 para cada punto). Los círculos cerrados son para las anteras que están unidas desde la base. Los círculos abiertos para las anteras libres.
 (b) Cambios en la longitud de los estigmas en el transcurso del ciclo floral, ($\bar{x} \pm DE$, N=10 para cada punto).

En cuanto a la cantidad de néctar "real" disponible en la población (cosecha en pie) se observó que se mantiene constante a lo largo del día $7.91 + 4.6\mu\text{l}$ ($\bar{x} \pm DE$, de los intervalos de las 7:30 a las 13:30 y de las 17:30 a las 18:00, N=60) con un aumento en el intervalo de las 13:30 a las 15:30 donde alcanza un pico de acumulación de $10.98 + 8.08\mu\text{l}$ ($\bar{x} \pm DE$, N=10), para bajar nuevamente en los siguientes intervalos fig. (6b). Sin embargo un análisis de varianza mostro que no había diferencias significativas en esta producción en el transcurso del día ($p < 0.005$).

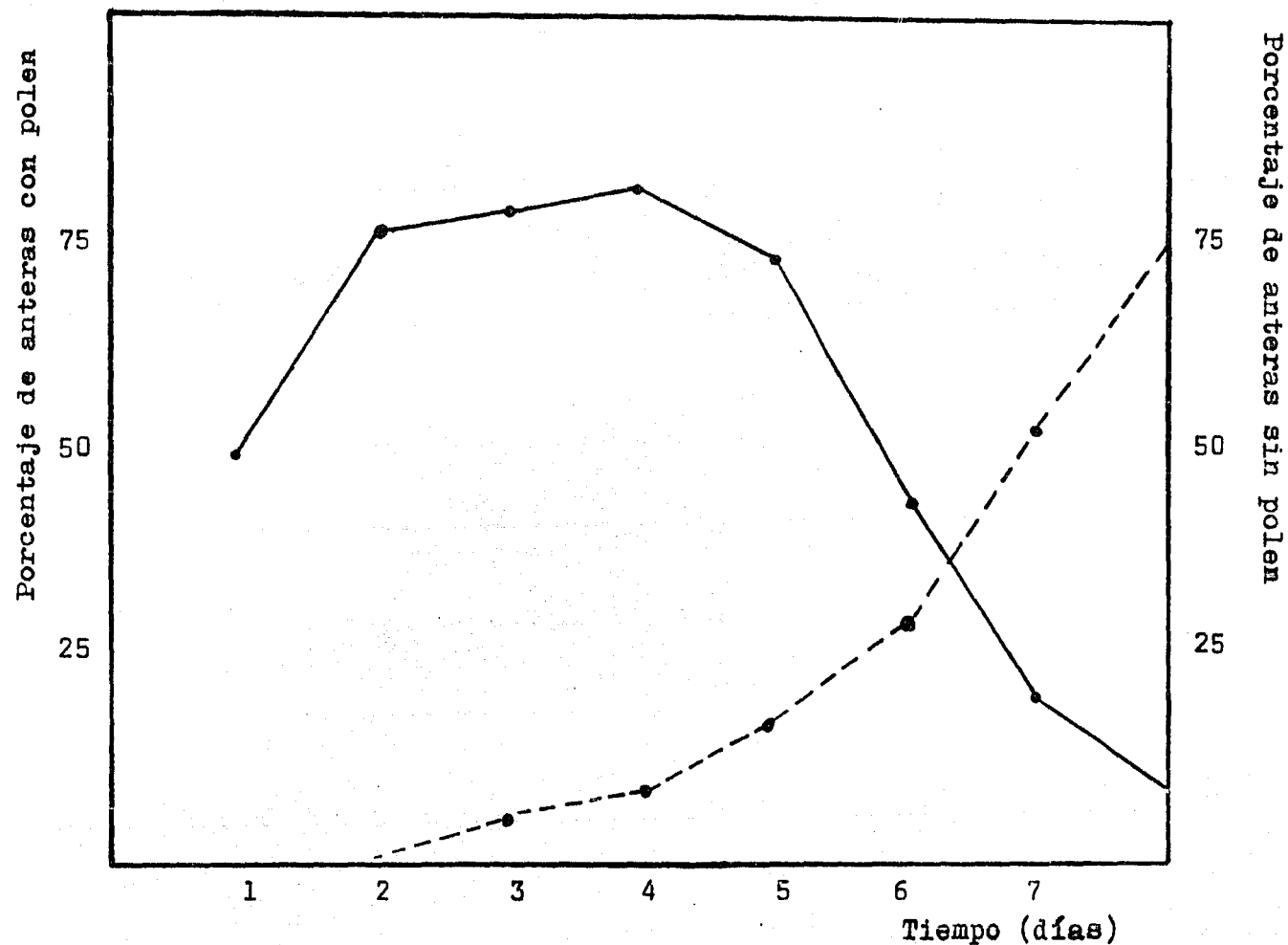


Fig.4 Se muestra el porcentaje de anteras con polen, línea continua y el porcentaje de anteras sin polen, línea punteada en función del tiempo. .

En la acumulación de néctar por edades de las flores se encontraron diferencias significativas mediante un análisis de varianza ($p < 0.005$), fig. (6c). Para detectar entre que edades de flores, había diferencias en cuanto a dicha producción se realizó un análisis de diferencias significativas mínimas ("LSD"), el cual mostro los resultados expuestos en la tabla (III).

Tabla III Análisis de diferencias significativas mínimas para la acumulación de néctar por edad de flor.

Edad	Acumulación de néctar ($\bar{x} \pm DE$, en μl)	Difcias. significativas*	N
1	3.49 \pm 3.91		10
2	9.46 \pm 5.5		10
3	10.50 \pm 5.96		10
4	18.23 \pm 12.72		10
5	21.10 \pm 7.07		10
6	20.08 \pm 8.93		10
7	14.49 \pm 6.09		10

* Las líneas verticales indican las edades entre las que no hay diferencias significativas ($p > 0.01$).

En cuanto al porcentaje de azúcar por edad de flores no se encontraron diferencias significativas, (ANOVA, $p > 0.005$).

Las características del néctar en cuanto a sus porcentajes de azúcar en equivalentes de sacarosa y a los miligramos de azúcar se muestran en la fig. (7)

Como se puede observar tanto el porcentaje como la cantidad en miligramos no cambia en el transcurso del día. Lo que es interesante notar es el alto porcentaje de azúcar encontrado, que se ubica en un rango de 30% hasta un 50%, con un valor promedio de 43.74 ± 6.77 (N=70). La cantidad promedio de los miligramos de azúcar encontrados es de 5.09 ± 1.41 (N=54).

(iii) Visitantes: El número de visitantes de las flores de E.gibbiflora, que se obtuvo en un total de 96 horas de observación es bastante bajo. Las flores tienen parásitos (áfidos) y son visitadas por algunas hormigas. En un par de ocasiones se observó a una mariposa y a una abeja intentar visitar a la flor sin lograrlo. Durante el día y intervalos más o menos regulares las flores eran visitadas por una especie de ave perchera, Saltripearus minimus, la cual se perchaba en las inflorescencias y picoteaba a las flores, alimentándose aparentemente de los áfidos que ahí se encontraban, sin causar un daño aparente a las flores.

El único polinizador legítimo que se observó que contactara las anteras y los estigmas fue el colibrí Cyanthus latirostris, (ver capítulo V).

En cuanto a la frecuencia de visitas de este colibrí se observó que presenta 2 picos de actividad durante el día, el primero que se iniciaba a las 9:00 hrs y terminaba a las 13:00 hrs, aproximadamente, y el segundo que se iniciaba a las 16:00 hrs y terminaba a las 18:00 PM aproximadamente, con una ausencia total de visitas entre las 13:00 y las 15:30 hrs.; fig.(8)

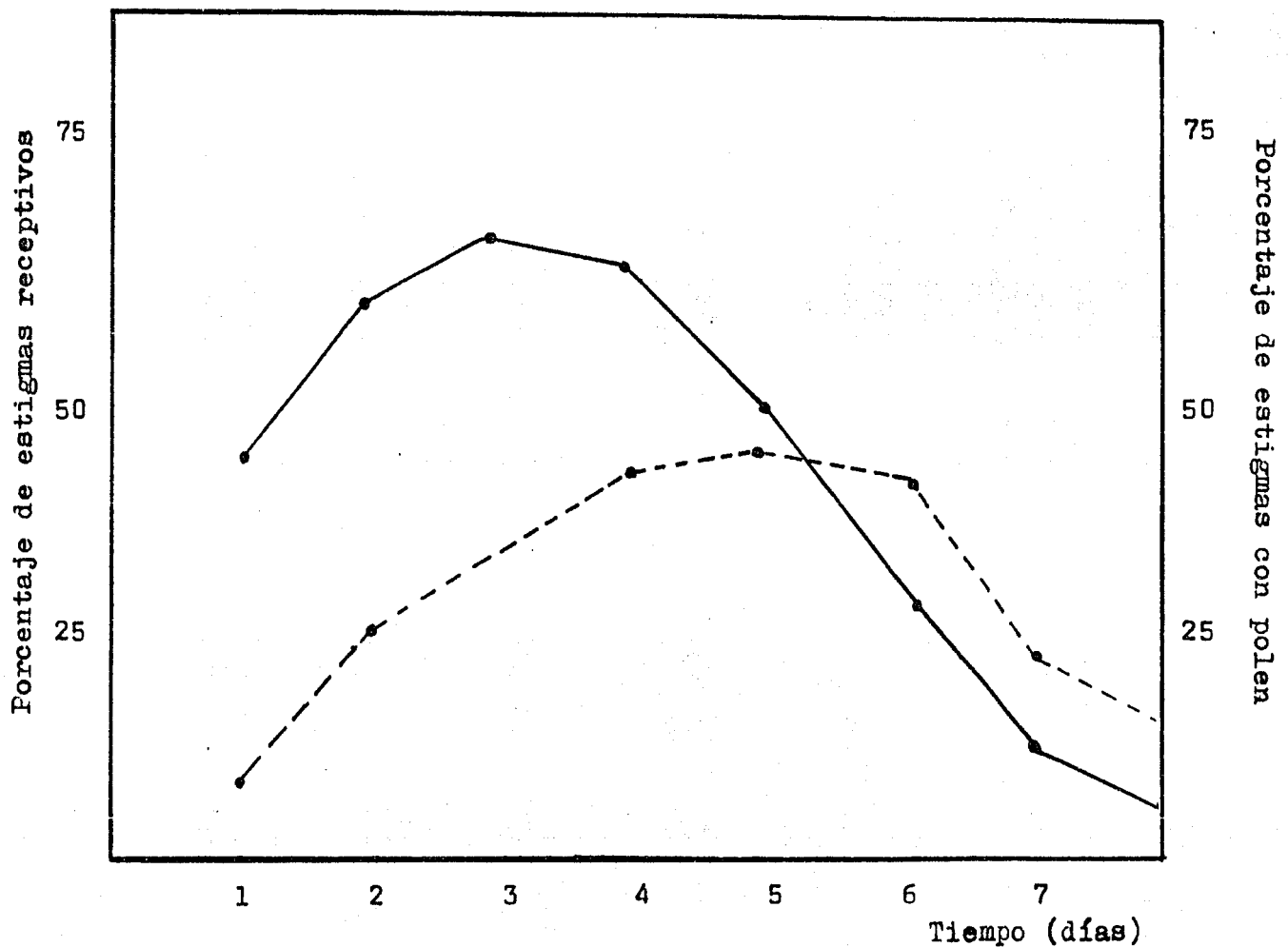


Fig. 5 Porcentaje de estigmas receptivos, línea continua y número de estigmas con polen, línea punteada, en función del tiempo

Como puede observarse en dicha figura la frecuencia de visitas se inicia justo cuando se alcanza el máximo pico de acumulación de néctar, incrementándose hasta alcanzar un máximo (en la mañana) entre las 11:00 y las 13:00hrs.

Es interesante observar en la figura (6b) que hay un incremento en la cantidad de néctar disponible justo cuando la actividad del polinizador es nula, entre las 13:00 hrs. y las 15:00 hrs. Aunque esta diferencia no resulto significativa.

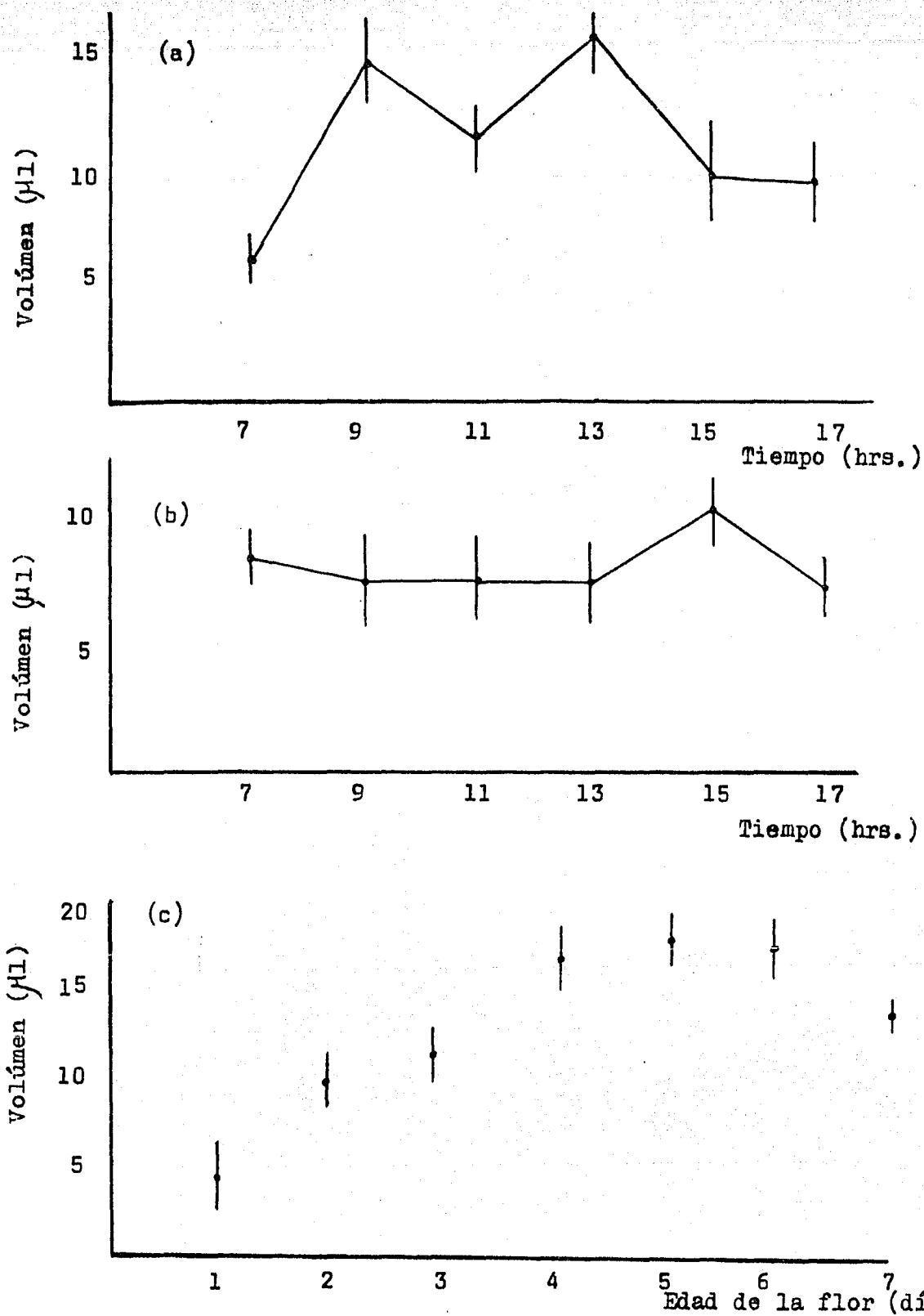


Fig.6 (a) Curva de acumulación de néctar ($\bar{x} \pm EE$, N=10 para cada punto) en función del tiempo.
 (b) Cosecha en pie de néctar ($\bar{x} \pm EE$, N=10 para cada punto) en función del tiempo.
 (c) Producción de néctar en función de la edad de la flor ($\bar{x} \pm EE$, N=10 para cada punto)

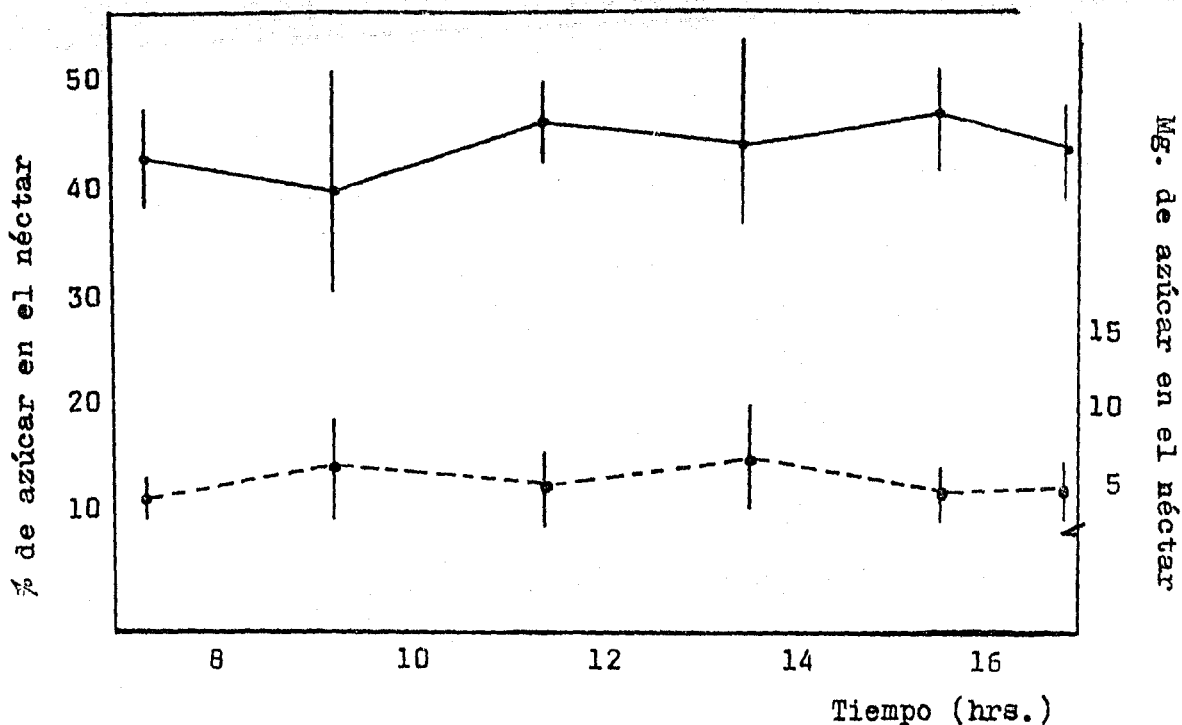


Fig.7 Concentración de azúcar y miligramos de azúcar en el néctar en el transcurso del día. En el eje izquierdo se representa el porcentaje de azúcar en equivalentes de sacarosa en el néctar. En el eje derecho los miligramos de azúcar. Para todos los puntos, ($\bar{x} \pm DE$, N=10).

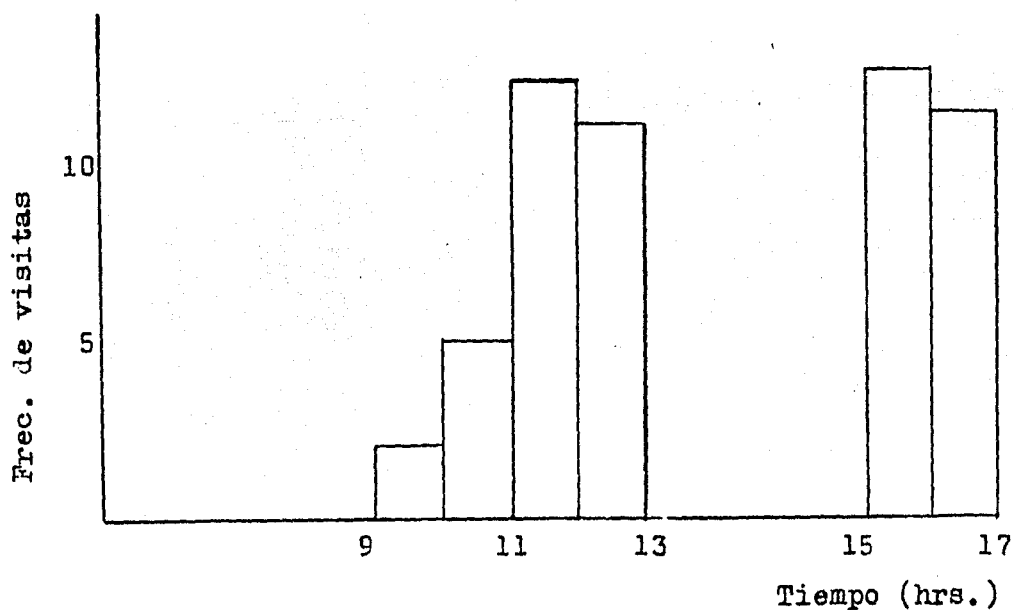


Fig. 8 Frecuencia de visitas del colibrí Cyanthus latirostris en el transcurso del día

Discusión:

Uno de los criterios que se han utilizado para la clasificación de los sistemas reproductivos es la separación temporal o espacial de los órganos reproductivos (Bawa y Beach 1981).

