



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

REPRODUCCION Y GERMINACION DE *Agave
cupreata* TREL. & BERGER (Agavaceae) EN LA
LOCALIDAD DE AYAHUALCO, GUERRERO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G A

P R E S E N T A

PAOLA MASSYEL GARCIA MENESES



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTORA DE TESIS: M. en C. IRENE PISANTY BARUCH

2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



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 esta 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.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA





UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: PAOLA MASSYEL GARCÍA MENESES
FECHA: 18 MAYO 2004
FIRMA: García Meneses

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Reproducción y germinación de Agave cupreata Trel. & Berger (Agavaceae) en la localidad de Ayahualco, Guerrero.

realizado por Paola Massyel García Meneses

con número de cuenta 9532636-8 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis M. en C. Irene Pisanty Baruch *ipisantj.*
Propietario

Propietario Biól. Ernesto Vicente Vega Peña *[Signature]*

Propietario Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns *[Signature]*

Suplente Dr. José Santiago Arizaga Pérez *[Signature]*

Suplente Biól. Catarina Illsley Granich *[Signature]*

Consejo Departamental de Biología

[Signature]
M. EN C. JUAN MANUEL RODRIGUEZ CHÁVEZ

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA DE BIOLOGÍA

¿Tendrá la gente raíces que sean verdaderas?

*Nadie deja de pensar
en tus riquezas, que son tus flores
inventoras de ti misma!*

Nuestro hogar común es la tierra.

En el lugar lejano,

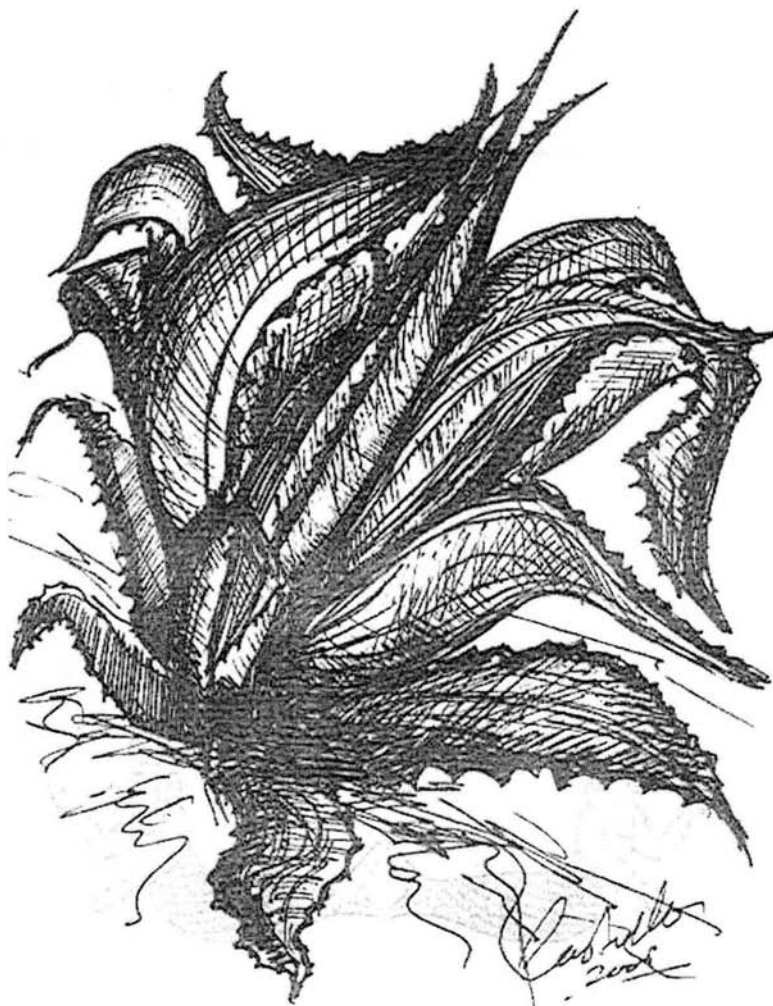
¿También es así?