Walther(1972) reporta que en el género Echeveria es muy común la protandria (el polen es removido de las anteras antes de que los estigmas estén receptivos). Sin embargo este proceso no ocurre en E.gibbiflora ya que tanto la dehiscencia de las anteras como la receptividad de los estigmas ocurren al mismo tiempo, alrededor del 4 día. Algo interesante que se puede mencionar es el tiempo que duran abiertas las flores de E.gibbiflora (alrededor de 8 días) ya que la mayoría de las flores que son visitadas por colibríes duran solo un día.

La separación temporal en la madurez de los órganos reproductivos tendría como consecuencia el evitar la autofecundación, lo que llevaría a una estructura reproductiva que se basaría en la fecundación cruzada y con esto un aumento en la tasa de recombinación. Por otra parte el que dichos órganos maduren al mismo tiempo promovería la autopolinización que estaría en dependencia de la existencia o ausencia de los alelos de autocompatibilidad, la expresión concreta de este fenómeno podría observarse en la producción de frutos y semillas.

Aparentemente las flores de E.gibbiflora al curvar sus estilos promoverían su autopolinización al entrar en contacto con sus anteras, lo que sería ventajoso en caso de que alguna flor no hubiese sido visitada por algún polinizador. Sin embargo este mecanismo en E.gibbiflora es ineficiente ya que la autopolinización no se lleva a cabo y si se lleva a cabo la producción de frutos y semillas es muy baja (ver capítulo IV de este mismo trabajo). Esto quizá se deba a que por una parte los estigmas al momento de entrar en contacto con las anteras ya no sean tan receptivos, ya que cuando el contacto puede ocurrir es al final del ciclo floral cuando la flor ya está cerrando. Además de que también es muy probable que el polen pierda su viabilidad al momento en que dicho contacto pueda ocurrir.

Por otra parte las flores de E.gibbiflora tienen otra característica que es importante mencionar. Esta característica se refiere a que las flores se encuentran dentro de las flores más pequeñas que son polinizadas por colibríes, (tabla IV).

En cuanto a las estimaciones de la producción de néctar: la curva de acumulación de néctar y la "cosecha en pie de néctar" correlacionadas con la frecuencia de visitas del polinizador resultan muy interesante. Cruden et al(1983) propone que una curva de acumulación típica es aquella en la que el inicio en la producción de néctar se da antes de que empiece la actividad de los polinizadores, siendo la tasa de producción constante hasta que alcanza un máximo de acumulación donde se detiene. El mismo autor menciona además 2 tipos que él considera excepciones, uno en

Tabla IV. Longitud de flores polinizadas por colibríes

No. de especies	long. de la corola (mm) ($\bar{x} \pm DE$)*	Referencia
21	56 + 37	Toledo (1977b)
9	29 + 11 (11-43)	Bolten y Feinsinger (1978)
12	31.18 + 3.59	Arizmendi (1987)
<u>E.gibbiflora</u>	14.2 + 1.78	este trabajo

* Los números entre paréntesis indican el intervalo mínimo y máximo.

el que la producción de néctar se detiene poco después de que pasa la actividad de los polinizadores y otro en la que la producción no se detiene. La actividad de el polinizador de E.gibbiflora, el colibrí C.latirostris se inicia después de que ha comenzado dicha producción, alrededor de las 10 A.M. Aumentando considerablemente cuando ya se alcanzó el máximo de acumulación de néctar.

Así, la producción de néctar en las flores de E.gibbiflora aparentemente tiene el "comportamiento típico", si observamos la curva de acumulación de néctar esta crece de forma constante hasta alcanzar su pico máximo, para mantenerse más o menos a lo largo del día. Sin embargo si observamos la cosecha en pie de néctar en el momento en que no hay actividad de los polinizadores se da un aumento en la producción, que aunque no resulto significativa puede sugerir que en realidad la producción de néctar es continua en el transcurso del día.

Es interesante notar que hay una clara correlación entre la producción de néctar, la apertura de la flor, la dehiscencia de las anteras y la receptividad de los estigmas.

Así los momentos "importantes" reproductivamente hablando se dan alrededor del 4o día, donde tenemos el máximo de apertura de la flor, receptividad de los estigmas, dehiscencia de las anteras y máxima producción de néctar, lo que indicaría que justo en esos días es cuando la polinización se podría llevar a cabo "óptimamente": el polinizador encontraría las flores más accesibles (diámetro de apertura) además de una buena recompensa y al visitar a las flores estas se encuentran receptivas y con las anteras dehiscentes, por lo que las posibilidades de una fecundación exitosa serían bastante altas.

Algo interesante a discutir en este contexto es el hecho de que las flores de los primeros (1er y 2o) y de los últimos días (6o y 7o) a pesar de que no funcionan en ese momento como una "unidad

reproductiva" producen néctar. Esto tiene como consecuencia el que todas las flores de una inflorescencia funcionen como una "unidad de atracción" para los polinizadores, que como último resultado llevaría a una mayor producción de semillas (Fenner, 1985).

Las posibles ventajas adaptativas en las diferencias en la calidad de néctar, como cantidad y tipo de azúcares presentes, aminoácidos, lípidos, etc., ha sido muy discutido (Baker y Baker, 1975; Baker y Baker, 1983; Pike y Waser, 1981), sin embargo el significado adaptativo en la cantidad de néctar producido aun no se entiende muy bien, así como la variación en la producción de néctar entre plantas de una población y entre flores de las mismas plantas (Pleasants y Chaplin, 1983).

Estas diferencias se han atribuido a variaciones microambientales, como insolación, humedad relativa, condiciones edáficas, estatus nutricional de las plantas, etc., o a otros factores como el peso, tamaño y edad de la planta, (Frankie y Haber, 1983; Feinsinger, manus.; Chaplin, 1983; Stiles, 1975).

Aparte de los factores arriba mencionados, la gran variación que se encontró en la curva de acumulación de néctar puede deberse a varios otros factores, uno de ellos es que las flores muestreadas pudieron ser de diferentes edades entre las que existen diferencias importantes en la producción de néctar.

Diversos autores han mencionado que la cantidad de néctar ofrecido tiene que ser lo suficientemente grande como para alentar muchas visitas, pero que no tiene que ser muy grande ya que el polinizador cubriría sus necesidades energéticas con pocas visitas (Heinrich, 1981; Heinrich y Raven, 1972; Waddington, 1983), así que probablemente la gran variación encontrada entre flores de diferente y de la misma edad funcione como un mecanismo que promueva una mayor movilidad del polinizador y con esto una tasa de entrecruzamiento mayor.

La gran mayoría de las flores polinizadas por colibríes se caracterizan por presentar un porcentaje bajo de azúcar en el néctar, de alrededor de 25% en porcentajes de sacarosa (Baker, 1975; Baker y Baker, 1978; Bolten y Feinsinger, 1978; Cruden, et al, 1983; Gill, 1987; Pike y Waser, 1981), con cantidades medias de unos 2mg. de azúcar en el néctar (Cruden et al 1983; Kodric-Brown y Brown, 1978) y con volúmenes de unos 10 μ l (Cruden et al, 1983), ver tabla (V).

El néctar secretado por las flores de E.gibbiflora tiene 2 características muy interesantes: la primera es que presenta un muy alto porcentaje de equivalentes de sacarosa y la segunda es la alta cantidad de miligramos de azúcar. En cuanto al volumen podemos decir que se encuentra más o menos en el rango normal de flores polinizadas por colibríes.

La baja concentración promedio de azúcar en las flores de colibríes ha llevado a muchos autores a exponer diversas explicaciones (Calder, 1979; Baker, 1975; Bolten y Feinsinger,

1978).

Tabla V. Características del néctar en flores polinizadas por colibríes.

N*	% de azúcar (\bar{x})	volumen (μ l) ($\bar{x} \pm DE$)	mg. de azúcar ($\bar{x} \pm DE$)	Referencia
11	24.01 (12.7-29)	11.7 \pm 6.13 (0.7-29.6)	- -	Arizmendi (1987)
29	21 (12-29)	-	-	Baker (1978)
16	25.4 (9.3-35.7)	9.6 \pm 6.59 (2.2-57.3)	2.2 \pm 1.64 -	Cruden et al (1983)
3	34.39 (27.5-41.7)	7.7 \pm 1.12 (6.4-8.5)	2.33 \pm 0.24 (2.08-2.57)	Kodric-Brown y Brown (1978)
202	25.4 (7.3-66.5)	-	-	Pike y Waser (1981)
E.g.	43.7	8.4 \pm 5.7	5.09 \pm 1.41	éste trabajo

* Número de especies muestreadas

E.g. Valores para Echeveria gibbiflora

Los números entre parentesis son el intervalo mínimo y máximo.

Baker, (1975) propone que las concentraciones en las flores polinizadas por colibríes han evolucionado para maximizar la tasa de energía tomada en el forrajeo.

Calder, (1979) propone que las flores que han evolucionado hacia la polinización por colibríes pueden proveer tanto agua como energía en forma simultánea, dependiendo la concentración adecuada en el néctar de condiciones ambientales.

Bolten y Feinsinger (1978) proponen que las bajas concentraciones de azúcar en el néctar de flores de colibríes no son para atraer a los colibríes sino más bien para detener a los robadores de néctar, como abejas, sostienen que hay una relación directamente proporcional entre la longitud de la corola y la concentración de azúcar en el néctar, proponiendo que las flores con corolas grandes tienen más posibilidades de excluir a los robadores, en base a este criterio clasifican a las flores como accesibles, las cuales se caracterizan por tener corolas cortas y bajas concentraciones, y las inaccesibles, que a su vez tendrían corolas largas y altas concentraciones.

Sin embargo más recientemente Pike y Waser, (1981) presentan

una serie de datos teóricos y empíricos que no dan soporte a las teorías propuestas por Baker, (1975), y Calder, (1979), y dan otros datos que muestran que la hipótesis de Bolten y Feinsinger, (1978) no se puede aplicar como una regla general.

Las flores de E.gibbiflora por la longitud de su corola se agruparían como flores accesibles, según Bolten y Feinsinger, (1978) sin embargo en las observaciones de campo se vio que algunas abejas intentaban posarse en la flor sin conseguirlo, además de que los pétalos son muy gruesos lo que no permite el robo de néctar mediante perforaciones de la corola. Esto lo que sugiere es que si puede haber alguna relación entre la morfología floral y las características del néctar que afecten a los potenciales visitantes florales, ya sea excluyéndolos o permitiéndoles realizar la visita.

Sin embargo es claro que puede haber muchos otros factores que pueden estar influyendo en la evolución de las concentraciones de néctar en las flores, por lo que las explicaciones que se intenten dar deben considerar más aspectos y en un contexto ecológico.

E.gibbiflora se encuentra en habitats xerófitos, además de que florece en la época de secas (Hernández, 1984), siendo la fuerte radiación y la escasa humedad del aire en estos lugares factores que contribuyen a incrementar la transpiración de las plantas (Rzedowski y Rzedowski, 1979). En estas condiciones a E.gibbiflora no le "convendría" gastar mucha agua en producir grandes volúmenes de néctar ya que esto aumentaría sus pérdidas de agua, esto tiene 2 consecuencias inmediatas: la primera es que al tener poco volumen de agua el néctar que se produce es más concentrado y el que sea más concentrado permite, aunque el volumen no sea muy alto, que se cubran todas las necesidades energéticas de polinizador de E.gibbiflora (ver cap. IV de este trabajo).

Pocos son los visitantes de las flores de E.gibbiflora, el más importante de ellos es su polinizador, el colibrí Cyananthus latirostris, el cual aparentemente es el único "beneficiado" del néctar producido por las flores, y el único visitante legítimo (contacta anteras y estigmas).

El bajo número de visitantes tiene que ver sin duda con la escasez de flores en el Pedregal en la época de floración de E.gibbiflora, lo cual reduce drásticamente la cantidad de recursos y con esto la cantidad de polinizadores que pudieran encontrarse en el Pedregal y que dependieran del néctar de las flores para su mantenimiento. Esta misma situación ha sido observada en otras comunidades, por ejemplo puede verse a Heithaus (1974).

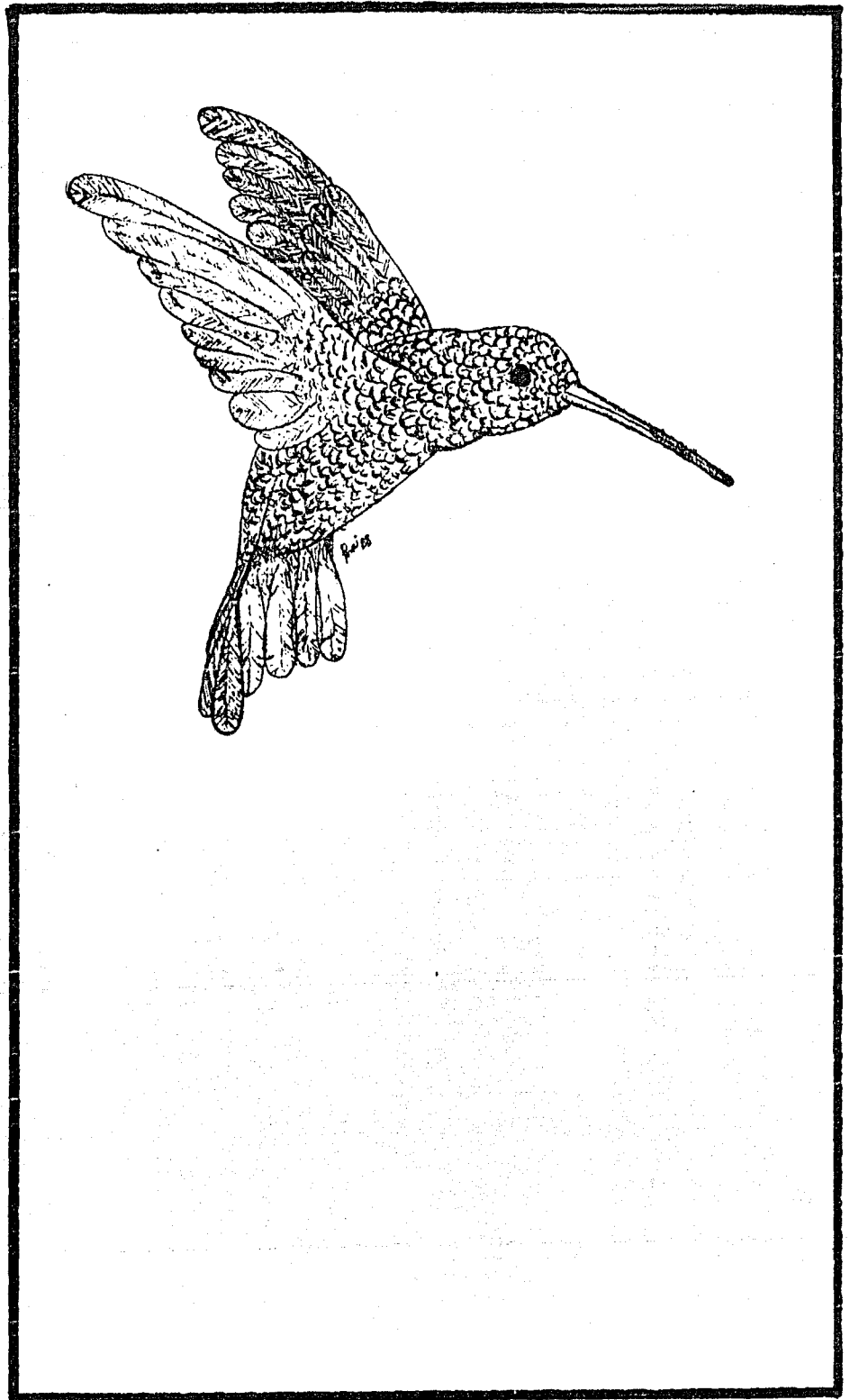
Una de las pocas especies que se encuentran en floración en esta época y que es visitada por varias especies de colibríes es Nicotiana glauca, (Hernández, 1981). Sin embargo no se encontraron individuos de esta especie cerca de la población con la que se trabajó.

La nula actividad del colibrí entre las 13:00 hrs. y las 15:00 hrs. se debe muy probablemente a que a estas horas la temperatura es muy alta, pudiendo ser un factor que incrementara los gastos del colibrí. Un patron semejante de actividad ha sido observada para ésta especie en Chamela, Jalisco, (Arizmendi, 1987)

Evaluar el efecto directo que tienen los demas visitantes es muy difícil, aparentemente las abejas ocasionales no tienen ningun efecto relevante; en cuanto a los áfidos parece que estos dañan a las flores al final de la temporada ya que se observó que estos se encontraban preferentemente en las últimas flores de las ramas por lo que quizá su daño es mínimo ya que al final de la temporada los colibríes ya no visitan con mucha frecuencia a las flores. Además otro factor que puede disminuir el posible efecto de los áfidos es que se observó que el ave perchera P.minimus se alimentaba de ellos.

En cuanto a las hormigas se observo que visitaban más o menos frecuentemente a las flores aunque aparentemente no les hacen ningun daño ya que no depredan ninguna parte de la flor o de los frutos, es probable que se alimenten del néctar ya que se les encontraba frecuentemente en los nectarios, pero esto requeriria de estudios mas cuidadosos ya que aun hay dudas en cuanto a su papel como visitantes de las flores, una interesante discusión al respecto puede verse en Janzen(1977) y en Shubart y Anderson(1978).

En realidad una conclusión general en cuanto a los visitantes "secundarios" de las flores de E.gibbiflora es que se necesita un estudio mas cuidadoso de ellos para evaluar de forma más objetiva el efecto que tiene sobre las plantas y sus flores.



Capítulo IV. El Polinizador

Introducción:

La familia de los colibríes (Trochilidae) , consiste en 319 especies, y esta restringida en su distribución al nuevo mundo, habitando básicamente en lugares tropicales y subtropicales (Grant y Grant, 1968).

El estudio de muchos casos de plantas polinizadas por colibríes ha permitido explicar gran parte de la evolución de los sistemas reproductivos de las plantas, además de muchos aspectos de la ecología de los colibríes.

Wyatt(1983) y Waddington(1983) han reconocido que los patrones conductuales de forrajeo han sido un factor clave en la modelación de las poblaciones y comunidades de plantas, teniendo un efecto importante en la morfología floral, en la arquitectura de la planta, en los patrones fenológicos de floración y en el flujo y estructura génica de las poblaciones.

Respecto a los colibríes un aspecto que ha despertado mucho interes ha sido el estudio de la energética de la polinización, o el presupuesto energético de los polinizadores. Es decir cuanta energía necesitan los colibríes para realizar sus diversas actividades, como el vuelo, la captura de insectos, reproducción, etc., y cuanta energía es proporcionada por las flores en el néctar, y como esta energía también moldea y determina patrones conductuales, como la territorialidad, que influyen a su vez en la estructura genética de las poblaciones de plantas. Sobre la energética de la polinización algunos artículos que se pueden revisar son: Heinrich(1981); Heinrich y Raven (1972); Kodric Brown y Brown(1978); Montgomerie, (1984); Montgomerie y Gass, (1981); Stiles, (1971); Stiles, (1975); Wolf, et al, (1972) y Wolf y Hainsworth, (1971).

Los estudios con colibríes han sido muy extensos respecto a su conducta y fisiología. La energía usada en el forrajeo ha sido calculada de diversas maneras, por ejemplo :calculando el costo del revoloteo, que se hace mediante estimaciones de la cantidad de oxígeno consumida por unidad de tiempo. Otra forma es obteniendo la tasa de forrajeo, es decir el tiempo que se gasta un colibrí en visitar una flor y el número de flores que puede visitar en ciertos tiempos, (Wolf, et al 1972).

King, en Montgomerie y Gass (1981) propone una regresión que permite estimar la cantidad de energía gastada diaria por el polinizador con base en peso del colibrí. Montgomerie y Gass, (1981) y Montgomerie, (1984) a su vez proponen una forma para obtener el valor energético ofrecido en el néctar con base en la cantidad de azúcar presente en el.

El polinizador de E.gibbiflora, el colibrí C.latirostris, que presenta una distribución que abarca del Sureste de Arizona al sur y parte central de México (Cleveland, 1964; Grant y Grant, 1968), es también conocido como colibrí de pico ancho "broad billed hummingbird" (Peterson y Chalif 1973; Robbins, et al

1983). Respecto a sus hábitos migratorios se tiene muy poca información aunque aparentemente esta especie es residente en la porción Mexicana. Un mapa de la distribución de C. latirostris puede verse en el apéndice I.

A esta especie por lo regular se le encuentra en lugares áridos, (Arizmendi, 1987). Se reporta que su época de reproducción abarca de enero a mayo, (Cleveland, 1964). Se alimenta del néctar de las flores y existen algunos reportes de que en su alimentación se incluyen pequeños artrópodos (Arizmendi, 1987; Cleveland, 1964; Kuban y Neill, 1980). Para más detalles respecto a su biología puede verse a Arizmendi, (1987).

En este capítulo se hará la estimación de la energética involucrada en el sistema, así como algunas observaciones de la conducta del polinizador.

Metodología:

(A) Patrones de forrajeo: para evaluar algunos aspectos de los patrones de forrajeo se hicieron observaciones continuas de las 7hrs a las 19hrs los días 6,8, y 11 de enero de 1987, un total de 36 hrs., en las que se registraban los siguientes datos:

(i) Distancias del vuelo del polinizador.

(ii) Tiempo gastado por inflorescencia, tiempo gastado por flor, y número de flores visitadas.

(iii) También se hacían observaciones de si el polinizador presentaba o no conducta territorial, marcando el área aproximada que era defendida, así como el número de inflorescencias reproductivas que eran defendidas, y el número de flores que se encontraban abiertas.

(B) Energética del Polinizador: para evaluar la cantidad de energía gastada diaria por el polinizador y el valor energético ofrecido en el néctar por las flores de E. gibbiflora se utilizaron las regresiones propuestas por King, en Montgomerie y Gass (1981).

Para obtener el presupuesto energético o la energía gastada diaria por el polinizador se requiere el peso de este, se consideró un peso=3.5gr. para un colibrí como Cynanthus latirostris (Arizmendi, 1987) y para conocer el valor energético ofrecido se requiere la cantidad de azúcar en porcentajes de sacarosa en el néctar, lo cual se obtuvo del promedio de 70 flores que se utilizaron para obtener la cosecha en pie de néctar (capítulo III de este trabajo).

Resultados:

(a) Patrones de forrajeo del polinizador.

(i) Las observaciones que se hicieron en cuanto a las distancias de el vuelo del polinizador son mostrados en la fig.(9). En esta figura se puede observar claramente que el movimiento del polinizador es bastante restringido y se concentra en su mayor parte entre los cero y un metros, para disminuir drásticamente más allá de un metro y rara vez alcanzar a pasar de los tres metros , mostrando una distribución leptocúrtica.

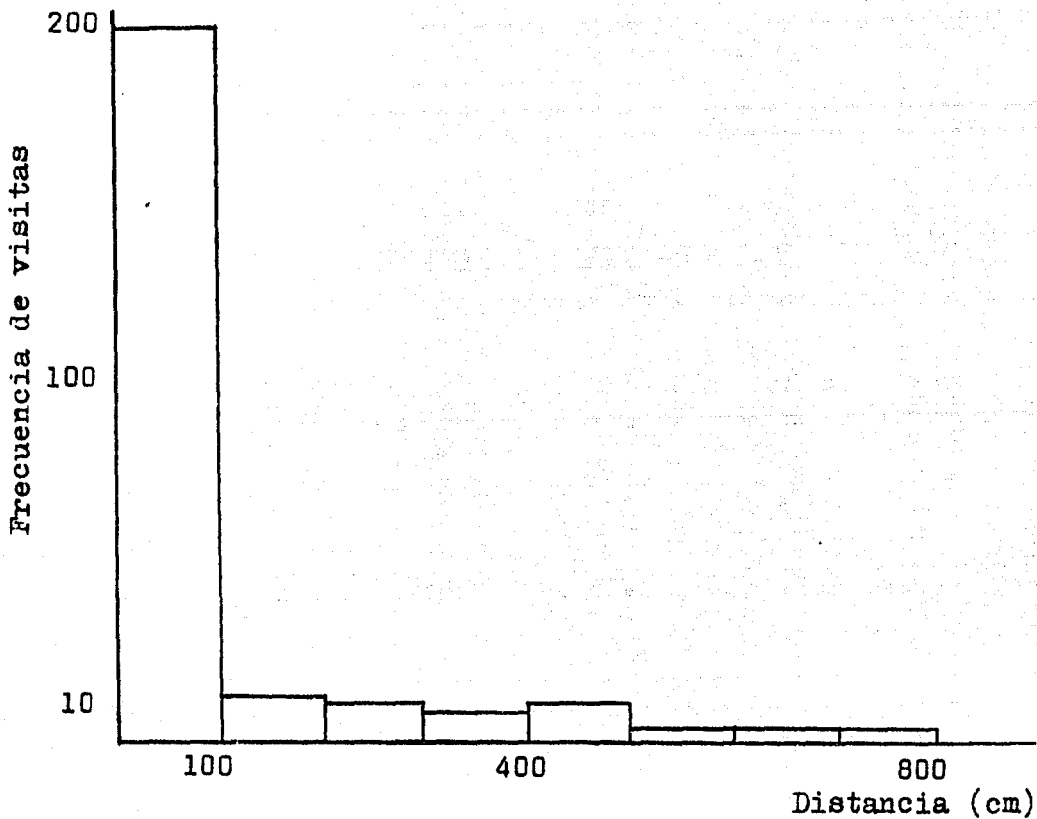


Fig. 9. Frecuencia de visitas del colibrí C.latirostris en función de la distancia entre flores.

La mayor frecuencia se centra en ese rango ya que el colibrí se alimentaba en su mayoría de flores de la misma inflorescencia,

registrandose cada flor visitada de la misma inflorescencia como distancia cero, pasando a las inflorescencias vecinas más cercanas, que incluso podrían ser de la misma planta.

(ii) Las observaciones en cuanto al tiempo gastado por flor, tiempo por inflorescencia, número de inflorescencias visitadas en cada vuelo y el número de flores visitadas por inflorescencia son resumidas en la tabla (VI).

Tabla VI. Patrones de forrajeo del polinizador

Tiempo ^o por flor ($\bar{x} \pm DE$) N=34	Tiempo/ infls. ($\bar{x} \pm DE$) N=16	No.infls.visi- tadas/vuelo ($\bar{x} \pm DE$) N=14	No.flores vi- sitadas/infl. ($\bar{x} \pm DE$) N=32
3.5 ± 1.6	11.68 ± 7.8	3.5 ± 2.3	3.1 ± 1.57
(2-4)*	(2-20)	(1-4)	(1-5)
45.7%	66.7%	65.7%	50.6%

^o Todos los tiempos se dan en segundos

* Los números entre parentesis son los rangos

• Los porcentajes son los coeficientes de variación.

(iii) Se observó que el colibrí C. latirostris presentaba una conducta agresiva, manteniendo una cierta área controlada, en la que no permitía la entrada de otros colibríes. Sin embargo el marcaje de dichas áreas no se pudo hacer, debido a que estas variaban mucho en períodos de tiempo relativamente cortos. Aunque si se pudo hacer una estimación promedio de la cantidad de inflorescencias reproductivas que eran defendidas, y fue de 32 ± 6.8 ($\bar{x} \pm DE$, N=12), las cuales tenían un número promedio de flores abiertas de 11.3 ± 7.8 ($\bar{x} \pm DE$). Por lo que en total se tenía un promedio de 361 flores abiertas por área defendida.

(b) Los resultados de la energética del polinizador, que involucra el gasto diario de energía del polinizador y el valor energético ofrecido en el néctar son los siguientes:

(i) Gasto energético del colibrí: con base en las formulas propuestas por King en Montgomerie y Gass, (1981) el gasto energético del colibrí C. latirostris es el siguiente:

$$DEE=10.19 \text{ W KJ/ dia}$$

Donde:

DEE=Gasto energético del polinizador por día

W= Peso del polinizador en gramos

Para un W= 3.5 gr. tenemos

DEE= 24.80 Kj/ día

(ii) Energía ofrecida en las flores de E.gibbiflora: para obtener la energía ofrecida en el néctar de las flores se utilizó el promedio del néctar encontrado en la cosecha en pie de néctar o néctar "real" disponible en la población, que fue de $8.44 \pm 5.7 \mu\text{l}/\text{flor}$, ($\bar{x} \pm \text{DE}$, N=70). Así como el porcentaje de azúcar en equivalentes de sacarosa que fué de 43.7 ± 6.77 , ($\bar{x} \pm \text{DE}$, N=70):

EV= 0.16 S J/ μl

Donde:

EV= Valor energético del néctar

S=% De de azúcar en equivalentes de sacarosa

Para una S=43.74%

EV=85.5 J / flor

El número de flores que requeriría un colibrí como C.latirostris para cubrir sus necesidades energéticas por día sería igual a:

$$\frac{\text{DEE}}{\text{EV}} = 360.9 \text{ Flores por día}$$

(iii) Energía potencial por área defendida: si tomamos en cuenta el número de inflorescencias reproductivas que en promedio eran defendidas por cada colibrí, y lo multiplicamos por el número de flores promedio por inflorescencia y esto por el valor energético ofrecido por cada flor en el néctar obtendremos la cantidad de energía potencial en cada área defendida, así tenemos que:

Número de inflorescencias defendidas en promedio= 32

Número de flores por inflorescencia= 11.3

Valor energético ofrecido en el néctar= 68.7 J/flor

Energía potencial por área defendida= 24.84 KJ / área

(iv) Tasa de extracción de néctar: Conociendo la cantidad de flores que el colibrí C. latirostris tiene que visitar y la cantidad de néctar disponible por cada flor, podemos calcular, con base en las regresiones propuestas por Wolf, et al (1972), el tiempo efectivo de revoloteo que emplearía el colibrí para alimentarse. Así tenemos que:

$$y=0.7+0.23(x)$$

donde y= tiempo en segundos de forrajeo, y

x= microlitros de néctar disponibles. Cantidad de néctar que contiene el número de flores necesarias para que el colibrí cubra sus requerimientos energéticos.

Para los valores del néctar en flores de E. gibbiflora tenemos:

$$y= 0.7+0.23 (3045.99\mu l)$$

$$y= 12.08 \text{ minutos}$$

Estas mediciones varían un poco con la longitud del pico del colibrí y la longitud de la corola de la flor visitada, (Montgomerie, 1984). Por lo que se utilizó la regresión que correspondía al colibrí Amazilia tzacatl, que tiene un pico de una longitud de 20mm., C. latirostris tiene un pico de 20.9 ± 0.4 mm (Arizmendi, 1987). Esta regresión también correspondía a Heliconia imbricata cuya longitud de su corola va de 23 a 27mm. Echeveria gibbiflora tiene corolas que van de 9.3 mm a 19.3 mm.

Discusión:

Diversos autores han reconocido la importancia de los patrones conductuales de forrajeo de los polinizadores como un factor que moldea a las poblaciones y comunidades de plantas (Handel, 1983; Linhart y Feinsinger, 1980; Waddington, 1983) siendo los movimientos de los polinizadores a su vez determinados en gran parte por el balance entre sus costos energéticos y las recompensas de las flores (Handel, 1983; Heinrich y Raven, 1972; Heinrich, 1981; Waddington, 1983).

En los estudios de los movimientos de los polinizadores se

han tomado en cuenta factores como la distancia y la dirección de los vuelos de los polinizadores (Waddington, 1983).

En particular para colibríes en cuanto a las direcciones de los vuelos no se han observado patrones regulares (Grant y Grant, 1968; Waddington, 1983; Parra y Vargas, obs. pers.). Al no seguir un patrón regular en la secuencia de visitas a sus flores sus vuelos pueden incluir visitas a pocas flores de varias plantas o a numerosas flores de la misma planta, siendo este último patrón el observado en C. latirostris; esta conducta de alimentación resultó en una alta frecuencia de autopolinizaciones, ya sea en la misma flor o por geitonogamia.

En cuanto a las distancias se han observado patrones de distribución leptocúrticos (Linhart y Feinsinger, 1980; Solbrig 1976; Wyatt, 1983; Levin y Kerster, 1974), como el encontrado en este estudio para C. latirostris; este patrón lo que quiere decir es que la mayoría de los vuelos son hechos a las inflorescencias más cercanas además de que dentro de la misma inflorescencia comunmente se visita más de una flor, pudiendo ser esto interpretado como una forma de minimizar los costos de vuelo que se incrementarían mucho si las distancias de vuelo fueran mayores y que dichos costos no fueran cubiertos por la recompensa tomada. Esta conducta de forrajeo tiene importantes implicaciones respecto al flujo génico en la población. Esto será discutido en el capítulo V.

La "decisión" de los polinizadores respecto a las flores que visitaria dependen de la distribución, abundancia y disponibilidad de las recompensas en las inflorescencias (Waddington, 1983). Algunos indicadores respecto a la recompensa que esta encontrando el polinizador pueden ser: los tiempos gastados por flor y por inflorescencia, así como el número de inflorescencias visitadas por vuelo y el número de flores visitadas por inflorescencia. Así, por ejemplo, podemos pensar que mientras más tiempo se tarde un polinizador en una flor es que en esta encontró una recompensa alta y mientras menos se tarde es que esta recompensa no fue muy "buena", como podemos observar en esos datos todos los coeficientes de variación son muy altos, ($> 40\%$), lo que puede indicar que existe una gran heterogeneidad en las recompensas encontradas, y que a su vez puede estar ligada a la gran variación intrínseca y extrínseca existente en la producción de néctar en las flores de E. gibbiflora.

Algo importante de señalar es respecto a la comparación entre el número de flores visitadas en promedio, los tiempos gastados en la visita, el volumen y la concentración del néctar, entre 7 especies de plantas visitadas por C. latirostris y E. gibbiflora, (tabla VII). En esta comparación se puede observar que los valores encontrados en E. gibbiflora se ajustan a los rangos encontrados en las otras especies analizadas. Sin embargo dichos rangos para E. gibbiflora los ubicaríamos entre los inferiores para el número de flores visitadas en promedio y los tiempos de visita. Esto puede deberse a la única diferencia importante encontrada: que es que la concentración de azúcares en

E.gibbiflora se sale del rango superior de las demás especies. Pudiendo esto influir de manera importante en los tiempos de visita y el número de flores visitadas. Ya que podríamos pensar que al tener recompensas energéticas muy buenas con pocas visitas completaría sus necesidades energéticas.

Tabla VI Comparación entre el no. de flores visitadas en promedio, tiempo requerido para las visitas y características del néctar de flores visitadas por Cynanthus latirostris.

N*	No.de flores visitadas ($\bar{x} \pm DE$)	Tiempo de visita		volumen (μ l) ($\bar{x} \pm DE$)	Concentración (%) ($\bar{x} \pm DE$)
		min.	max.		
(segundos)					
7	17.01 \pm 14.17 (2-48.2) ^o	1	342	10.8 \pm 7.3 (0.75-21.6)	22.6 \pm 8.4 (10.6-32.7)
E.g ^o	10.85 \pm 3.6 (1- 20)	2	30	8.44 \pm 5.7	43.7 \pm 6.77

*E. gibbiflora

* No. de especies, datos tomados de Arizmendi, (1987)

^o Los números entre paréntesis son los rangos

Los datos encontrados respecto a la tasa de extracción de néctar muestran el tiempo efectivo que pasa revoloteando el colibrí. En terminos relativos podríamos pensar que el tiempo que tarde C.latirostris es bajo, sin embargo hay que recordar que el gasto energético del revoloteo es mucho mayor que un vuelo "normal".

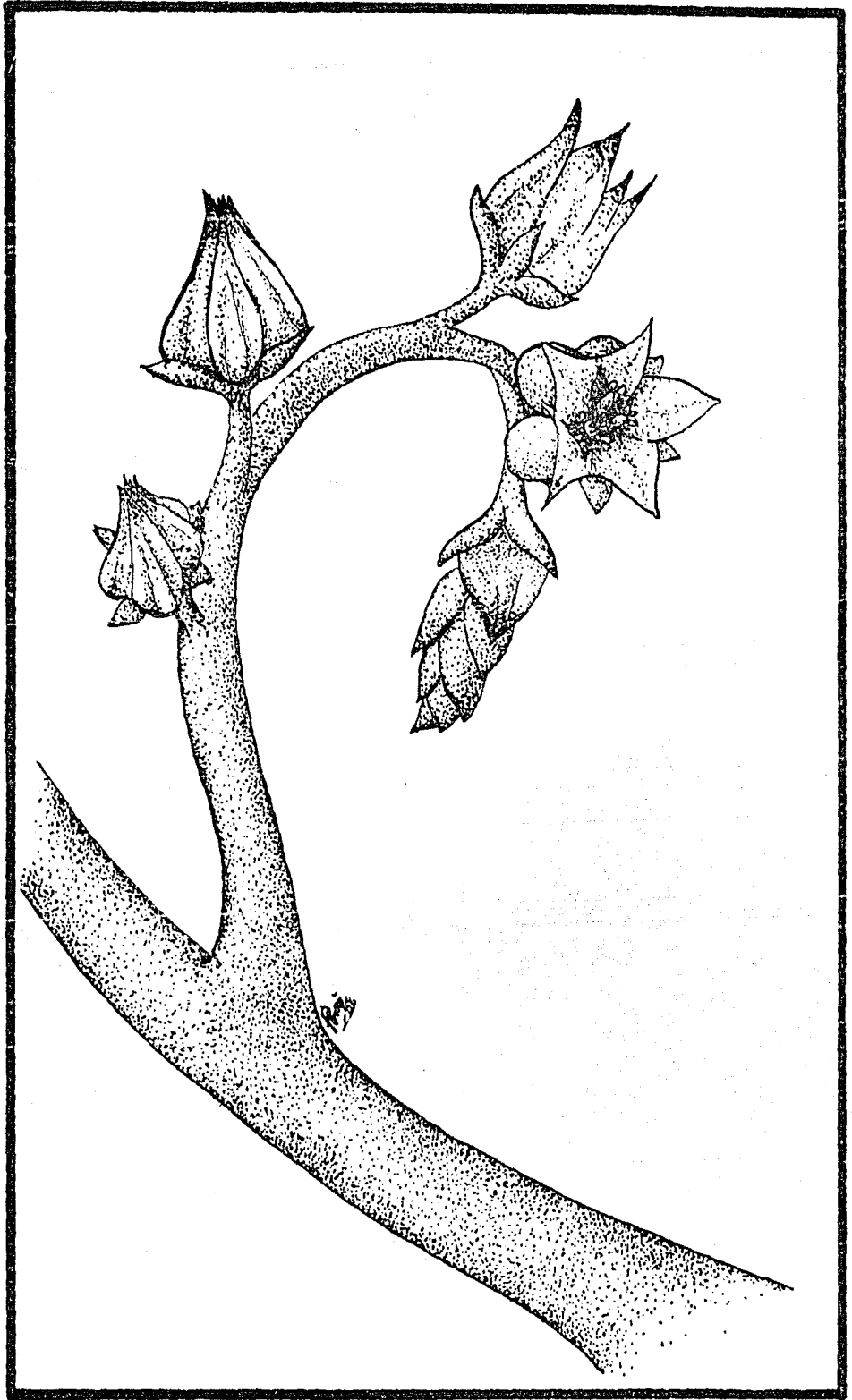
Estos datos y las conclusiones ya mencionadas muestran de alguna forma la estrecha relación entre los patrones de distribución del néctar y la conducta del polinizador.

Se observó que el polinizador C.latirostris presentaba una conducta agresiva y no permitía la entrada de otros colibríes a el área que estaba defendiendo. Esto sugiere que la conducta del colibrí es territorial, ya que mantenía un área más o menos fija, la cual defendía activamente y hacia uso exclusivo de ella, (Morse, 1980). Aunque sería conveniente utilizar una metodología mas formal, como el marcaje de los colibríes, para concluir que en efecto eran territoriales.

Según los resultados obtenidos en este trabajo el gasto energético diario de C.latirostris es ligeramente menor a la energía potencial ofrecida en cada área defendida. Por lo que se concluiría que los colibríes que se encuentran en esos momentos en el Pedregal no tendrían problemas con cubrir sus gastos. Sin embargo hay dos cosas que se tienen que mencionar: (a) las áreas defendidas (como ya se menciona) tendían a ser muy dinámicas, y (b) las diferencias entre la energía potencial y los gastos energéticos son minimas. Por lo que es factible pensar que

ese "equilibrio energético" es muy endeble, pudiendo en cualquier momento superar los gastos energéticos a la energía ofrecida, debido a la misma flexibilidad de las áreas defendidas y a factores de pérdida de recursos, como la caída de inflorescencias.

Segun Montgomerie y Gass (1981) esta situación puede ocurrir cuando el recurso (las flores) es escaso, por lo que los colibríes se verían obligados a complementar su gasto energético a partir de otras fuentes, como insectos (Grant y Grant, 1968; Kuban y Kneill, 1980), los cuales han sido reportados en la dieta de C. latirostris (Arizmendi, 1987; Cleveland, 1964), o a optar por otra estrategia de forrajeo, (Morse, 1980).



Capítulo V. Sistemas Reproductivos

Introducción:

Domínguez(1985) define a un sistema reproductivo como "el conjunto de patrones tanto temporales como espaciales en la producción de flores, la morfología y comportamiento de las flores mismas, el sistema de apareamiento, el desarrollo de los gametos, las relaciones de compatibilidad genética y la producción de frutos y semillas".