*En verdad que no es lo
mismo.*

*En la tierra: flor y
canción.*

Existimos aquí!

Poema azteca



A mis abuelas Aura, Laura y Nelly que me enseñaron desde pequeña la ternura y la dureza que puede tener la vida y las herramientas para poder disfrutarla al máximo.

Agradecimientos

A papá Néctar que me explicó a la edad de dos años lo que era un átomo y la diferencia entre los hombres y las mujeres (aparato reproductor) despertando mi curiosidad científica.

A mamá Norma por compartir absolutamente todo desde los pensamientos hasta la sopa y tratar de comprender todos mis cambios hormonales.

También les doy las gracias porque además de ser mis padres son mis mejores amigos y confidentes, que me educaron de la mejor manera y que vieron porque nunca me faltara nada en lo espiritual y físico.

A mi hermano Enrique, perdón tío, por jugar, ayudarme y platicar conmigo en todo momento.

A tía Ester que a pesar de la distancia siempre sentí su apoyo.

A tío Negus por las herencias históricas, musicales y pensamientos locos.

A tío Sergio que siempre me ha ofrecido todo cuanto tiene sin esperar nada a cambio.

A Germán que estuvo, está y estará conmigo, por llevarme junto a él dándole un rumbo distinto a mi vida cambiándole el sabor al clima y a los vegetales volviendo todo morado.

A Alejandra la güera por permitirme entrar en su casa, en su familia y en su corazón siempre dejándome un lugar seguro el cual visitar.

A Isadora por enseñarme lo que es la amistad en su máximo esplendor y demostrarme cuan difícil es encontrarla.

A Maicela por ser parte de mi familia y crecer conmigo.

A Alma por esa amistad que no necesita de llamadas, ni reclamos, ni correos para saber que cuentas con ella.

A Alejandra Perrusquía por molestarme, hacerme llorar y reír y saber escuchar.

A Bety por ser como es.

A David por la confianza que depositaste en mí.

A Diego por compartir mis gustos y por la forma ásperamente cariñosa e incondicional con la que me ha tratado.

A Brian que compartió miles de sabores a chocolate y me enseñó que no sólo Chilapa sino todo lo demás es una tierra de oportunidades.

A mis amigos Fer y Rodrigo que en sus formas extrañas de ser me han demostrado una amistad que aprecio mucho.

A Ana Laura y Edgardo por saber escuchar entender, compartir y brindarme su apoyo.

A Ale Carmona por la chispa que tiene encendida en su corazón que me contagia de frescura.

A mi amiga, mamá postiza y asesora Irene Pisanty por invertir todo el tiempo y corazón en este trabajo y tener la paciencia para lidiar conmigo.

A Ernesto Vega por toda la ayuda en esta tesis, por su amistad y la forma tan peculiar de consentirme.

A mis sinodales Biól. Catarina Illsley, Dr. Luis Eguiarte y al Dr. Arizaga por su tiempo, correcciones y los valiosos comentarios que mejoraron esta tesis.

A mis profesores Leía S., Ernesto Velásquez, Gerardo Rivas, Zenón Cano y Palomino que me demostraron que puedes viajar a donde quieras dentro de un salón de clases y que la biología se puede disfrutar plenamente.

A Doña Feli, Edy y Don Flor por cuidarme como a una hija y me hacerme sentir como en casa.

A Claudia, Gloria, Luisita y Don Aure por toda la ayuda, café y apapachos que me dan.

A Ixchel por el trabajo cansado y tedioso al que se sometió con fondos musicales agudos de Cri-Cri susurrados al oído.

A todas las personas de SANZEKAN, Don Albino, Vicente García, Juanita Flores, Faustino Castro, Melquiades y Roberto por ayudarme y aguantar todas mis tardanzas.