Como puede verse en la definición anterior se involucran muchos componentes en los sistemas reproductivos, la mayoría de dichos componentes se encuentran relacionados de manera directa e indirecta de tal forma que todos y cada uno de ellos definen un sistema reproductivo particular. Para Wyatt(1983) la definición de los sistemas reproductivos se tiene que dar en un sentido muy amplio, donde se incluyan todos los aspectos de la expresión sexual en las plantas que afectan la contribución genética relativa a la siguiente generación de individuos dentro de una misma especie.

Entre las angiospermas se ha encontrado una gran variación en sus sistemas reproductivos, lo que ha llevado a muchos autores a proponer diferentes clasificaciones en base a muy diversos criterios, como la distribución espacial o temporal de los órganos reproductivos, la presencia o ausencia de alelos de incompatibilidad, variaciones en la longitud de los estilos y o estambres, etc. (Bawa y Beach, 1981; Wyatt, 1983).

Adicionalmente a los diferentes tipos de criterios en los que se basan los sistemas reproductivos se han propuesto indicadores de los mismos, que a su vez forman una parte esencial de dichos sistemas y que además permiten correlacionarlos con determinados ambientes. Dos ejemplos de esto son la proporción de polen y óvulos (pollen-ovule ratios) y el índice de hibridización (O.C.I.) propuestos por Cruden(1976) y Cruden y Miller(1981). Ver apéndice II.

Algo importante que hay que señalar es que, a pesar de que todos los sistemas de clasificación y los indicadores de los sistemas reproductivos son útiles para comparar y estudiar a muchas especies, en la naturaleza cada una de esas "categorías" no tiene límites bien definidos, dándose una gran variedad y combinación en las que se basan los criterios, que permiten entender de una forma más integral a las especies de que se trate, en relación a su medio y a sus relaciones dentro y fuera de su comunidad.

En este capítulo se presentan varios aspectos del sistema reproductivo de E.gibbiflora, tales como las características y proporción de polen y óvulos, autocompatibilidad, flujo de polen, producción de frutos y semillas y se analiza su índice de hibridización (O.C.I.).

Metodología:

(A) Características del Polen, Óvulos y proporción P/O :para conocer las características del polen se cortaron 10 flores frescas las cuales fueron observadas al microscopio estereoscópico. Para estimar el número de granos de polen por flor se cortaba una antera de esta, contandose el número de granos de polen de la mitad de la antera, multiplicandose por 2 para obtener el número de granos de polen por antera, multiplicandose por 10 (que es el número de anteras por flor) para obtener el número total de granos de polen por flor (Cruden 1976).

Para calcular el número de óvulos por flor se colectaron 40 frutos a los que se les contaba el número de semillas producidas y el número de semillas inviables, siendo la suma de ambos el número de óvulos producidos por flor.

La proporción de P/O se obtiene simplemente con el cociente de ambos.

(B) Autocompatibilidad: para determinar si las flores de E.gibbiflora eran autocompatibles se realizaron 3 tipos de polinizaciones controladas, para lo cual se utilizaron 10 flores del cuarto día de edad para cada tratamiento.

(i) autopolinizaciones, en estas se ponía polen de las anteras en los estigmas de la misma flor.

(ii) polinizaciones cruzadas, en las que se pasaba polen de una flor a los estigmas de otra flor de diferente planta, a esta flor se le emasculaba para que no hubiera posibilidades de autofecundación.

(iii) autopolinizaciones "automaticas" en las que simplemente se embolsaban a las flores para evitar que algun visitante transfiriera polen de otra flor o que interfiriera en la autopolinización.

En los dos tratamientos anteriores también se embolsaban a las flores para evitar la transferencia de polen de otra fuente.

Todas las flores fueron seguidas hasta que formaron frutos obteniendose valores de producción de frutos y semillas ,los cuales fueron comparados con los obtenidos en condiciones naturales.

(C) Germinación: para ver si había diferencias en la viabilidad de las semillas producidas por los diferentes tipos de fecundación se pusieron a germinar las semillas obtenidas en los tres tipos de polinizaciones controladas registrandose el % de semillas germinadas por tratamiento.

Las semillas fueron germinadas en cajas de petri con agar al 10% en el invernadero del Instituto de Biología de la UNAM.

Resultados:

(a) Características y proporción de polen y óvulos (P/O):

Las 10 anteras de las flores de E.gibbiflora producen grandes cantidades de granos de polen, en promedio por flor se producen 36,137.14 \pm 5385.5 (\bar{x} \pm DE, N=10 flores). Las anteras se abren por una línea de dehiscencia longitudinal, exponiendo al polen a partir del segundo día, aunque es entre el 3o y 4o día cuando la dehiscencia de las anteras es máxima. El polen permanece aglutinado y adherido a las anteras, aparentemente es de color amarillo brillante pero si se observan granos individuales se ve que estos son incoloros. Su forma se puede describir como una elipsoide elongada con tres surcos longitudinales, cada uno de estos con un poro germinal (Walther, 1972). En general se puede decir que los granos de polen son del tipo comúnmente encontrado en las dicotiledoneas superiores (Walther, 1972).

El gineceo de E.gibbiflora es epicarpo, con 5 carpelos separados que están prácticamente libres de la base. Los carpelos individuales muestran una sutura distintiva, el sobrelapamiento de sus márgenes forma la placenta la cual es de forma elongada y se encuentran dentro de cada lóculo, donde se pueden observar un gran número de óvulos amontonados. El número de óvulos por flor estimados a partir de los 40 frutos colectados fue de 289.3 \pm 125 (\bar{x} \pm DE).

La proporción de polen y óvulos a partir de los datos anteriores es igual a 124.9 \pm 18.5, lo que sitúa a E.gibbiflora dentro de la clasificación propuesta por Cruden (1976) como una especie autógama facultativa, (Apéndice II).

El índice de hibridación (O.C.I.), ver apéndice (II) que se basa en la suma de tres características de la flor, diámetro, separación temporal entre la dehiscencia de las anteras y receptividad de los estigmas y la separación espacial entre anteras y estigmas, sitúa a E.gibbiflora como una especie xenógama facultativa, con un O.C.I.=3 (el valor del O.C.I. va de 0=clestogamia, a 4=xenogamia obligada).

(b) Autocompatibilidad:

Los resultados obtenidos de los experimentos de polinizaciones controladas pueden verse en la tabla (VIII); en dicha tabla se puede ver la producción de frutos y semillas en porcentajes para cada tratamiento, así como la producción de frutos y semillas en condiciones naturales obtenidos de flores marcadas al azar las cuales fueron seguidas hasta que formaron fruto (N=70). Un análisis de varianza mostro que había diferencias significativas entre estos tratamientos, para la producción de

semillas ($p < 0.05$). En cuanto a la producción de frutos se obtuvo que las autopolinizaciones automáticas tuvieron una producción significativamente menor que los demás tratamientos. Posteriormente se obtuvo el promedio de la producción de frutos de las polinizaciones controladas (cruzadas y autopolinizaciones) y se comparó con la producción en condiciones naturales, resultando que la producción en condiciones naturales fue menor que en las controladas, ("t" de student, $p < 0.05$).

Tabla VIII. Producción de frutos y semillas para los diferentes tipos de polinización.

Condiciones	Producción de frutos (%)	Producción de semillas (%)
1) Naturales	55.6	35.5
2) Controladas		
(a) Cruzadas	88	43.5
(b) Autopolinización	85.7	38.8
(c) Autopolinización automática	42.8	1.62

En cuanto a la producción de semillas se llevo a cabo un análisis de diferencias significativas mínimas. Los resultados se muestran en la tabla (IX).

Tabla IX. Analisis de diferencias significativas mínimas para la producción de semillas de las diferentes polinizaciones.*

Tratamiento	Autopol.mecánicas	Naturales	Autopol.	Cruzadas
Producción de semillas (%)	1.62	35.5	38.8	43.5
	-----	-----	-----	-----

* Las líneas horizontales indican los tratamientos entre los que no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$).

(c) Germinación:

Para los 3 tipos de polinizaciones, cruzadas, autopolinizaciones manuales, y autopolinizaciones automáticas, se obtuvieron índices muy altos de germinación (Tabla X). Se analizo mediante una prueba de distribución binomial y una prueba de "t" si había diferencias en el % de germinación entre las semillas de autopolinizaciones (tanto mecánicas como manuales) con las semillas que resultaron de las polinizaciones cruzadas.

Se encontró que el % de germinación hasta el 60 día de las semillas obtenidas de fecundación cruzada fue significativamente mayor que en las obtenidas por autopolinización ($p < 0,05$).

(d) Flujo de polen:

El flujo de polen se estudio mediante el método del seguimiento de los vuelos de los polinizadores (Handel,1983).

En la figura (9) se puede observar la frecuencia de visitas realizadas a las flores de E.gibbiflora, en función de la distancia entre las flores.

El flujo de polen es bastante restringido y tiene la distribución leptocúrtica típica del movimiento de polen encontrado en muchas otras especies(Solbrig,1976),la mayoría del polen que se pegaba al pico del colibrí era pasado a flores de la

Tabla VI Porcentaje de germinación de las semillas obtenidas a partir de los diferentes tipos de polinizaciones controladas.

Polinización	Dias de Germinación			N
	1	3	6	
	(%) de germinación			
Autopolinización mecánica	43	63.3	83.5	30
Autopolinización manuales	42.6	66.6	86.6	30
Cruzadas	40	86.6	93.3	30

misma inflorescencia o a flores de inflorescencias muy cercanas las cuales raramente pasaban mas allá de los tres metros de distancia.Otros dos factores que reducian el movimiento o el flujo del polen eran: (i) la conducta agresiva de los colibríes que restringian la entrada de otros colibríes a su área defendida, y (ii) Que despues de cada vuelo de forrajeo el colibrí invariablemente se limpiaba el pico del polen que le quedaba adherido, por lo que el movimiento del polen se daba como un evento independiente en cada vuelo de forrajeo del polinizador.

Discusión:

Los dos indicadores propuestos por Cruden(1976) y por Cruden y Miller(1981)muestran que hay un espectro de sistemas reproductivos y que la autogamia(cleistogamia) y la xenogamia obligada representan los extremos de ese espectro y entre los cuales se muestran sistemas reproductivos intermedios que exhiben un balance entre la autogamia y la xenogamia.

De acuerdo con la proporción de polen y óvulos(P/ O) E. gibbiflora se clasificaria como una especie autógena facultativa, las cuales se caracterizan por ser plantas que se autopolinizan antes o durante la apertura de la flor, la exposición de sus anteras y estigmas ocurre generalmente después de que la autopolinización ha ocurrido y se han correlacionado con estadios sucesionales avanzados y particularmente en habitats áridos en los que los polinizadores no son predecibles, aunque las plantas no los requieren de manera forzosa.

Sin embargo de acuerdo al otro indicador, el índice de hibridización, a E. gibbiflora se le situaría como una especie xenógama facultativa. Estas plantas se caracterizan por ser especies regularmente autocompatibles, protogineas u homogamas, algunas requieren de manera forzosa al polinizador para poder autofecundarse, la mayoría se autopoliniza cuando empieza a cerrar la flor y se encuentran en habitats donde los polinizadores pueden no ser predecibles, la mayoría de estas especies producen néctar.

Ambas clasificaciones comparten un par de características, sin embargo y en base a los resultados obtenidos podemos ver que E. gibbiflora se ajusta mejor al indicador del índice de hibridización (O.C.I.) ya que este sitúa a nuestra planta como una especie xenógama facultativa, la cual, por ejemplo, requiere de manera forzosa al polinizador a pesar de ser autocompatible ya que sin la presencia de este la producción de frutos y semillas es muy baja. Esto se corrobora con los resultados obtenidos en las polinizaciones controladas donde se observa que cuando las flores fueron encapuchadas y no se pasó polen de sus mismas anteras o de otras de otra flor de forma manual la producción de frutos y semillas fue muy baja. Aquí es importante recordar que precisamente la producción de frutos y semillas son un elemento esencial ya que estas dos características son los componentes que definen en última instancia la fecundidad de las plantas (Eguiarte, 1983).

Según la hipótesis de Cruden (1976) una tendencia probable llevaría a las angiospermas a maximizar las probabilidades de fecundación, que podría estar representada por P/ O's pequeños, es decir por especies autocompatibles y que se autopolinizan, reduciendo muchos costos que están involucrados en la polinización cruzada, como gran producción de polen, elaboración de recompensas para los polinizadores, gastos en la producción de estructuras para la protección contra robadores de recompensas,

etc.

Pero a pesar de este "gran gasto" que podría influir en la producción de semillas muchos autores han argumentado que la fecundación cruzada tiene la ventaja de que por medio de esta se aumenta la tasa de recombinación, suponiendo la producción de una progenie cualitativamente superior ya que esta se caracteriza por tener una mayor variabilidad genética capaz de enfrentar a su ambiente (Schemske y Lande, 1985; Solbrig, 1976); Para Fenner, (1985) esto quiere decir que las posibilidades que dan las semillas obtenidas por reproducción sexual cruzada es que dicha descendencia da a la población una mayor flexibilidad genética, la cual asegura que al menos algunos individuos puedan sobrevivir a los "embates" de presiones selectivas. Esto puede estar reflejado en la gran proporción de especies que requieren obligatoriamente de la fecundación cruzada.

Sin embargo es bien conocido que la autofecundación, ya sea por geitonogamia o por autogamia pueda resultar ventajosa bajo ciertas condiciones, determinada por condiciones abióticas o bióticas (Domínguez, 1985, Schemske y Lande, 1985). Por ejemplo se ha observado que en habitats donde hay impredecibilidad en la polinización, ya sea por que los polinizadores no sean muy eficaces o por que se encuentren en bajas densidades, la autofecundación puede ser ventajosa, también es ventajosa en habitats perturbados donde se observa que en general las especies pioneras son predominantemente autógamas.

Como puede deducirse facilmente una "medición" de que tipo de fecundación es mas efectiva puede ser la producción de semillas y su viabilidad. Para E. gibbiflora podemos observar que no hubo diferencias significativas en cuanto a la producción de semillas en ambos tipos de fecundación. En cuanto a la viabilidad de las semillas se observaron índices muy altos de germinación para los 2 tipos de semillas, aunque se encontró que las semillas obtenidas por fecundación cruzada tuvieron un mayor % de germinación. Sin embargo dado el caracter preeliminar de estas pruebas nosotros consideramos que los resultados de la germinación no son concluyentes, y que seria conveniente hacer más pruebas con un mayor número de semillas y en diferentes condiciones de humedad, suelo, luz, etc.

En cuanto a la producción de frutos y semillas en si, se sabe que puede estar limitada debido a dos causas principales: la falta o inadecuada polinización, y la falta de recursos.

Los resultados de las polinizaciones controladas en cuanto a la producción de frutos y semillas comparados con la producción en condiciones naturales muestran que en la población de E. gibbiflora con la que se trabajo la limitante en la producción puede ser la inadecuada polinización, ya que si se encontraron diferencias significativas entre dichas producciones (Bierzichudek, 1981). Sin embargo Janzen, et al (1980) argumenta que las pruebas para determinar una limitación por polinizadores deben considerar varios eventos reproductivos en varios años

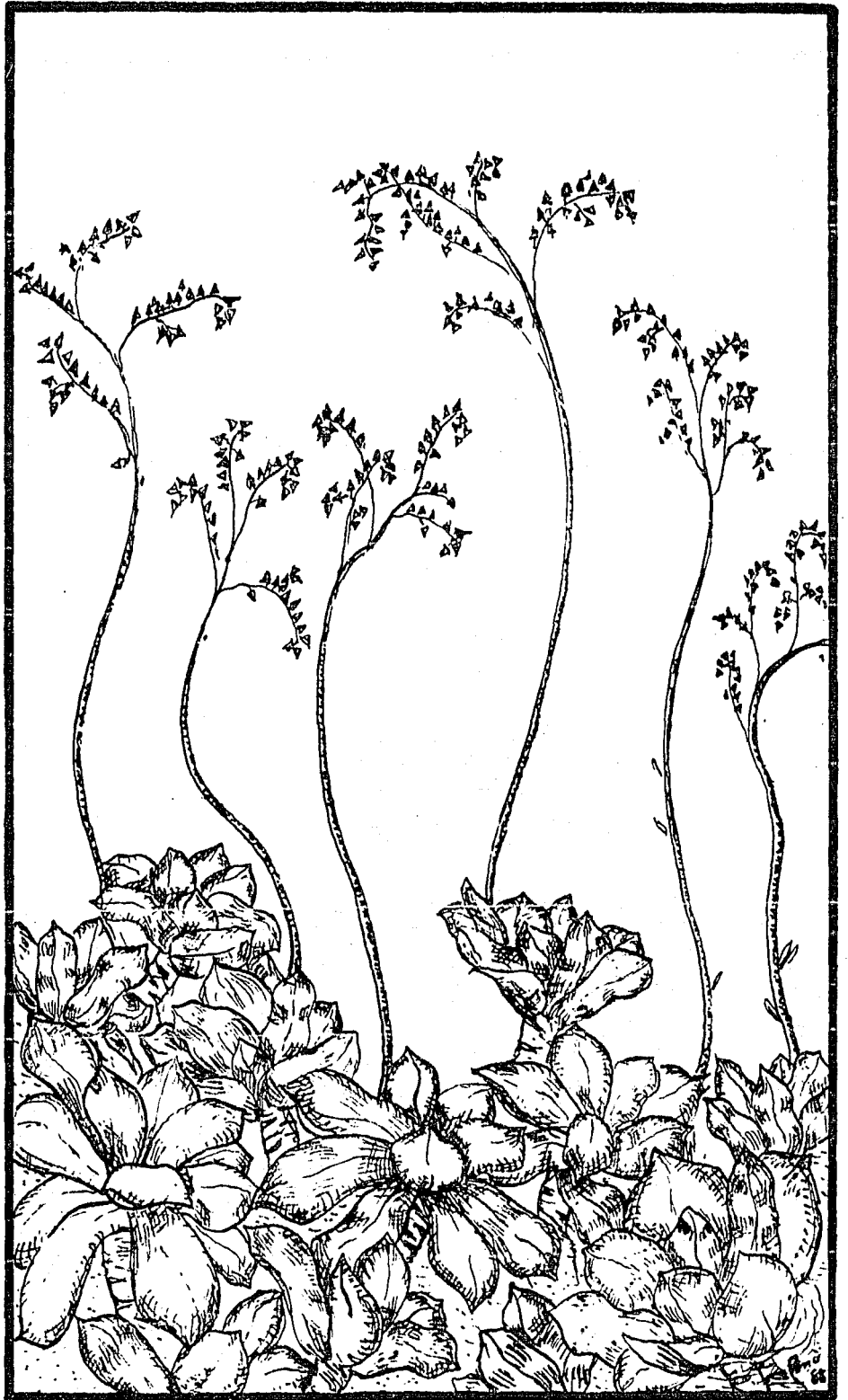
antes de descartar la hipótesis de una deficiencia en recursos. Janzen et al (1980) argumenta que esto es posible debido a que una planta en un año pueda invertir muchos recursos en su reproducción, lo que lleve a reducir mucho su capacidad reproductiva en el siguiente evento de reproducción, sin que esto tenga que ver con una falta o inadecuada polinización.

Por otra parte se sabe que la falta de recursos es una causa común que limita el desarrollo de flores en frutos y de óvulos en semillas. Siendo la falta de dicho desarrollo un mecanismo mediante el cual la planta madre regula su esfuerzo reproductivo, de acuerdo a los recursos disponibles (Fenner, 1985). En el siguiente capítulo se discute más a fondo este problema y se presentan evidencias de que la falta de recursos también fue una causa que limitó la producción de frutos en nuestra población.

Así el tipo de sistema reproductivo que presenten algunas especies de plantas no va a estar determinado por factores aislados o independientes, como el aumento de la tasa de recombinación, sino que va a estar determinado por una serie de compromisos, como los vectores de polen, la disposición de recursos, etc.

Por otra parte en cuanto al movimiento restringido del polen podemos decir que estas observaciones tienen implicaciones importantes en la estructura genética de la población de E. gibbiflora. Ya que el tamaño efectivo de la población (N_e), es decir el número de individuos entre los cuales el flujo de genes ocurre en el curso de una generación (Levin y Kerster, 1974) y el área de vecindario, el área ocupada por esos individuos, se ven muy reducidos, por lo que se puede esperar que la consanguinidad y la deriva génica sean los principales factores evolutivos que estén actuando en esta población.

Vargas (manus.) realizó un trabajo para la misma población y en la misma temporada respecto a la estimación del N_e y el área de vecindario donde encontró que en efecto ambos parámetros tuvieron valores pequeños y aunque variaban conforme a la densidad de plantas el N_e , por ejemplo, no pasó de los 65 individuos, por lo que es muy razonable esperar que en esta población la deriva génica y la consanguinidad sean, en efecto, los elementos evolutivos importantes. A menos que existiera alguna presión selectiva muy fuerte.