Al Especializado de ecología y a mis profes del Taller, Dra. Tere Valverde, Dr. Jorge Meave, Dr. Zenon Cano, Dra. Silvia Castillo, Dra. Consuelo Bonfil y por supuesto a la M. en C. Irene Pisanty por orientarme, a lo largo de todo este tiempo que hemos compartido.

Al estado de Guerrero que me recibió calidamente.

Al estado de Veracruz por robarme el corazón.

A la UNAM que fue y será mi casa.

A la Facultad de Ciencias, por alojarme, enseñarme y protegerme.

A los polinizadores, agaves y al mezcal que se portaron de lujo y que sin su participación definitivamente no hubiera podido realizar este trabajo.

A todos los que me acompañaron en mis colectas y conteos que fueron de gran ayuda.

A Erick que de manera extraña me enseñó una lección muy grande y ahora me hace más fuerte.

Al tiempo por ser sabio, dame más de un chance y ayudar a sanar mis heridas.

ÍNDICE

Resumen

I. INTRODUCCIÓN

1. Características generales del género <i>Agave</i>	1
a) Distribución.....	1
b) Descripción del género.....	1
2. Historias de vida	
a) Generalidades.....	2
3. Historias de vida del género <i>Agave</i>	3
a) Tasa de crecimiento.....	4
b) Establecimiento de plántulas.....	4
c) Propagación vegetativa.....	5
d) Costo reproductivo.....	6
e) Número de descendientes.....	6
f) Polinización.....	8
4. Importancia económica del género <i>Agave</i>	13

II. OBJETIVOS

1. Biología reproductiva.....	15
2. Germinación y depredación.....	15

III. MATERIALES Y MÉTODOS

1. Descripción de la especie.....	16
2. Descripción de la zona	
a) Superficie y comunidades.....	16
b) Hipsografía.....	19
c) Geología.....	19
d) Topografía.....	21
e) Suelos.....	21

f) Clima.....	21
g) Hidrografía.....	22
h) Unidades geohidrológicas y aguas subterráneas.....	22
i) Vegetación.....	22
j) Aspectos organizativos.....	26
k) Aspectos socioeconómicos.....	26

3. Metodología

a) Biología reproductiva

i) Fenología floral.....	29
ii) Polinización.....	29
iii) Determinación preliminar de los gremios polinizadores.....	32

b) Germinación y depredación de semillas

i) Temporada de secas.....	32
ii) Temporada de lluvias.....	33

IV. RESULTADOS

1. Biología reproductiva

a) Fenología floral.....	36
b) Polinización.....	38
i) Número de frutos.....	38
ii) Proporción de frutos (<i>fruit-set</i>).....	38
iii) Número de semillas.....	39
iv) Proporción de semillas (<i>seed-set</i>).....	41
v) Determinación preliminar de los gremios polinizadores.....	42

2. Germinación y depredación de semillas

i) Germinación.....	44
ii) Depredación.....	44
iii) Capacidad de germinación.....	47

V. DISCUSIÓN	
1. Biología reproductiva	
a) Fenología floral.....	49
b) Polinización.....	50
i) Producción de flores y proporción de frutos (<i>fruit-set</i>).....	50
ii) Número de semillas.....	51
iii) Proporción de semillas (<i>seed-set</i>).....	51
c) Determinación preliminar de los gremios polinizadores.....	56
2. Germinación y depredación de semillas.....	57
a) Capacidad de germinación.....	58
b) Depredación de semillas en temporada de lluvias y secas.....	58
3. Conservación y manejo.....	59
VI. CONCLUSIONES.....	62
VII. LITERATURA CITADA.....	64
VIII. APÉNDICE	
1. Germinación de las semillas de <i>A. cupreata</i>.....	76
2. Morfología de los frutos de <i>A. cupreata</i>.....	77
3. Estados fenológicos de <i>A. cupreata</i>.....	78

Resumen

En este trabajo se analizan algunos de los principales parámetros de la historia de vida de *Agave cupreata* y de los procesos aunados a ella. El estudio de la floración, polinización, fructificación, producción de semillas, y de la germinación y sobrevivencia de éstas nos permitió determinar los principales rasgos ecológicos de esta especie en Ayahualco, Guerrero.