Capítulo VI. Aspectos Poblacionales de la
Reproducción

Introducción:

La importancia de la polinización ha sido reconocida como una etapa crítica en la producción de flores de una generación a otra (Fenner, 1985; Grant y Grant, 1968; Stiles, 1975); es por esto que la ecología de la polinización se ha integrado a todos los elementos que explican las historias de vida de las plantas, que incluyen muchos aspectos de la interacción planta-animal y su demografía.

La ecología de la polinización se ha desarrollado mucho en lo que respecta a la interacción planta-animal en sí misma, como la herbivoría, energética de los polinizadores, etc.. Sin embargo existe pocos trabajos que incluyan en dichos estudios aspectos demográficos de las plantas (un ejemplo puede verse en Eguiarte y Búrquez, 1987).

En este capítulo se presentan algunos aspectos poblacionales de la reproducción de E. gibbiflora en el Pedregal de San Angel; dentro de estos aspectos se incluyen su fenología, la producción de flores y frutos, cuales individuos los producen, y sus características.

Metodología:

Una parte de este trabajo se llevo a cabo con 100 individuos reproductivos escogidos al azar dentro de el área descrita en el capítulo 2, los cuales fueron marcados con etiquetas numeradas, y de los que se tomaron los siguientes datos: diámetro de la roseta (en cm) número de inflorescencias presentes y su altura.

Para conocer la fenología floral se llevaron a cabo censos una vez por semana durante todo el período de floración, escogiendose 100 individuos reproductivos al azar en cada ocasión que dicho censo se realizaba, registrandose el número de flores abiertas por cada inflorescencia.

Los días 5, 6 y 7 de febrero de 1987 se realizo un censo final con los individuos etiquetados, contando el número de botones totales producidos por individuo, considerandose a estos como la suma de todos los frutos presentes en ese momento y las marcas de frutos que se habian secado y caído, y en el caso de algunos individuos las pocas flores que aun estaban funcionando.

Para hacer una evaluación del total de frutos que se encontraban en buen estado durante el último censo se clasificaron en 2 categorías: (a) frutos en mal estado, considerandose a estos como frutos que se encontraban parasitados y o que tenían una apariencia muy dañada, y (b) frutos en buen estado a los que no presentaban dichas características. Por otra parte para saber si en realidad los frutos que se consideraban en mal estado tenían un efecto negativo en la población se colectaron 20 de dichos frutos, de los cuales se obtuvo su producción de semillas para comparar si había diferencias entre estos frutos y los que se consideraban en buen estado.

Resultados:

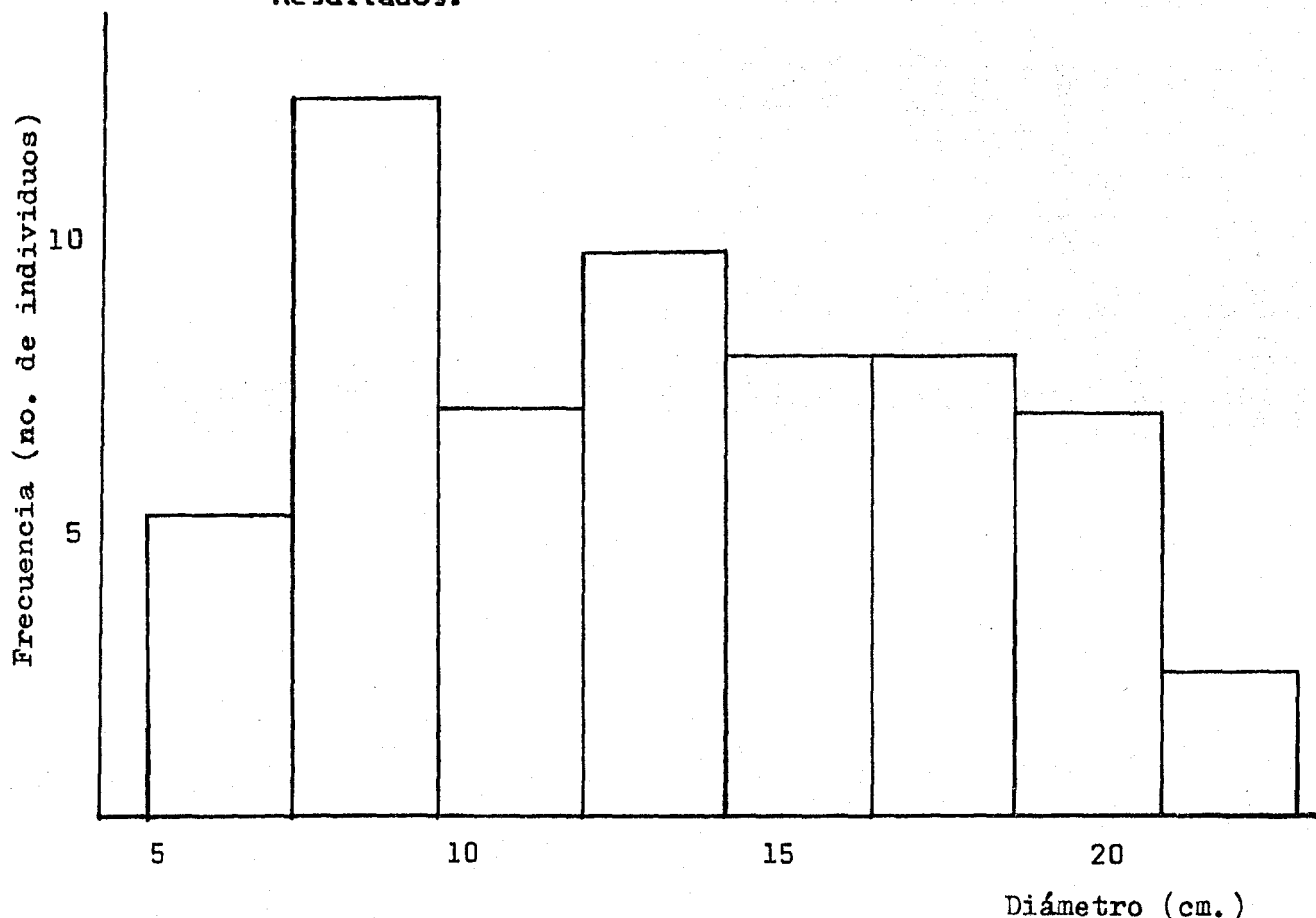


Fig. 10 Histograma de los diámetros de las rosetas reproductivas $\bar{x}=13.6 \pm 4.1$, ($\bar{x} \pm DE$, N=70)

En la fig.10 se muestra el histograma del diámetro de las rosetas en los individuos reproductivos, como puede observarse *E. gibbiflora* puede reproducirse desde tamaños muy pequeños, de 6cm de diámetro y alcanzan tamaños más o menos considerables de hasta 22cm. La media que se observó fué de 13.6 ± 4.1 ($\bar{x} \pm DE$, N=70).

El comportamiento fenológico se muestra en la fig.(11) donde se puede observar el número total y el número promedio de flores que se encontraban abiertas por inflorescencia en el momento del censo; el censo se inició ya en el pico de la floración, la cual empieza a florecer a principios de noviembre (Hernandez,1984), la floración terminó en febrero donde se encontró apenas un promedio de 0.53 ± 1.16 de flores abiertas por inflorescencia ($\bar{x} \pm DE$, N=100). El máximo número de flores en promedio abiertas por inflorescencia se registró el 12 de diciembre de 1987 y fué de 13.57 ± 8.8 ($\bar{x} \pm DE$), sin embargo un análisis de varianza mostró que no había diferencias significativas en los censos del 25 de noviembre de 1986 al 10 de enero de 1987.

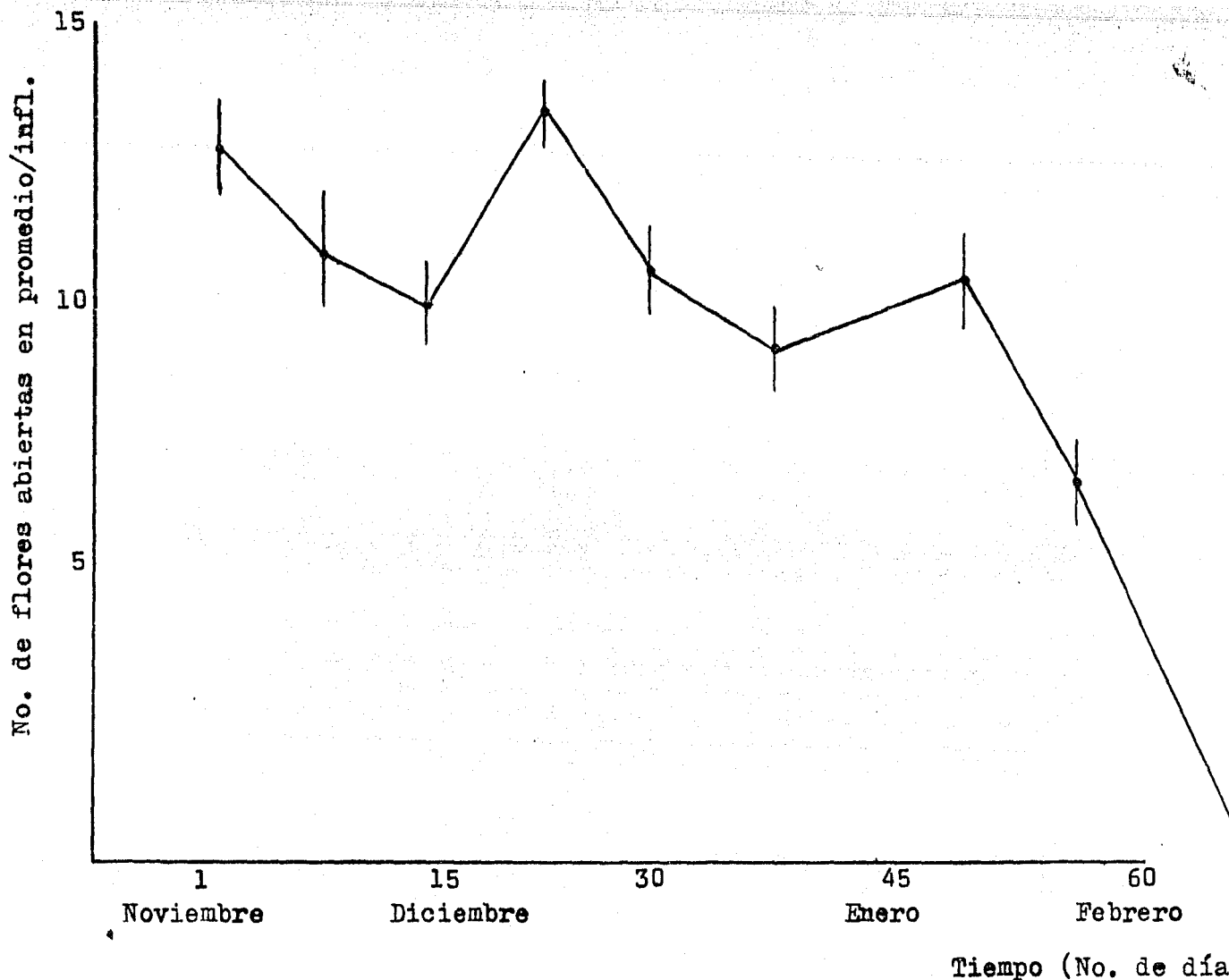


Fig. 11 Fenología floral. Número de flores promedio por inflorescencia en función del tiempo, ($\bar{x} \pm DE$, N=100).

La relación entre la altura de la inflorescencia y el diámetro de la roseta puede verse en la fig. (12). Donde puede observarse que plantas con rosetas grandes producían inflorescencias grandes.

Por otra parte se realizó una serie de regresiones para observar la relación que existía entre el número de flores y de frutos con la altura de la inflorescencia y el diámetro de la roseta.

Los resultados de las correlaciones entre el número de flores y el número de frutos respecto al tamaño de la inflorescencia pueden verse en las figs. 13 y 14. Ambas correlaciones resultaron significativas ($p < 0.05$).

También las correlaciones respecto al diámetro de la inflorescencia resultaron significativas ($p < 0.05$), figs. 15 y 16.

Las regresiones de la producción de frutos (fruit-set) respecto a la altura de la inflorescencia y al diámetro se

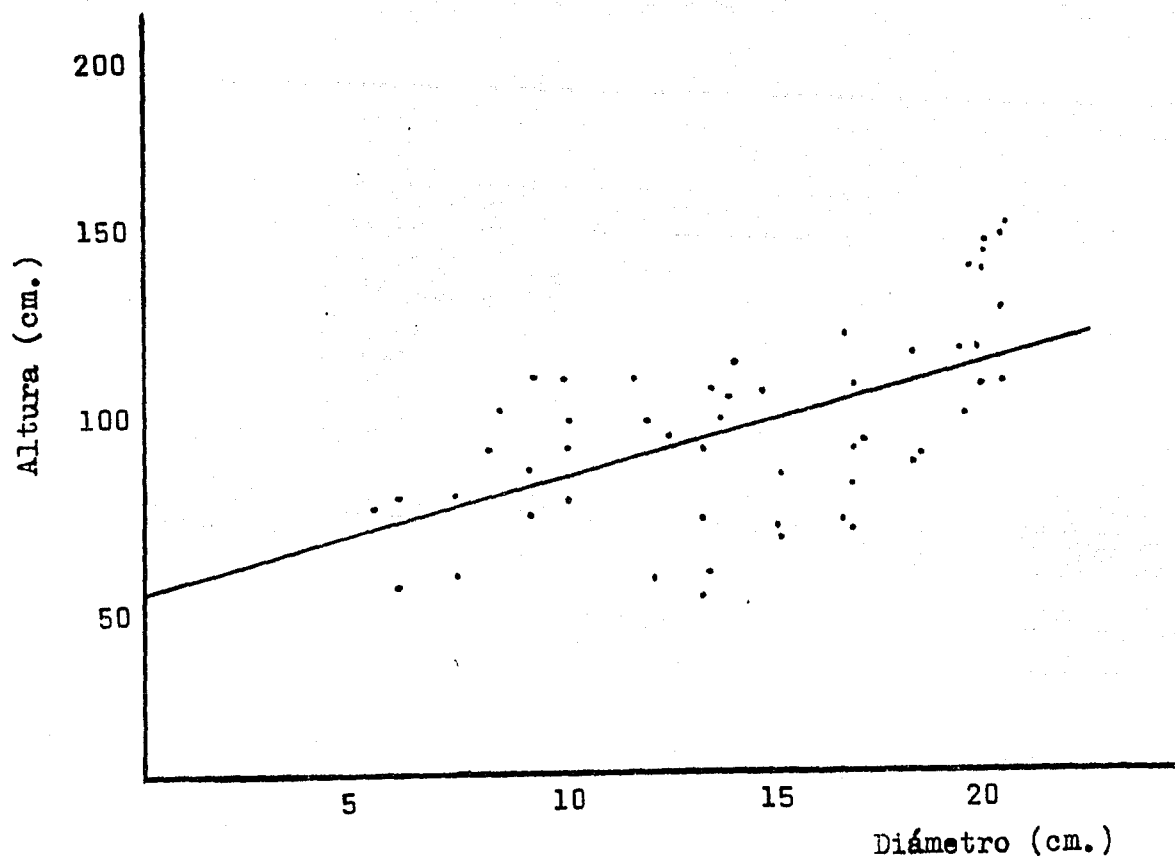


Fig. 12 Altura de la inflorescencia contra el diámetro de la roseta. ($r=0.47$, $p < 0.005$, $N=53$)

muestran en las figuras 17 y 18, respectivamente. Estas también resultaron significativas, ($p < 0.005$).

Por último se realizó una regresión para evaluar la tasa de aborción de frutos respecto al tamaño de la roseta. La cual puede observarse en la fig. 19.

En cuanto al número de inflorescencias por individuo se encontró que estos producen un promedio de 1.78 ± 1.7 ($\bar{x} \pm DE$, $N=71$), con una altura de 95.7 ± 26.7 cm ($\bar{x} \pm DE$, $N=101$).

Los datos respecto al número total de frutos se muestran en las figuras 20a, 20 b y 20c. Una prueba de t de "student" ($p < 0.005$) mostró que si había diferencias significativas en la producción de semillas entre los frutos que se consideraban en mal estado y los que se consideraron en buen estado, su producción de semillas fue de 5.2% y de 35.5% respectivamente.

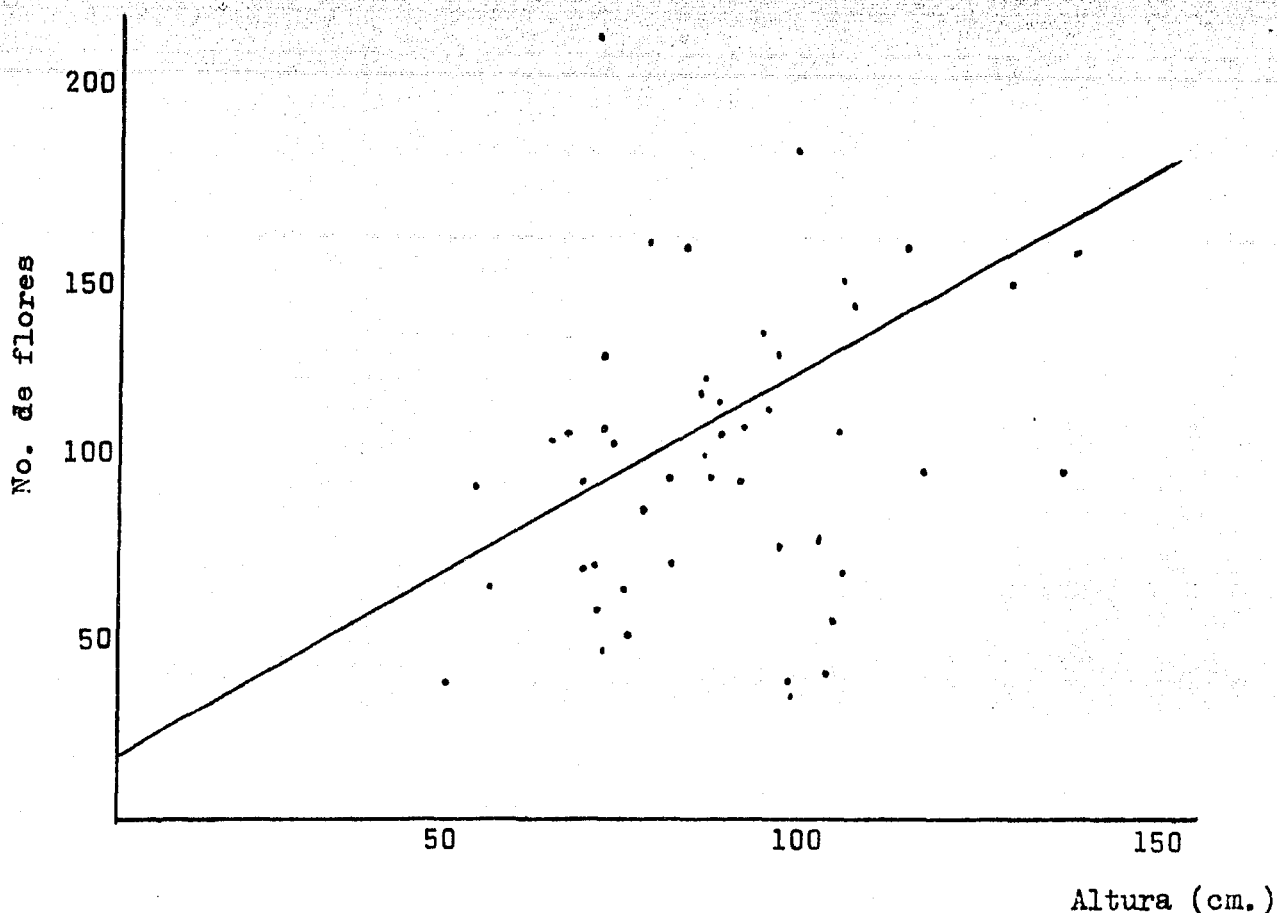


Fig. 13 Número de flores en función de la altura de la inflorescencia, $y = 0.96(x) + 19.8$, ($r = 0.48$, $p < 0.05$, $N = 55$)