Las flores de *Agave cupreata* son perfectas, protándricas (maduración de las anteras antes que el pistilo) hercogámicas (separación espacial de las anteras y los estambres) y dicogámicas (separación temporal de los órganos masculinos y femeninos). La vida media de estas flores es de aproximadamente una semana.

La observación de las inflorescencias permitió establecer los estadios florales e identificar su duración. Se realizaron experimentos de exclusión total, diurna y nocturna de polinizadores, entre umbelas de un mismo escapo en nueve individuos reproductivos. Además se realizaron experimentos de sobrevivencia y germinación de semillas con y sin depredadores utilizando malla de 0.5 cm para las exclusiones en la temporada de secas y lluvias.

En el tratamiento de polinización nocturna (i.e. exclusión diurna) se produjo el mayor número de frutos y la mayor proporción de semillas viables. Por el contrario la formación de frutos y semillas fue nula en el tratamiento de exclusión total. Esto sugiere que *A. cupreata* depende de manera importante de los visitantes para su polinización y, además, no presenta autofecundación.

Los experimentos de sobrevivencia de las semillas revelaron que la depredación en época de secas se lleva a cabo por animales pequeños, principalmente coleópteros e himenópteros, pues en este periodo no hubo una remoción masiva. En los tratamientos con y sin exclusión de consumidores de semillas se encontró alrededor del 30% de las semillas con huellas de depredación. En la temporada de lluvias hubo diferencias significativas en relación a la depredación o remoción. Alrededor del 50% de las semillas sin protección fue consumida, mientras que sólo el 20% de las protegidas fueron depredadas, indicando que en esta temporada hay más depredadores grandes (roedores, aves y ortópteros) que en la época de secas, en la que predomina la depredación por pequeños insectos que sí podían atravesar la malla con la que se cercaron las semillas.

Las semillas germinaron inmediatamente después de que comenzaron las lluvias de verano y el porcentaje de germinación fue consistentemente alto (50%).

Las observaciones preliminares realizadas durante las horas del día mostraron que *Apis mellifera* es el visitante diurno más frecuente.

De este estudio es posible concluir que: i) la polinización nocturna es más importante que la diurna, ii) el sistema de entrecruzamiento es alógamo (i. e. polinización cruzada obligada), iii) el inicio de la temporada de lluvias dispara la germinación, dado que las semillas responden inmediatamente a la humedad, y iv) los depredadores de las semillas varían estacionalmente.

La producción y el cultivo de *A. cupreata* y los programas piloto de restauración y conservación de suelos promueven la investigación de los principales estadios del ciclo de vida de esta especie, debido a que la producción de maguey puede ayudar a retener suelos y recuperar la cubierta vegetal, además de ser utilizada en la elaboración de mezcal.

En la región de estudio muchos productores se han organizado en la Sociedad de Solidaridad Social *Sanzekan Tinemi*, (S.S.S.), que se constituyó como figura jurídica en el año de 1990. Tiene como sede la cabecera municipal de Chilapa de Álvarez en el Estado de Guerrero. A través de esta organización, se implementaron varios programas, como la producción y plantación de agave, cuyo objetivo es la elaboración de mezcal a fin de generar empleos y ganancias locales. Bajo este enfoque, la producción y sobrevivencia de las semillas, así como su viabilidad, son muy importantes para los productores de mezcal, dado que *A. cupreata* sólo se propaga por medio de la reproducción sexual. De este estudio se desprende que el manejo de la SSS de *A. cupreata* debe incluir la protección de los polinizadores nocturnos, así, como la protección de las semillas para evitar que sean depredadas por insectos y mamíferos.