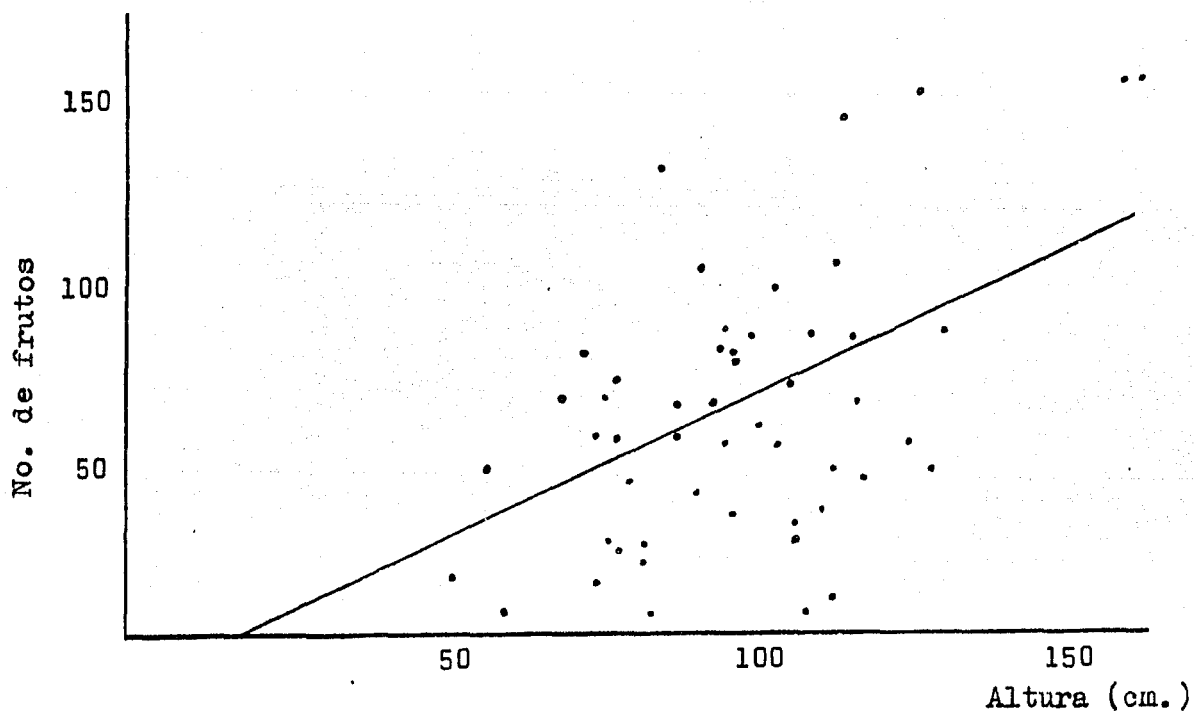


Fig. 14 Número de frutos en función de la altura de la inflorescencia, $y = 0.93(x) - 18.9$, ($r = 0.56$, $p < 0.005$, $N = 56$)

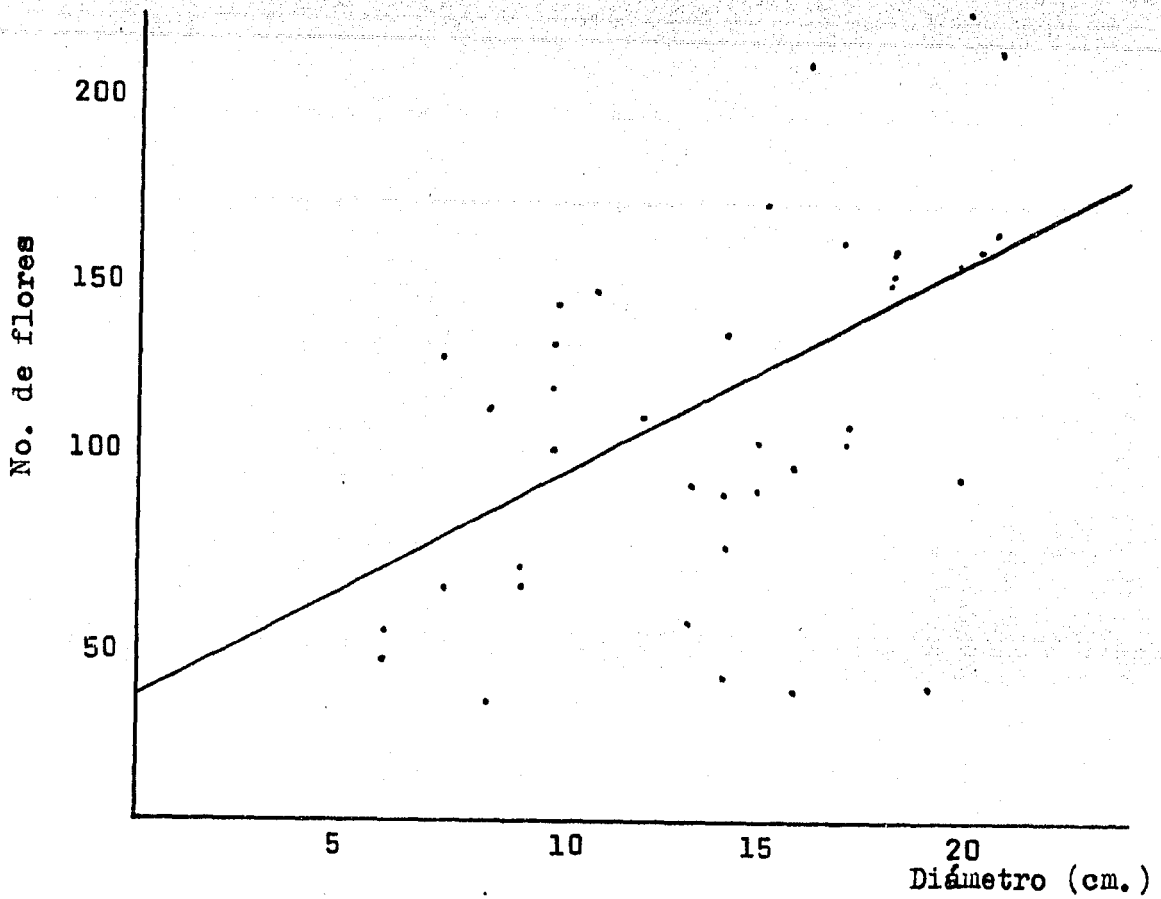


Fig. 15 Número de flores en función del diámetro de la roseta
 $y=5.2(x)+38.2$, ($r=0.47$, $p < 0.05$, $N=52$).

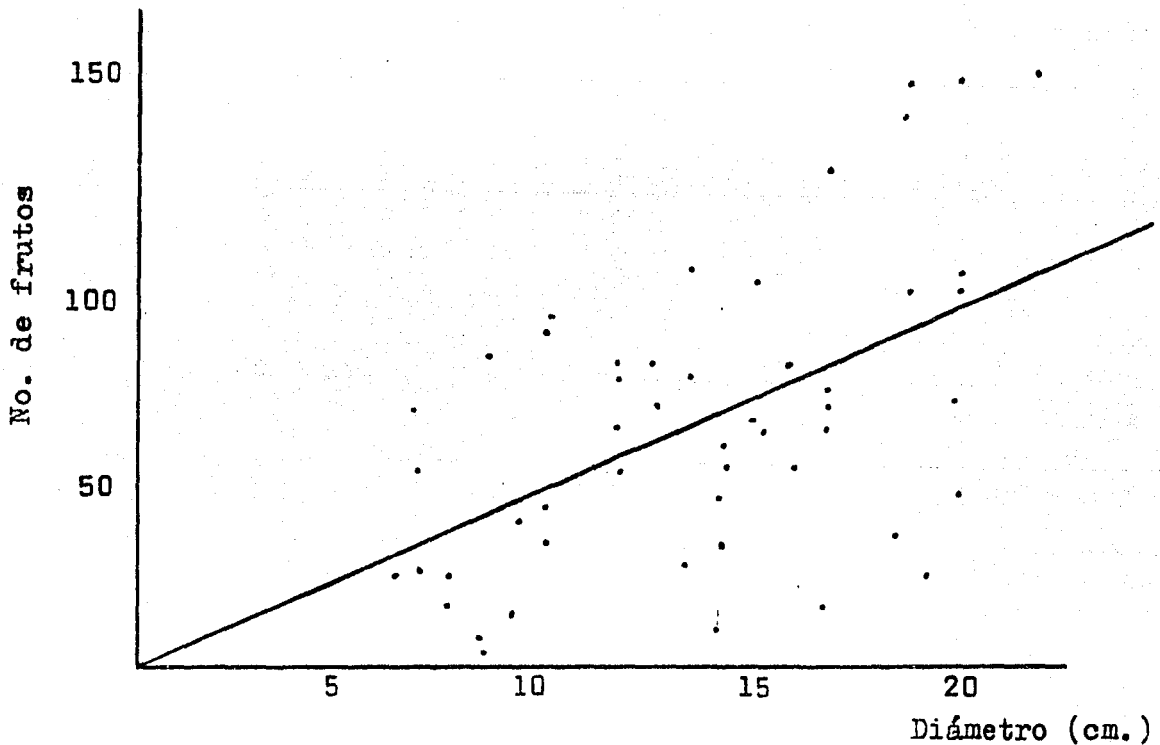


Fig. 16 Número de frutos en función del diámetro de la roseta
 $y=5.05(x)-2.76$, ($r=0.55$, $p < 0.005$, $N=52$).

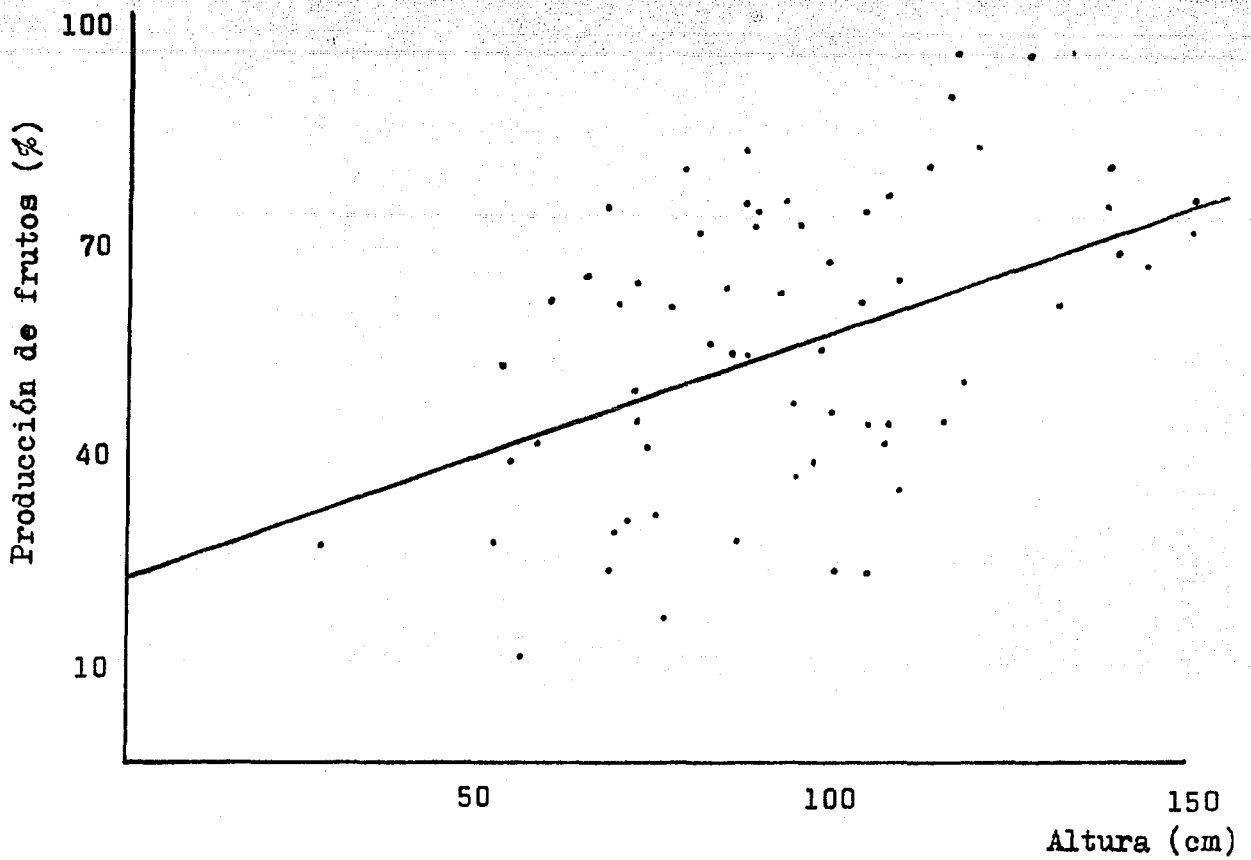


Fig. 17 Producción de frutos en función de la altura de la inflorescencia. $y=0.34x+25.4$, ($r=0.41$, $p < 0.005$, $N=63$)

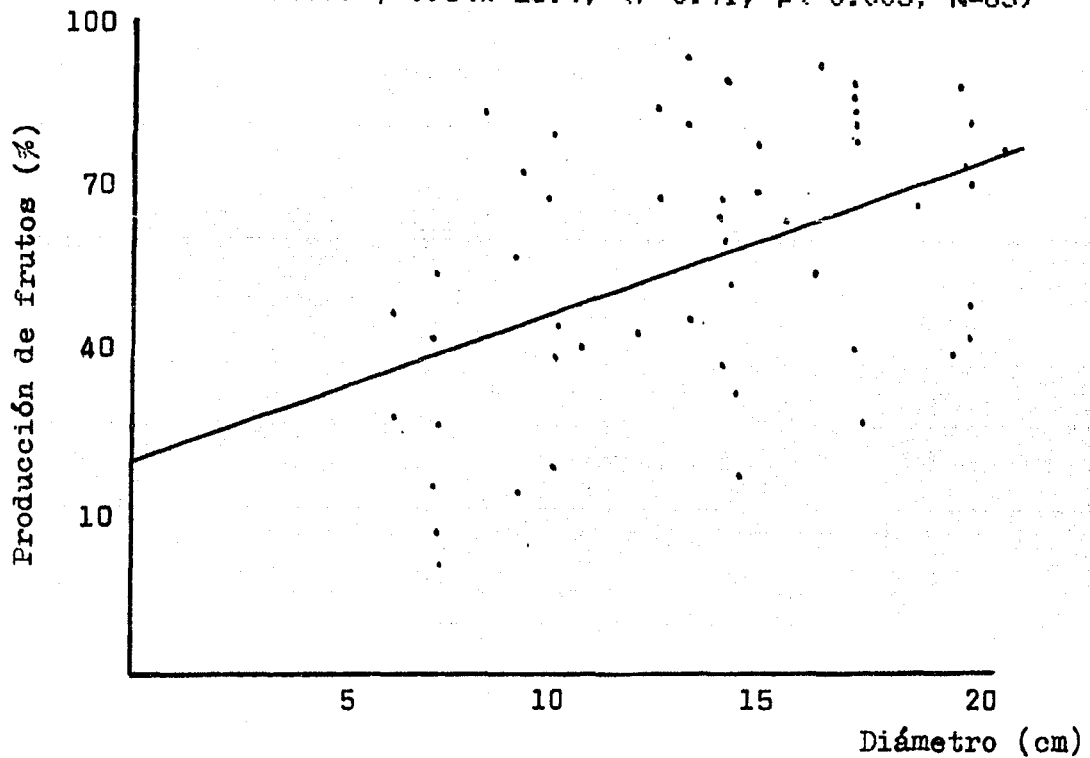


Fig. 18 Producción de frutos en función del diámetro de la roseta $y=2x+29.3$, ($r=0.45$, $p < 0.005$, $N=59$).

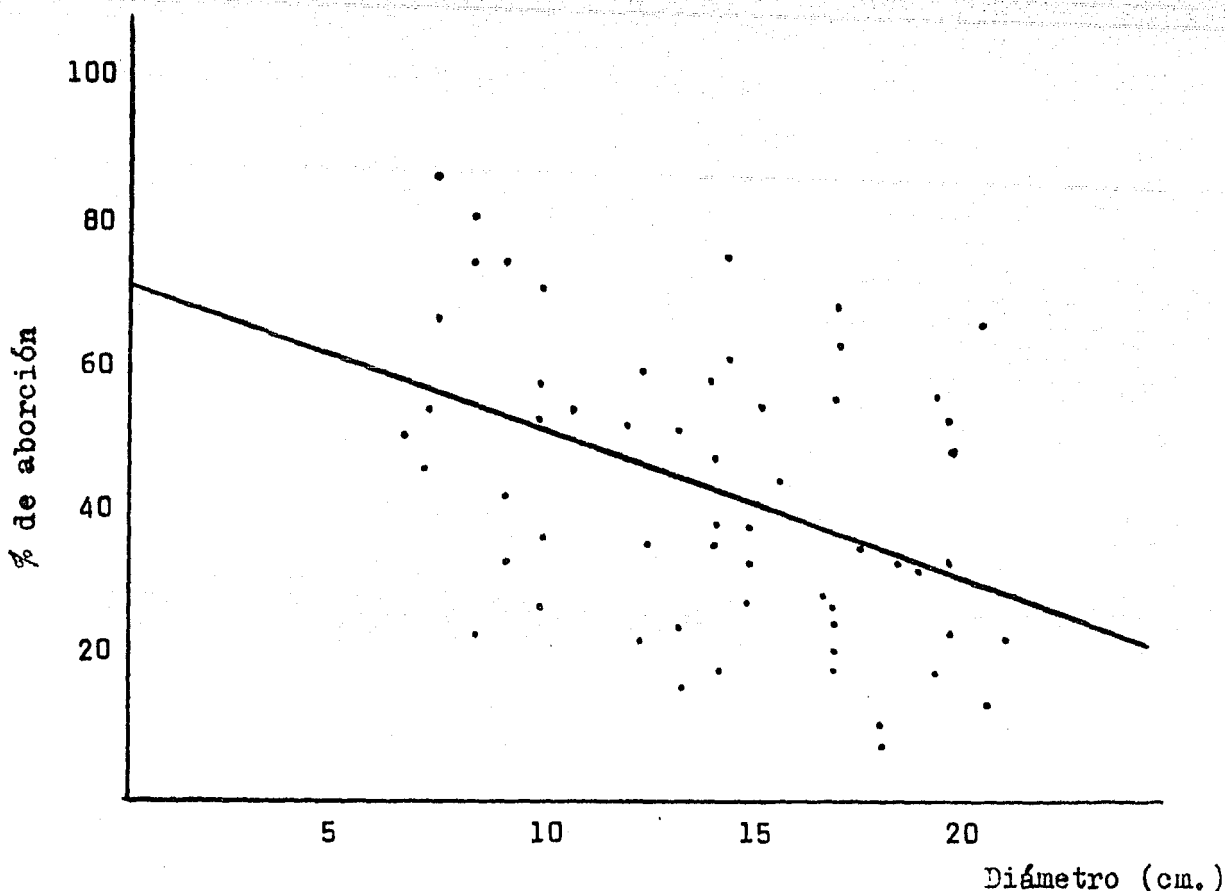


Fig. 19 Porcentaje de aborción de frutos en función del diámetro de la roseta. $y = -2.05x + 71.3$, ($r = 0.46$, $p < 0.05$, $N = 59$)

Discusión:

Se ha observado que las variaciones temporales en la fenología afectan la forma en la que algunos polinizadores explotan sus recursos (Gill, 1987), siendo además la competencia entre los polinizadores un elemento que puede definir los tiempos de floración, por ejemplo ver a Mosquin, (1971), y a Stiles, (1981).