I. INTRODUCCIÓN

1. Características generales del género *Agave*.

a) Distribución

La familia Agavaceae es exclusiva del continente americano (Gentry, 1982; Álvarez, 1989; García-Mendoza, 1995; García-Mendoza y Galván, 1995 y Arizaga, 1999). Los géneros se distribuyen entre los 40° de latitud norte y los 20° latitud sur, y abarcan desde la parte sur de Norteamérica hasta la parte norte de Sudamérica (Álvarez, 1989). Rivera (1983) sugiere como centro de origen a la parte central de la República Mexicana debido a que es ahí donde se encuentran el mayor número de especies y las poblaciones con mayor variabilidad entre individuos.

Gentry (1982) reconoce 136 especies, 26 subespecies, 29 variedades y 7 formas en la familia Agavaceae. Por su parte Dahlgren *et al.* (1985) proponen que la familia incluye ocho géneros –que según Álvarez Zayas (1987) pueden ser encontrados en México- con 295 especies descritas. Se han confirmado los límites de la familia propuestos por Dahlgren *et al.* (op. cit.) con ayuda de análisis morfológicos (Hernández, 1995), estudios de enzimas de restricción para el cloroplasto (Bogler y Simpson, 1995; Bogler, 1995), análisis de espaciadores transcritos de los genes ribosomales ITS 1 e ITS2 (Bogler, 1995; Bogler y Simpson, 1996; Eguiarte *et al.*, 2000) y estudios moleculares empleando el gen *rbtL* de los cloroplastos (Duvall *et al.*, 1993; Eguiarte *et al.*, 1994; Eguiarte, 1995).

b) Descripción del género.

Los agaves son plantas perennes, herbáceas o con el tronco reducido y casi nulo, tienen raíces fibrosas alargadas, hojas arrosetadas, carnosas y fibrosas que acaban en una espina terminal, bordes con espinas ganchudas o rectas; inflorescencias en espiga con un escapo largo y macizo. Sus flores son amarillo-verdosas, protándricas, con perianto infundibuliforme de tubo corto y seis segmentos casi iguales; seis estambres, filamentos filiformes mucho más largos que los segmentos del perigonio, anteras amarillas lineales, ovario ínfero trilobular, tricarpelar con placentación axilar, oblongo cilíndrico, multiovulado con óvulos superpuestos; estilos alargados y sobresalientes. Los frutos son capsulares alargados, dehiscentes, con numerosas semillas discoidales, de testa negra y delgada (Gentry, 1982). En las especies del género *Agave* estudiadas se ha

observado que la reproducción sexual se lleva a cabo por una polinización cruzada. Las flores son protándricas, i.e. los estambres alcanzan la madurez y el polen se forma antes de que el estigma esté apto para recibirlo. Las condiciones protándricas pueden impedir la autofecundación (autogamia) (Vázquez, 1977).

2. Historias de vida.

a) Generalidades.

Las historias de vida han sido definidas por Begon *et al.* (1995) como un patrón de crecimiento, diferenciación, almacenamiento y sobre todo reproducción que caracteriza a un organismo a lo largo de toda de su vida. Esta información nos permite tener una visión de muchos rasgos de trascendencia ecológica. Característicamente las historias de vida se centran en los siguientes parámetros (Silvertown y Lovett-Doust, 1993; Stearns, 1993):

- Tamaño de la camada (número de descendientes por cohorte)
- Patrones de crecimiento
- Tamaño o edad al que alcanzan la madurez
- Número, talla y proporción sexual de la descendencia
- Edad y tamaño específico de los individuos que se reproducen
- Edad y tamaño de los individuos que mueren
- Longevidad
- Número de eventos reproductivos a lo largo de la vida

Entre las plantas es posible encontrar diversas estrategias reproductivas que definen de manera importante a las historias de vida. Cada variante general o particular de las historias de vida implica una asignación diferencial de los recursos disponibles, que son limitados, a las diferentes funciones a lo largo del tiempo (Cody, 1974). Este proceso es uno de los elementos más importantes en la evolución de los rasgos de las historias de vida (Cody, 1974; Silvertown y Lovett-Doust, 1993; Stearns, 1993).

Con base en estas diferencias, es posible clasificar a las plantas de la siguiente manera (Stearns, 1993):

- ❖ **Monocárpicas o semélparas.** Son aquellas plantas que se reproducen una sola vez a lo largo de su vida para después morir, y se caracterizan porque invierten toda la energía acumulada a lo largo del periodo de crecimiento en la reproducción. Pueden ser:
 1. **Anuales:** cumplen su ciclo en un sólo año, al cabo del cual se reproducen y mueren
 2. **Perennes:** viven más de un año, por periodos más o menos prolongados, que pueden ser de varias décadas. Acumulan cantidades considerables de energía durante el período de crecimiento, y la invierten totalmente en un único evento reproductivo que suele ser masivo y que les resulta letal (Silvertown y Lovett-Doust, 1993; Stearns, 1993). Entre las plantas semélparas perennes se encuentran el bambú (Janzen, 1976) y los agaves (Gentry, 1982).
- ❖ **Policárpicas o iteróparas.** Son aquellas plantas que se reproducen en repetidas ocasiones a lo largo de su vida, distribuyendo la energía acumulada en los periodos de crecimiento en eventos reiterados y periódicos (estacionales). Pueden presentar periodos de reproducción masiva (*mast seeding*) que no implican la asignación de toda la energía disponible a la producción de semillas, por lo que a pesar de tener un alto costo reproductivo no resultan letales.

3. Historia de vida del género *Agave*.

Las plantas del género *Agave* son perennes monocárpicas y su vida es relativamente larga, pues la fase prerreproductiva alcanza hasta cerca de 15 años, como *A. americana* (Granados, 1993), o de 10 como es el caso de *A. tequilana* (Valenzuela 1997). Como hemos dicho, esta historia de vida implica acumulación de energía durante periodos prolongados, que será invertida integralmente en las estructuras reproductoras.

El conocimiento de algunas de las características del género *Agave* nos permite entender su ciclo de vida y analizar los aspectos más relevantes de su historia, y para ello es necesario considerar algunos parámetros que se detallan a continuación.

a) Tasa de crecimiento.

La tasa de crecimiento es determinante en el establecimiento de las plántulas, pues influye en la captación de recursos conforme pasa el tiempo. En algunos casos el tamaño del individuo y la resistencia a las diferentes presiones de selección están relacionados (Veenendaal *et al.*, 1995; Cornelissen *et al.*, 1996). El crecimiento de una planta le permite ocupar el espacio y utilizar los recursos disponibles, y después de la germinación es el proceso que le permitirá establecerse, permanecer y posteriormente reproducirse.

b) Establecimiento de plántulas.

Una vez que una semilla ha germinado, el primer estadio de desarrollo es el de plántula, y es el más vulnerable del ciclo de vida de una planta. En este estadio la mortalidad es frecuentemente muy alta y por ello representa un fuerte filtro poblacional (*sensu* Harper, 1977). Las plantas xerófilas no son la excepción y sus plántulas también corresponden al estadio más vulnerable de su ciclo de vida (Nobel, 1984, 1988, 1994; Elheringer, 1985; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

Generalmente el reclutamiento de plántulas ocurre en proporciones muy bajas, por ejemplo, Nobel (1992) observó que el establecimiento de plántulas suculentas en el desierto es muy poco frecuente y determinó que tan sólo 0.9% de la propagación de *A. deserti* es de origen sexual.