El comportamiento fenológico que se observó en nuestra población se ajustó al reportado por Hernandez (1984), lo interesante de este comportamiento es que, durante gran parte de el, el número de flores abiertas en promedio no mostró diferencias significativas y en un período relativamente corto (unos 10 días) este número disminuyó bruscamente. Esta distribución puede deberse a que en el transcurso de la floración las flores de E. gibbiflora dispuestas en cada rama van abriendo de forma más o menos secuencial por lo que al final de período de floración se pueden encontrar en cada rama flores desde el primer día hasta del 7o y 8o día, hasta que llega un momento en el que solo las últimas flores están abiertas. Dos aspectos que son muy importantes de mencionar son que en la época de floración de E. gibbiflora, que abarca de noviembre a enero, esta es de las pocas especies que se encuentra en floración en el Pedregal de San Angel, otra especie que ha sido reportada y que es visitada

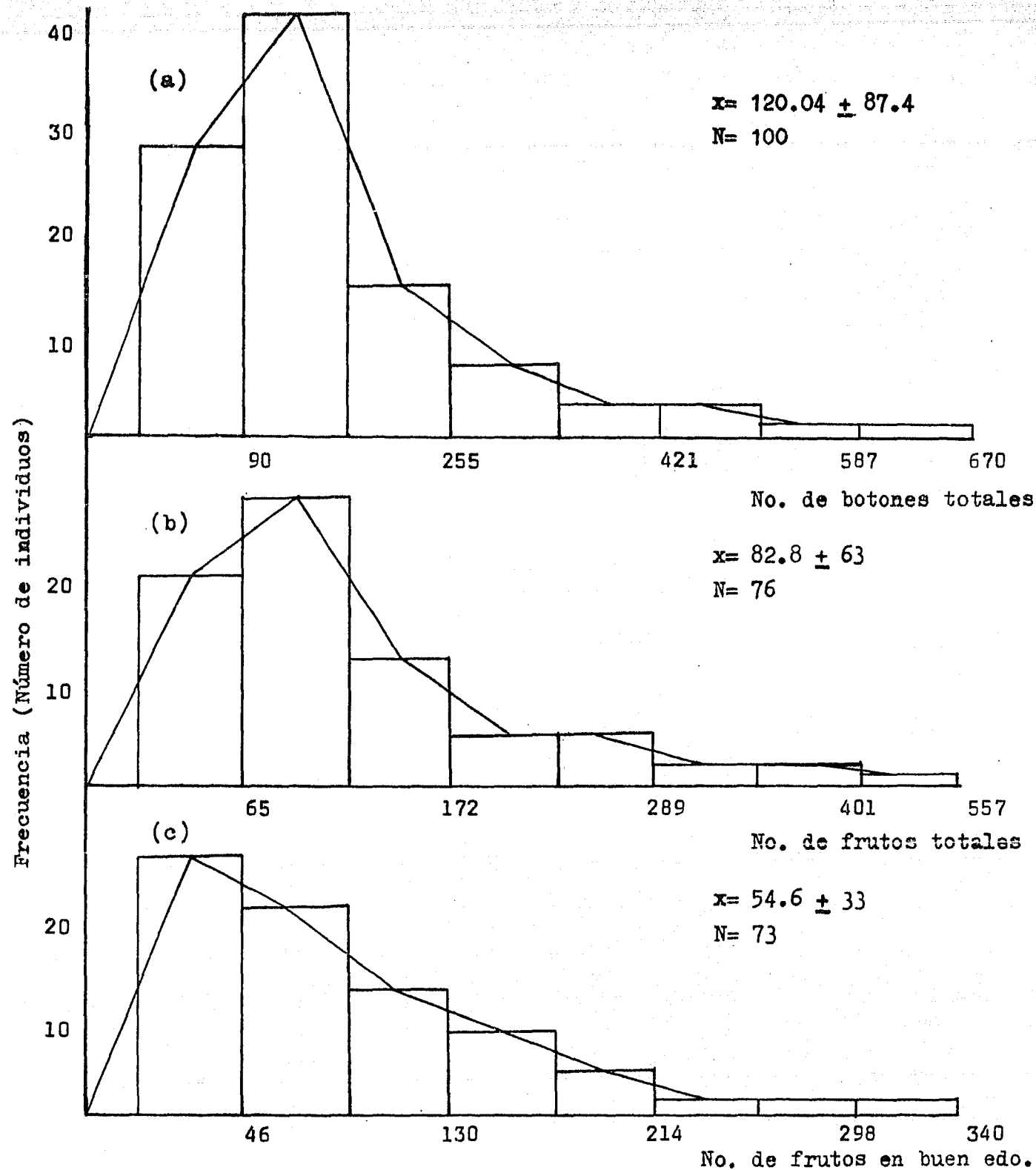


Fig. 20 (a) Frecuencia de individuos contra el número de botones totales producidos
 (b) Frecuencia de individuos contra el número de frutos totales producidos
 (c) Frecuencia de individuos contra el número de frutos en buen estado

por colibríes es Nicotiana glauca, (Hernández, 1981), sin embargo no se observaron individuos de esta especie en los alrededores de la población de E.gibbiflora con la que se trabajó. Por esta razón las flores de E. gibbiflora eran de los pocos recursos disponibles para los posibles animales nectarívoros, por lo que se aumentan las probabilidades de que sus flores sean visitadas por su polinizador. Esto explica en parte el alto porcentaje de producción de frutos y semillas encontrado en condiciones naturales (ver capítulo V de este mismo trabajo). El otro aspecto importante es que no se observó ningún tipo de competencia interespecifica por los recursos florales. Por lo que podemos decir que la floración de E.gibbiflora en esta población está estrechamente relacionada con el grupo de colibríes de la especie C.latirostris que residen en esa época en el Pedregal de San Angel.

Por otra parte los resultados que se obtuvieron de las mediciones de las rosetas, muestran que nuestra planta tiene la capacidad de reproducirse desde tamaños muy pequeños. Aunque esta capacidad aumenta de forma lineal respecto al tamaño del individuo. Una comparación que sería interesante llevar a cabo sería respecto a la distribución de tamaños de los individuos reproductivos con los no reproductivos.

Las regresiones que se obtuvieron respecto al número de flores y frutos totales en relación al diámetro de la roseta y a la altura de la inflorescencia fueron todas significativas. Sin embargo si observamos las pendientes para cada caso podemos ver que estas son considerablemente más altas para los diámetros de las rosetas que para las alturas de las inflorescencias, lo que nos indica que, proporcionalmente hablando, un incremento en el diámetro de la roseta va a influir en un aumento más importante en el número de flores y frutos que un incremento en el tamaño de la inflorescencia.

Esto es importante ya que para explicar la limitación en la producción de frutos (fruit-set), es decir el número de flores que se convierten en frutos, tendríamos básicamente dos hipótesis: (a) Si el largo de las inflorescencias afecta positivamente a la producción de frutos, entonces la limitación estaría determinada por los polinizadores, ya que tenemos una relación significativa entre la altura de la inflorescencia y el número de flores, lo que influye en una mayor actividad de los polinizadores, (Waddington, 1983). Siendo el número de flores que son polinizadas un factor muy importante del cual depende la fracción del potencial reproductivo que se lleva a cabo, (Stephenson, 1981); (b) Que la limitación en la producción de frutos se deba a una falta de recursos, ya que la limitación de recursos en la producción de frutos parece ser una causa común en muchas especies de plantas, (Stephenson, 1981).

Las regresiones de la producción de frutos en relación a la altura de la inflorescencia y al diámetro de la roseta resultaron significativas. Aunque nuevamente la diferencia entre ambas es la pendiente de las ecuaciones que definen ambas relaciones. Igual

que en los casos anteriores la pendiente de la relación producción de frutos- diámetro, resulto mas alta que la observada en la relación producción de frutos- altura de la inflorescencia.

Una forma de comprobar que la limitante en la producción de frutos es debida a una falta de polinizadores, es la propuesta por Bierzychudek, (1981) y Fenner, (1985). Esta consiste en realizar una serie de polinizaciones controladas, comparando la producción de frutos para esas polinizaciones y la encontrada en condiciones naturales. Si no se encuentran diferencias significativas entre ambas, podriamos suponer que la limitante en la producción de frutos no se debe a una falta o inadecuada polinizacion, (Bierzychudek, 1981).

Esta prueba se llevo a cabo, y los resultados que se obtuvieron se pueden ver en el capitulo V de este trabajo. En esta prueba se encontraron diferencias significativas entre la producción de frutos en condiciones controladas y en condiciones naturales.

Por otra parte cuando existe limitación de recursos en las plantas se da comunmente el fenómeno de aborción de flores, frutos y semillas, (Fenner, 1985; Bierzychudek, 1981). La aborción permite a las plantas adecuar el número de frutos y semillas con la disponibilidad de recursos frente a un amplio rango de condiciones ambientales, (Stephenson, 1981).

Dentro de los factores que pueden influir en una baja de recursos, y consecuentemente en una aborción de frutos y semillas, tenemos la reducción en el área de las hojas, por herbivoría, efectos de sombra, etc, (Stephenson, 1981). Por lo que podemos suponer que en plantas de tamaño pequeños, las tasas de aborción van a ser mayores. Esta prueba se llevo a cabo mediante la correlación entre la tasa de aborción y el tamaño de la roseta de E. gibbiflora. Encontrandose que en efecto a tamaños menores de la roseta las tasas de aborción eran mas altas.

Estos resultados y los obtenidos en las polinizaciones controladas nos indican que en la población con la que se trabajo el factor limitante en la producción de frutos fue tanto la falta de recursos como de polinizadores.

Stephenson, (1981), sugiere que la aborción de frutos y semillas se da de forma selectiva. Por lo que los frutos que principalmente van a ser abortados son aquellos que: se encuentren dañados por parásitos, que tengan un número pequeño de óvulos fertilizados (lo que provoca una afluencia mínima de recursos), que sean producto de autofecundaciones o que contengan anomalías genéticas. Así para Stephenson, (1981) los frutos con mas posibilidades de madurar van a ser aquellos que: (a) se inicien primero, (b) que tengan muchas semillas, y (c) que resulten de polinizaciones cruzadas.

Respecto al primer inciso para E. gibbiflora si se noto que

las últimas flores de las ramas de las inflorescencias en general no producían frutos. Estas flores casi no fueron visitadas por los polinizadores, se encontraban en general muy parasitadas y con un aspecto muy dañado. Además su producción de semillas fue significativamente más bajo que para frutos en buen estado.

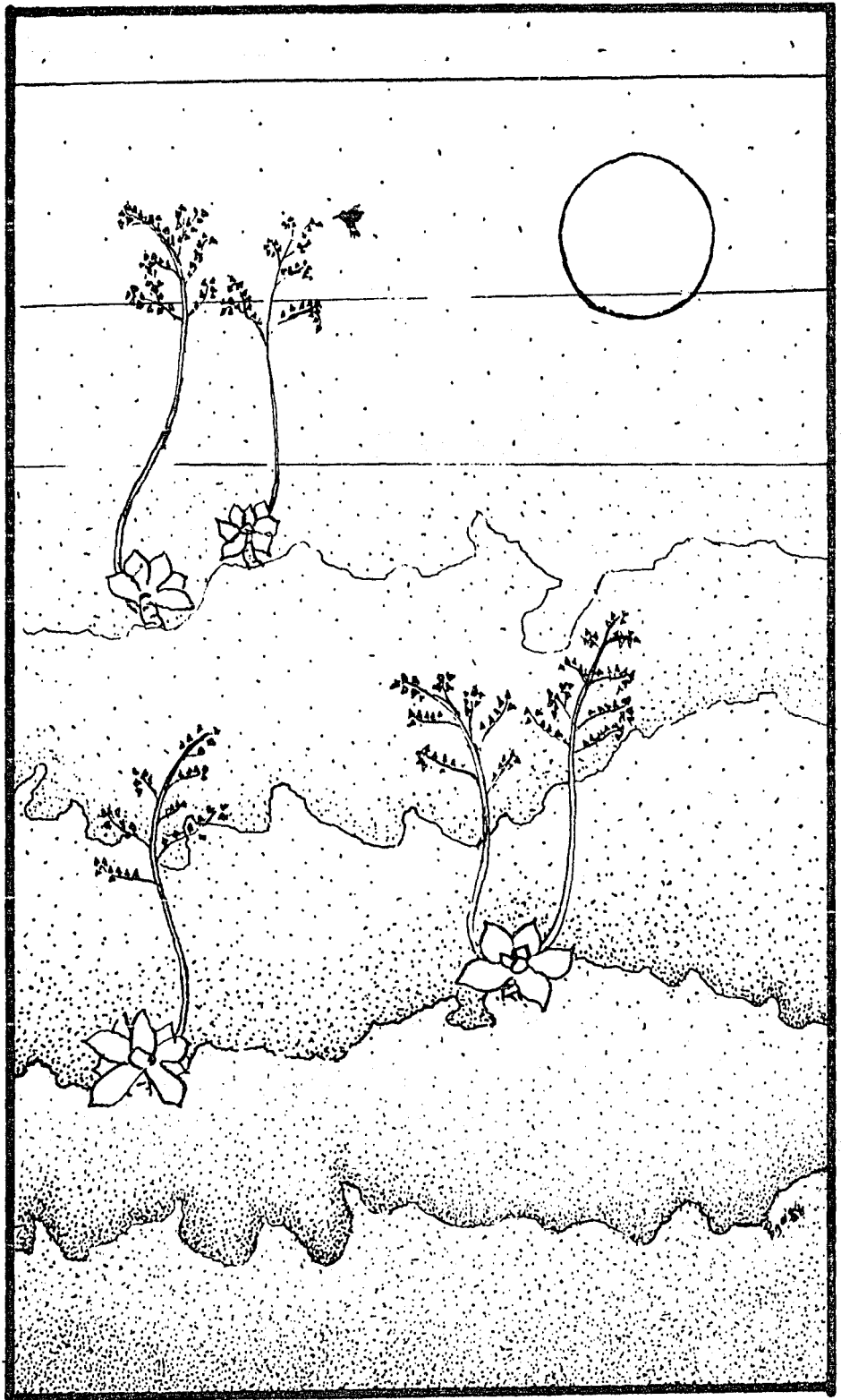
Según Fenner, (1985) el papel final de todas las flores que no llegan a fruto se restringiría a dos aspectos : (a) como donadoras de polen, y (b) como atrayentes de polinizadores.

Respecto a el último inciso en la aborción selectiva de plantas autocompatibles, se puede pensar que la consanguinidad, al promover la homocigosis, reduce la varianza genética de las semillas. Reduciendo así las bases para la retención de la aborción selectiva de frutos, (Sutherland, 1986). Por lo que la aborción selectiva a este nivel se puede perder en estas plantas, (Sutherland, 1986).

Así, existe toda una serie de factores que van a determinar de forma muy importante la fracción del potencial reproductivo que pueda llevarse a cabo en las poblaciones de plantas.

En nuestra población, en cuanto al total de frutos producidos, se observa que el número de estos en buen estado se reduce en un poco más de la mitad respecto al número de botones que se producen en total.

Esta pérdida se debe, además de los factores ya mencionados, a la caída de inflorescencias, ya sea por efectos abióticos, como lluvias, vientos, etc., o a efectos bióticos, como pequeños mamíferos o algunos paseantes.



Capítulo VII. Discusión General y Conclusiones

Discusión General y Conclusiones:

La población de E. gibbiflora con la que se trabajó tiene muchas peculiaridades que la hacen muy interesante. A continuación mencionaremos a manera de conclusiones generales los aspectos más importantes de la ecología de la polinización de esta planta, discutiendo las implicaciones más importantes de dichos aspectos.

Esta población es prácticamente visitada de manera exclusiva por un solo polinizador, el colibrí C. latirostris. Este polinizador mostró una conducta agresiva y su patrón de actividad se correlaciona con el patrón de producción de néctar.

C. latirostris obtiene la mayoría de sus recursos energéticos a partir del néctar de las flores de E. gibbiflora, ya que en esta época la cantidad de plantas que florecen en el Pedregal de San Angel es mínima, y no se observó que estos colibríes visitaran otras flores.

En cuanto a el patrón de producción de néctar se tiene que mencionar la gran variación en la cantidad de néctar producido por flor, esta variación se pudo deber en parte a que flores de distinta edad producen diferentes cantidades de néctar, correlacionandose esta característica con otros aspectos de la conducta floral, como receptividad de los estigmas, dehiscencia de las anteras y diámetro de apertura de la flor. Sin embargo también se encontraron grandes fluctuaciones en la producción dentro de flores de las mismas edades. Evidentemente esto requiere de estudios más finos (particularmente genéticos y fisiológicos) que permitan entender como están determinados a un nivel básico los patrones de producción de néctar, lo cual nos permitiría evaluar más objetivamente el posible valor adaptativo de dichos patrones. Lo que si se puede intuir es la posible consecuencia inmediata de dichas variaciones en la producción, ya que tendría un efecto importante en el sistema reproductivo de la población al "promover" en cierta forma una mayor movilidad de los polinizadores y con esto una mayor tasa de entrecruzamiento.

En cuanto a las características del néctar sobresale la gran concentración de azúcares presentes, lo que no es muy común en flores polinizadas por colibríes (ver citas en el capítulo 4 de este trabajo). Nosotros sugerimos que esta alta concentración puede estar determinada por factores de tipo ambientales y de exclusión de posibles robadores del néctar.

El sistema reproductivo que se detectó para E. gibbiflora fue el de Xenógama facultativa. Esta especie no presentó problemas de autoincompatibilidad, y tanto la producción de frutos y semillas como la germinación aparentemente no se ven afectadas por los distintos sistemas de entrecruzamiento (polinización cruzada y autopolinización). Aunque para que se lleve a cabo la autopolinización de manera natural es

imprescindible la presencia del polinizador ya que en ausencia de este la producción de frutos y semillas es muy baja. En cuanto a dicha producción es interesante mencionar que se encontraron evidencias de que la población con la que se trabajó estaba limitada en la producción de frutos y semillas tanto por la falta de recursos como por la falta de polinizadores. Sin embargo es muy difícil distinguir con datos de un año cual de los dos factores resulta más importante en dicha limitación, por lo que sería conveniente seguir a la población por varios años y estudiar más a fondo las variables que están involucradas en esta limitación, ya que esta tuvo importantes implicaciones debido a que se da una reducción muy drástica entre la producción de frutos (y semillas) potenciales y la cantidad real de estos que se producen.

Un factor que influye de manera importante en el sistema reproductivo de esta planta es la conducta del polinizador, ya que al ser agresivo y mantener una cierta área bajo su control, el flujo de polen se ve muy restringido. Por lo que los "eventos reproductivos" más comunes son la autopolinización en las mismas flores o entre flores de la misma inflorescencia. Esto tiene importantes implicaciones en el tamaño efectivo y en la estructura genética de la población, ya que al ser restringido el flujo de polen el tamaño efectivo se ve reducido, por lo que se esperaría que la consanguinidad y la deriva génica jugaran un papel muy importante en dicha estructuración. Vargas (manus.) encontró tamaños efectivos pequeños para esta misma población, de aquí que sea interesante hacer un análisis con métodos electroforéticos para ver la cantidad de variación genética, los índices de consanguinidad, las tasas de entrecruzamiento, etc. en la población de E. gibbiflora, y así conocer más a fondo su estructura genética.

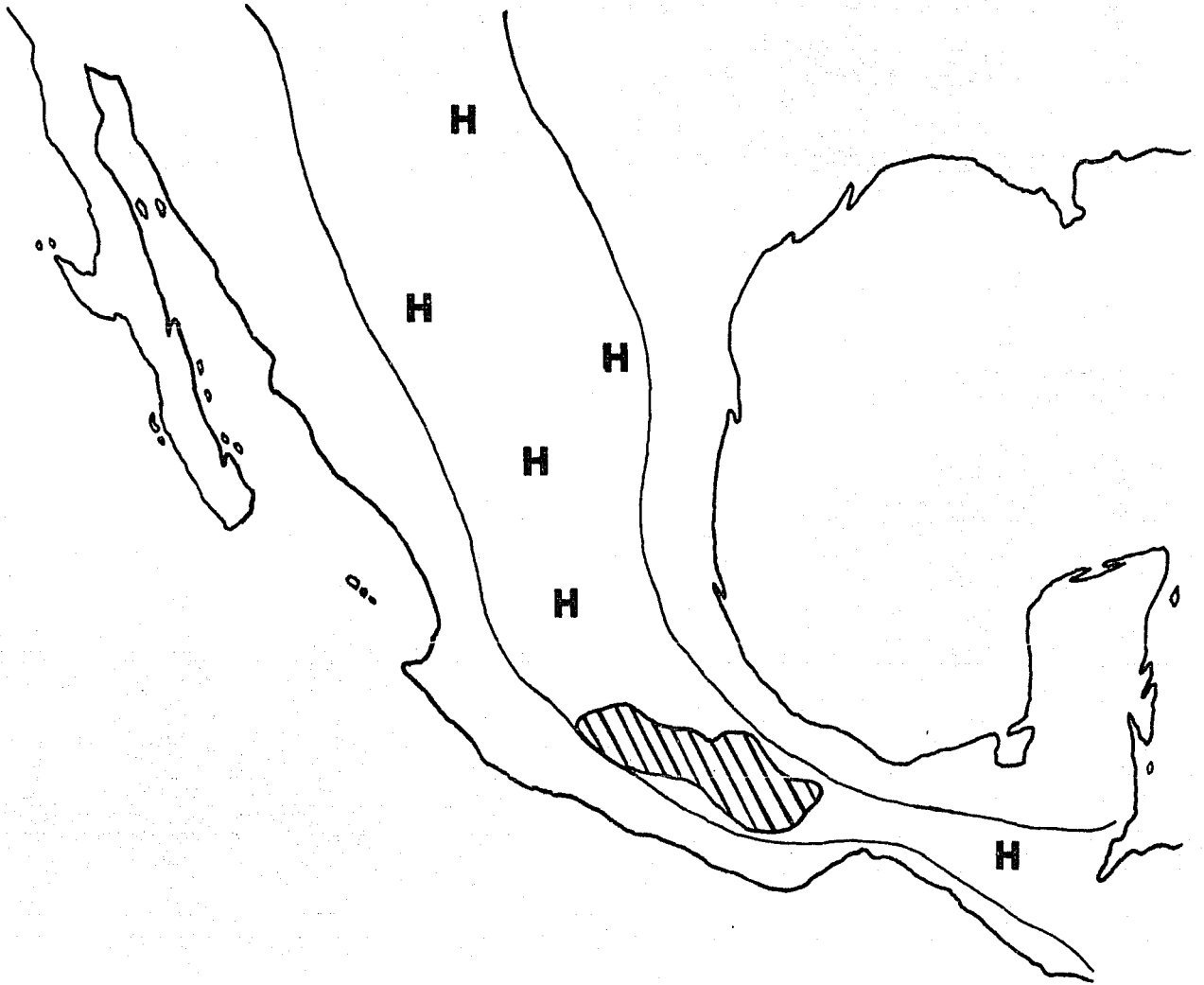
Apartir de las conclusiones mencionadas podemos decir que la relación entre E. gibbiflora y su polinizador el colibrí C. latirostris es muy estrecha en la época de floración de E. gibbiflora, ya que por una parte E. gibbiflora necesita de manera forzosa al colibrí para poder llevar a cabo su evento reproductivo de manera eficaz y, por otro lado el colibrí necesita del néctar ofrecido en las flores de E. gibbiflora ya que las fuentes de energía en ese momento en el Pedregal de San Angel son muy pocas. Así la relación para E. gibbiflora es un mutualismo obligado (en cuanto a su reproducción sexual) y para C. latirostris facultativo.

Sin embargo lo que hace interesante a esta relación es que se tiene una interacción de un solo polinizador visitando a una sola planta, lo cual por una parte no es común en la naturaleza, y por otra ofrece muchas posibilidades para estudiar la dinámica de este tipo de interacciones.

Por último otro estudio muy importante que valdría la pena llevar a cabo es un análisis comparativo entre las diferentes poblaciones de E. gibbiflora que se encuentran en México,

evaluando todos los aspectos de su ecología de la polinización, ya que según se observó existe un claro solapamiento entre la distribución geográfica del colobirí C. latirostris y del género Echeveria.

APENDICE I MAPAS DE DISTRIBUCION DE Echeveria gibbiflora y de
Cynanthus latirostris en México



Mapa 1. Distribución de Echeveria gibbiflora en México

H= Distribución del género, según datos del Herbario Nacional (MEXU) y de Walther, (1972)

La parte sombreada corresponde a la distribución de la especie E. gibbiflora, según datos del Herbario Nacional (MEXU), Reiche, (1977), Rzedowski, (1954), y Walther, (1972).



Mapa 2. Distribución del colibrí Cynanthus latirostris en México, según datos de Arizmendi, (1987), Cleveland, (1964), y Robins, et al, (1983).

C= Distribución de C. latirostris

**APENDICE II INDICADORES DE LOS SISTEMAS REPRODUCTIVOS EN
PLANTAS: Proporción de Polen- Ovulos e Indice
de Hibridización (OCI)**

APENDICE II Indicadores de los Sistemas Reproductivos en Plantas

Los indicadores de los sistemas reproductivos de las plantas han mostrado ciertos patrones de correlación entre algunas características de las flores con ciertos habitats. Así como una serie de características morfológicas y de conducta floral que delimitan ciertos sistemas reproductivos. Cruden, (1976) y Cruden y Miller, (1981) proponen a la proporción de polen y óvulos (Pollen -ovule ratios) y al índice de hibridización (OCI) como dos buenos indicadores de dichos sistemas.

La Proporción de Polen y Ovulos:

Muchos trabajos han mostrado que las flores de especies de plantas autoincompatibles producen más granos de polen que las especies de plantas compatibles y o de taxa autogamas, (Cruden, 1976). Se asume que los P/O's reflejan la eficiencia de polinización, así a más eficiente transferencia de polen se tendra bajos P/O's, (Cruden y Miller, 1981).

Por lo que un cambio evolutivo de la xenogamia a la autogamia ha sido acompañada por un decremento en las proporciones de granos de polen y óvulos. Aceptandose en general que las diferencias en los sistemas reproductivos tienden a estar correlacionadas con estadios sucesionales.

En la tabla A se muestran los sistemas reproductivos relacionados con la proporción de polen y óvulos, su habitat y su índice de hibridización.

Tabla A. Proporción de Polen y Ovulos (P/O)
(Tomada de Cruden, 1976)

OCI	Sistema Reproductivo	P/O (x±EE)
0	Cleistogamia	4.7±0.7
1	Autogamia obligada	27.7±3.1
2	Autogamia facultativa	168.5±22.1
3	Xenogamia facultativa	796.6±87.7
4	Xenogamia	5859.2±936.5

Las plantas que se ubican en habitats altamente perturbados son autogamas obligadas o facultativas. Sus OCI's son de 1 o 2. Las plantas en estadios sucesionales tempranos tienen valores de OCI's de 2 a 3, siendo autocompatibles y xenógamas facultativas. Las especies xenógamas se ubican en estadios sucesionales avanzados con un OCI de 3 a 4.

Índice de Hibridización (OCI):

Los valores del índice de hibridización se basan en la suma de tres características florales:

(1) Diámetro de la flor, que se clasifican en cuatro clases:

- (i) Corolas con diámetro menores de 1mm se les asigna un valor de 0.
- (ii) De 1 a 2mm el valor es de 1.
- (iii) De 2 a 6mm el valor es de 2.
- (iv) Más de 6mm el valor es de 3.

(2) Relación espacial de estigmas y anteras:

- (i) Si los estigmas y las anteras estuvieran al mismo nivel y su contacto pudiera ocurrir se les asigna un valor de 0.
- (ii) Si el contacto fuera improbable el valor es de 1.

(3) Separación temporal de la dehiscencia de las anteras y receptividad de los estigmas.

- (i) Homogamia y protoginea = 0
- (ii) Protandria = 1.

El índice de hibridización relaciona además otras características que son mostradas en la tabla B.

Tabla B. Índice de Hibridización (OCI)*

OCI	Sistema Reproductivo	Características de las Plantas
0	Cleistogamia	
1	Autógama obligada	Plantas autocompatibles, no requieren de polinizador
2	Autógama Facultativa	Plantas autocompatibles y autógamas fecundación cruzada. No requieren de polinizador.
3	Xenógama Facultativa	Autocompatibles si son dicógamas, tienden a la protoginea, la mayoría producen néctar, y algunas requieren al polinizador.
4	Xenógama	Plantas adaptadas a la fec. cruzada son autoincompatibles, la dicogamia es comun, la mayoría requieren al polinizador de manera forzosa, y sus flores producen néctar.

* Basada en los datos de Cruden, (1976).

Literatura Citada

- Alvarez, S.F.J., Carabias, J.L., Meave del Castillo, J., Moreno, P., Nava, F., Rodriguez, F., Tovar, G., Valiente, A. (1982) Proyecto para la Creación de una reserva en el Pedregal de San Angel, Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Arizmendi, A.M. (1987) Interacción entre los colibríes y su Recurso Vegetal en Chamela, Jal. Tesis de Licenciatura (Biología) Fac. de Ciencias, UNAM. Mexico.
- Baker, H.G. (1975). Sugar concentrations in nectars from hummingbird flowers. *Biotropica* 7(1):37- 42.
- Baker, H.G. (1978). Chemical aspects of the pollination biology of woody plants in the tropics, en Tomlinson, P.B. y Zimmerman, H.H., *Tropical trees as living systems*, Cambridge Univ. press.
- Baker, H.G. (1979) Anthecology: Old testament, New testament, Apocrypha. *New Zealand, J. of Bot.*, 17:431- 440.
- Baker, H.G. and P.D. Hurd (1968) Intraforal Ecology. *Annual Rev. Entomol.*, 13:385- 414.
- Baker, H.G. and I. Baker (1975) Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution, en Gilbert, L., and P. Raven, *Animal and Plant Coevolution*, Texas Univ. press, Austin.
- Baker, H.G. and I. Baker (1983) Floral Nectar Sugar Constituents in Relation to pollinator type, in Handbook of Experimental Pollination Biology, Jones, E. and J. Little (eds.) S.A.E. USA.
- Bawa, K.S. and J.H. Beach (1981) Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68:254- 274.
- Begon, M., J.L. Harper and C.R. Townsend (1986) Ecology. Blackwell
- Bierzichudek, P. (1981) Pollinator Limitation of Plant Reproductive Effort. *Am. Nat.* vol. 117, pp 838- 840
- Bolten, A.B. and P. Feinsinger (1978) Why do Hummingbird flowers secrete dilute nectar. *Biotropica* 10(4):307- 309.
- Boucher, D., S. James, and K. Keeler (1982) The Ecology of Mutualism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:315- 347.
- Brockett, P. and A. Levine (1984) Statistics and Probability. Saunders College Publishing.
- Búrquez, A. y J. Sarukhan. (1980) Biología de Poblaciones Silvestres y Cultivadas de Phaseolus coccineus L : Boletín de la Soc. Bot. de México 39:5- 24.
- Calder, W.A. (1979) On the temperature-dependency of optimal

- nectar concentration for birds. *J.Theor. Biol.* 78: 185- 196.
- Cleveland, B.A. (1964) Life Histories of North American Cuckoos, Gocitsuckers, Hummingbirds and their Allies. Part two. Dover Publications, Inc. N. Y.
 - Cruden,R.W. (1976) Pollen-ovule ratios: A Conservative Indicator of Breeding Systems in flowering plants. *Evolution* 31(1):32- 46.
 - Cruden,R.W. and S.M.Hermann (1983) Studing nectar? Some observations on the art., en Bentley and Thomas eds.Columbia Univ. press New York.
 - Cruden,R.W., S.M.Hermann, S.Peterson(1983)Patterns of nectar production and plant pollinator coevolution,en Bentley and Thomas eds.Columbia Univ.press New York.
 - Cruden,R.W.and S.Miller(1981) Pollen -ovule Ratio.Pollen size and the Ratio of Stigmatic Area to the Pollen-Bearing Area of the Pollinator:An Hypothesis.*Evolution* 35(5)964- 974.
 - Daniel,W. (1983) Bioestadística. Limusa, Mexico.
 - Domínguez,P.T.C.(1985) Ecología Reproductiva de Croton suberosus (EUPHORBIACEAE). Tesis (Biología) Facultad de Ciencias.UNAM Mexico.
 - Eguiarte,F.L.(1983)Biología Floral de Manfreda brachystachya (Cav.)Rose en el Pedregal de San Angel México,D.F.Tesis de Licenciatura(Biología)Facultad de Ciencias,UNAM.México.
 - Eguiarte,F.L. and A.Búrquez (1987) Reproductive Ecology of Manfreda brachystachya, an Iteroparous Species of Agavaceae. The *Southwestern Naturalist.* 32(2): 169- 178
 - Eguiarte,F.L.,C.Martínez del Rio,H.Arita (1987) EL Néctar y el Polen como recursos:El papel Ecológico de los Visitantes en las flores de Pseudobombax ellipticum(H.B.K.) Dugand *Biotropica*
 - Ehrlich,P.R. and P.H.Raven (1964) Butterflies and plants: a study in Coevolution. *Evolution* 18: 586- 608
 - Estes,J.R., B.H.Amos, and J.Sullivan (1983) Pollination From two Perspectives: The Agricultural and Biological Sciences, in Handbook of Experimental Pollination Biology, Jones, E. and R.J. Little (eds.) S.A.E. USA.
 - Faegri,K.and L.van der Pijl (1979) The Principles of Pollination Ecology,3a ed.Pergamon press.Austin
 - Feinsinger,P. (1976) Organization of a tropical guild of nectarivoruos birds. *Ecol. Monogr.*46:257- 291.
 - Feinsinger,P. (1983a) Coevolution and Pollination. 282- 310, in Futuyma,D.J. and M.Slatkin, editors. Coevolution. Sinauer

- Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Feinsinger, P. (1983b) Variables Nectar Secretion in a Heliconia species pollinated by hermit hummingbirds. Biotropica 15: 48- 53
 - Feinsinger, P., J.H. Beach, Y.B. Linhart, and W.H. Busby and G. Murray (1987) Disturbance, Pollinator Predictability, and Pollination success among Costa Rican Cloud Forest Plants. Ecology, 68(5) pp 1294- 1305.
 - Feinsinger, P. (manus.) Approaches to nectarivore- plant interactions in North and Central America
 - Fenner, M. (1985) Seed Ecology. Chapman and Hall. London.
 - Frankie, G.W. and Haber, W. (1983) Why Bees Move Among Mass-Flowering Neotropical trees, in Handbook of Experimental Pollination Biology, Jones, E. and J. Little (eds.) S.A.E. USA.
 - Futuyma, D.J. (1986) Evolutionary Biology. 2a ed., Sinauer, Massachusetts.
 - Futuyma, D.J. and M. Slatkin (1983a) Introduction, in Futuyma, D.J. and M. Slatkin (eds.) Coevolution, Sinauer, Associates Inc. , Sunderland, Massachusetts, pp 1- 13.
 - Futuyma, D.J. and M. Slatkin (1983b) Coevolution, Sinauer, Associates Inc. , Sunderland, Massachusetts, p. 555.
 - García, E. (1964) Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen: Adaptado a las condiciones climáticas de México. México.
 - Gilbert, L.E. and P.H. Raven (1980) Coevolution of Animals and Plants, Gilbert, L.E. and P.H. Raven (eds.) Univ. of Texas Press. Austin, Texas.
 - Gill, F.B. (1987) Ecological Fitting: Use of Floral Nectar in Heliconia stilesii Daniels by three species of Hermit Hummingbirds. Condor 89:779- 787.
 - Grant, K.A. and V. Grant (1968) Hummingbirds and their flowers. Columbia U. press., New York.
 - Hamrick, J.L. (1987) Gene flow and distribution of Genetic Variation in Plant Population in Differentiation Patterns in Higher Plants, Academic Press. USA pp 63- 67
 - Handel, S.N. (1983) Pollination Ecology, Plant Population Structure, and Gene Flow, in Pollination Biology, Real, ed. Academic press.
 - Harper J. L. (1977) Population biology of plants Academic Press. London
 - Heinrich, B. (1981) The Energetics of Pollination. Ann. Missouri

- of Bot. Gard..68:370-378.
- Heinrich, B. and P. Raven (1972) Energetics and Pollination Ecology Science, 176:597-602.
- Heithaus, R.E. (1974) The Role of Plant- Pollinator Interactions in Determining Community Structure. Ann. Miss. Bot. Gard. 61(3):675-691.
- Hernández, H. (1981) Sobre la Ecología Reproductiva de Nicotiana glauca GRAH: Una maleza de Distribución Cosmopolita, Boletín de la Sociedad Botánica de México No. 41.
- Hernández, I.J.L. (1984) Variación del Contenido de Semillas del Suelo en 3 Habitats de la comunidad de Senecio praecox (Pedregal de San Angel, Mexico, D.F.) Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Janzen, D. (1977) Why don't ants visit flowers? Biotropica 9(4).
- Janzen, D. (1980) When is it coevolution ? Evolution 34: 611- 612
- Janzen, D., P. De Vries, D.E. Gladstone, M.L. Higgins, and T.M. Lewisohn (1980) Self- and cross- pollination of Encyclia cordigera (Orchidaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica Biotropica 12(1) :72- 74
- Kodric- Brown and J. Brown (1978) Influence of Economics, Interspecific Competition, and Sexual Dimorphism and Territoriality of Migrant Rufous Hummingbirds. Ecology 59(2): 285- 296.
- Krebs, J.L. (1978) Ecology, 2a.ed., Harper and Row, New York.
- Kuban, J. and R. Neill (1980) Feeding Ecology of Hummingbirds in the Highlands of the Chisos Mountains, Texas. Condor 180:185.
- Lack, A.J. and Q.O. Kay (1987) Genetic Structure, Gene flow and Reproductive Ecology in Sand- Dune Populations of Polygala vulgaris. Journal of Ecology 75:259- 276.
- Levin, D.A. and H.W. Kerster (1974) Gene Flow in seed plants. Evol. Biol. 7:139- 220.
- Linhart, Y. and P. Feinsinger (1980) Plant- Hummingbird interactions : Effects of island size and Degree of Specialization on Pollination Journal of Ecology (68):745- 760.
- Martínez del Rio, C. (1984) Polinización en Miriabilis jalapa (L.) en el Pedregal de San Angel. Tesis de Licenciatura (Biología) Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Martínez del Rio, C. and A. Búrquez (1986) Nectar Production and Temperature Dependent Pollination in Miriabilis jalapa. Biotropica 18(1):28- 31.

- Martínez del Río, C. and L.E. Eguiarte (1987) The effect of Nectar Availability on the Foraging Behavior of the Stingless Bee Trigona testacea. The Southwestern Naturalist 32(3) : 313-319
- Miller, R. (1985) Why Hummingbirds Hover. The Auk vol.102 (4).
- Montgomerie, R. (1984) Nectar Extraction by Hummingbirds : response to different floral characters. Oecologia 63:229- 236.
- Montgomerie, R. and C.L.Gass (1981) Energy Limitation of Hummingbird Population in Tropical and Temperate Communities. Oecologia 50:162- 165.
- Morse, H.D. (1980) Behavioral Mechanisms in Ecology. Harvard University Press. USA and London
- Mosquin, T. (1971) Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. Oikos 22:398- 402.
- Murcia, C. (1987) Estructura y Dinámica del Gremio de Colibríes (Aves: Trochilidae) en un Bosque Andino. Humboldtia 1:29- 64.
- Oyama, N.A.K. (1986) La Coevolución. Ciencias. Revista de Difusión.
- Percival, M.S. (1969) Floral Biology. Pergamon Press.
- Peterson, R.T. and E.L. Chalif (1973) A Field Guide to Mexican Birds H.M.Co. Boston, USA.
- Pianka, E.R. (1982) Ecología Evolutiva. Omega, Barcelona, España 365p.
- Pike, G.H. (1981) Optimal Foraging in Hummingbirds: Rule of Movement Between Inflorescences, Anim. Behav. 29: 889- 896.
- Pike, G.H. and N.Waser (1981) The Production of Dilute Nectar by Hummingbird and Honeyeater flowers. Biotropica 13(4):260- 270.
- Pleasants, J.M. and S.J. Chaplin (1983) Nectar Production rates of Asclepias quadrifolia: causes and consequences of individual variation. Oecologia 232:238.
- Reiche, C. (1977) Flora excursoria en el Valle de Mexico. 2a ed. Manuel Porrúa, Mexico (reproducción de la edición de 1926).
- Robins, Ch., B. Bruun, and H. Zim (1983) A Guide Field Identification : Birds of North America. Golden Press., New York.
- Rzedowski, J. (1954) Vegetación del Pedregal de San Angel (D.F., México. An. Esc. Cien. Biol. 8:59- 129.
- Rzedowski, J. (1978) La Vegetación de México. Limusa, México.
- Rzedowski, J. y G.C. Rzedowski (1979) Flora Fanerogámica del Valle

de México. vol.1 C.E.C.S.A.México.

- Schemske, D.W. and R.Lande (1985) The Evolution of Self-Fertilization and Inbreeding Depression in Plants. II. Empirical Observations, *Evolution*, 39(1).
- Schoen, D.J. (1983) Relative Fitnesses of Selfed and Outcrossed Progeny in Gilia achilleifolia (Polemoniaceae) *Evolution*, 37(2).
- Soberon, J.M. and C.Martínez del Rio (1981) The Dynamics of a Plant-Pollinator interactions. *J.Theor. Biol.* 91, 363- 378
- Soberon, J.M. and C. Martínez del Rio (1985) Cheating and Taking Advantage in Mutualistic Associations, en Boucher, D. (ed.) *The Biology of Mutualism. Ecology and Evolution.* Croom Helm Ltd. 338p
- Solbrig, O.T. (1976) On the relative advantage of cross and self-fertilization. *Ann. Missouri Bot.Gard.*, 63:262- 276.
- Steel, R. and J.H.Torrie (1981) Principles and Procedures of Statistics a Biometrical Approach, 2a Mac Graw Hill.
- Stephenson, A.G. (1981) Flower and Fruit Abortion: Proximate Causes and Ultimate Functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253- 279
- Sutherland, S. (1986) Patterns of Fruit-set: What controls fruit flower ratios in plants?. *Evolution*, 40(1).
- Shubart, H. and A.Anderson (1978) Why don't ants visit flowers? a reply to D.H.Janzen. *Biotropica* 10(4)
- Stiles, F.G. (1971) Time, Energy and Territoriality of the Anna Hummingbird (Calypte anna). *Science* 173:818- 821.
- Stiles, F.G. (1975) Ecology, Flowering, Phenology, and Hummingbird Pollination of Some Costa Rican Heliconia Species. *Ecology* 56 : 285- 301.
- Stiles, F.G. (1981) Geographical aspects of bird-flower coevolution with particular reference to Central America. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 68:323- 351.
- Toledo, V.M. (1975) Chiranthodendron pentadactylon larreategui (STERCULIACEA) : una especie polinizada por aves percheras *Bol. Soc. Bot. de México*, No. 35 pp 59- 67.
- Toledo, V.M. (1977a) Pollination of Some Rain Forest Plants by Non-Hovering Birds in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 9(4):262- 267
- Toledo, V.M. (1977b) La Estacionalidad de las flores utilizadas por los Colibríes de una Selva Tropical Humeda en México. *Biotropica* 7(1):63- 70

- Vargas, M.C.F. (manus.) Determinación del Tamaño Efectivo en una Población de Echeveria gibbiflora D.C. en el Pedregal de San Angel C.U. México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias UNAM.
- Waddington, D. (1983) Foraging Behavior of Pollinators, in Pollination Biology, Real, L.ed. Academic Press.
- Walther, E. (1972) Echeveria. California Academy of Sciences.
- Wilson, S.N. (1983) The Origin and early evolution of angiosperms, in Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge Univ. press. pp. 366- 391.
- Wolf, L. and F. Hainsworth (1971) Time Energy Budgets of Territorial Hummingbirds. *Ecology* 52: 980- 988.
- Wolf, L., F. Hainsworth, and G. Stiles (1972) Energetics of foraging: Rate Efficiency of Nectar extraction by Hummingbirds. *Science*, 176: 1351- 1352
- Wyatt, R. (1983) Pollinator-Plant Interactions and the Evolution of Breeding Systems, in Pollination Biology, Real, L.ed. Academic press.