Como se sabe, la cantidad de agua disponible es un factor crítico para la sobrevivencia de las plántulas (Bradford, 1995; González-Zertuche *et al.*, 2000), y se ha determinado que en los desiertos es el factor más importante en el establecimiento de especies de agave como *A. deserti* (Jordan y Nobel, 1979). Las altas temperaturas promueven la evaporación del agua y por lo tanto las plantas desérticas presentan una mayor sobrevivencia en microhábitats protegidos de la acción directa de la luz solar (Steenberg y Lowe, 1969).

El reclutamiento de plántulas garantiza el mantenimiento de la variabilidad genética de las poblaciones vegetales aún en los casos en los que es extremadamente bajo (Ornoz *et al.*, 1983; Ellstrand y Roose, 1987 y Silander 1985). Esto es particularmente importante en las especies que clonan a lo largo de su ciclo de vida (Valenzuela, 1997) pues en caso de no haber reclutamiento sexual se forman manchones o colonias de individuos (ramets) que llegan a formar extensiones no solo monoespecíficas sino también monogenotípicas, con lo que la vulnerabilidad de las poblaciones se incrementa dramáticamente. En el caso de los agaves, como

en el de otras especies con eventos de reproducción masiva, el éxito en el reclutamiento de una o pocas plántulas de origen sexual se traduce en la producción de nuevos genotipos representados por las numerosas semillas que se producen en cada uno de los eventos.

c) Propagación vegetativa.

En el género *Agave* la formación de propágulos vegetativos formados por crecimiento vegetativo horizontal (hijuelos, rizomas y propágulos axilares) o en el escape (bulbilos) es muy común (Arizaga y Ezcurra, 2002). Los propágulos pueden formar rápidamente un sistema de raíces adventicias y al independizarse fisiológicamente de la planta progenitora se establecen como ramets (Cook, 1983; Arizaga, 1999 y Arias *et al.*, 2001). Este tipo de propagación es conocida también como clonación o crecimiento vegetativo, y es una forma de crecimiento que favorece la dispersión de un genotipo de éxito ya probado en un ambiente. Para el manejo de los agaves que se utilizan con fines comerciales esta forma de propagación es muy ventajosa, porque permite tener tasas altas de sobrevivencia y reclutamiento. Sin embargo, las poblaciones naturales y las cultivadas se tornan más vulnerables si se presenta alguna presión de selección a la que sean susceptibles los pocos genotipos que suelen caracterizar a las poblaciones en las que domina la clonalidad. *A. cupreata* y *A. potatorum*, presentes en la Cuenca del Balsas, son algunas de las especies del género que casi nunca tienen crecimiento clonal (Aguirre-Dugua, 2004), por lo que dependen completamente de la reproducción sexual para colonizar nuevos sitios y para que las poblaciones puedan crecer.

Después de almacenar cierta cantidad de recursos a lo largo del tiempo y alcanzar un tamaño determinado, las plantas pueden orientar la energía de la que disponen a la reproducción. En ese momento la planta habrá alcanzado la madurez. Los agaves son plantas longevas que pueden llegar a vivir entre 10, 15 o hasta cerca de 40 años (Baskin y Baskin, 1971; Nobel, 1977; Stearns, 1993).

El riesgo de ser un organismo monocárpico es alto, puesto que las plantas almacenan nutrientes a lo largo de toda su vida para finalmente producir flores en un evento único, pero nada garantiza que logren sobrevivir hasta ese momento. Los organismos perennes monocárpicos corren el riesgo de acumular energía en un periodo prolongado y no llegar a invertirla en el evento reproductivo si algún factor les causa la muerte antes de que ésta se lleve a cabo.

d) Costo reproductivo.

Se entiende por costo reproductivo la pérdida de energía disponible para otras funciones, como el crecimiento, y para reproducciones subsecuentes (Caswell, 1989). El costo reproductivo es tan alto en los agaves que se manifiesta en la muerte misma de la planta inmediatamente después de la reproducción. La reproducción depende del crecimiento previo y existe una disyuntiva o trueque (*trade-off*) en la asignación de recursos al crecimiento y a la sobrevivencia. Como hemos dicho, en las plantas monocárpicas perennes se retrasa la reproducción hasta el final del ciclo de vida a cambio de una considerable acumulación de energía, suficiente para la reproducción, que toma varios años. En este caso el costo reproductivo se verá reflejado directamente en el número de descendientes. Si los nutrientes almacenados fueron abundantes se favorecerá la formación de muchos frutos y la viabilidad de los descendientes será alta, contribuyendo así a la adecuación de la planta (Caswell, 1989; Silvertown y Lovett-Doust, 1993; Stearns, 1993).

e) Número de descendientes.

La producción de semillas en las especies del género *Agave* es alta y va desde 20,000 semillas por individuo en *A. macroacantha* (Arizaga, 2000) hasta 750,000 en *A. chrysglossa* (Gentry, 1972). Sin embargo, la proporción de semillas viables es menor al 50% en todas las especies estudiadas (Arizaga, 2000).

En *A. cupreata* las semillas se dispersan mediante la apertura de los frutos que se desecan por el sol, de modo que se abren poco a poco por las líneas de dehiscencia. Las semillas van saliendo y dispersándose durante unos meses al caer por el efecto de la gravedad y del viento, y permanecen en el suelo hasta que las condiciones intrínsecas (maduración del embrión) y extrínsecas (principalmente la temperatura, la humedad y la calidad y la cantidad de luz) sean favorables para la germinación.

Las semillas de las especies del género *Agave* tienen una cantidad relativamente baja de reservas y una baja capacidad de absorción de agua debida a la dureza de su testa. Cuando caen al suelo están expuestas a una gran diversidad de variaciones microclimática, que incluyen cambios de temperatura, que pueden causar la pérdida de la viabilidad por la muerte del embrión. La germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas están en gran medida determinados por la disponibilidad de agua durante estas dos etapas del ciclo de vida (Niering *et al.*, 1963; Turner *et al.*, 1966; Gentry 1972; Nobel 1977; Jordan y Nobel, 1979, 1981;

Raphael y Nobel, 1986; Nobel, 1985). Generalmente es en la temporada de lluvias cuando se presentan las condiciones extrínsecas favorables para la germinación, y si las condiciones intrínsecas son las adecuadas, las semillas comienzan a absorber agua, con lo que se inicia una serie de procesos que dan como resultado la germinación de una plántula (Vleeshouwer *et al.*, 1995).

Los experimentos realizados por Arizaga (1998) con *A. macroacantha* demuestran que bajo condiciones experimentales la germinación comienza cuando las semillas han permanecido 48 horas en un ambiente húmedo a 25°C. El mismo autor obtuvo un alto porcentaje de germinación de las semillas viables, tanto con un periodo de luz alterna como en completa oscuridad (76% y 80% de germinación respectivamente). Esto indica que las semillas no son fotoblásticas ni presentan ningún mecanismo de latencia innata, y que pueden germinar bien tanto en la superficie como enterradas. Por el contrario, *Manfreda sp.*, especie de zonas templadas, requiere de una alternancia de temperaturas para romper la latencia e inducir la germinación (Baskin y Baskin, 1971).

Bajo condiciones semejantes de iluminación y temperatura, el porcentaje de germinación es de 72% para *A. lechugilla* y *A. parryi* (Freeman, 1973, 1975), mientras que en *A. deserti* el porcentaje más alto de germinación (92%) se alcanzó en sólo seis días (Jordan y Nobel, 1979). La alta capacidad germinativa (85%) que mostraron las semillas de *A. macroacantha* de aproximadamente 29 meses de edad sugiere que las semillas pueden permanecer viables por largos periodos (Arizaga, 1999). Por ejemplo la germinación de semillas de *Manfreda sp.* (*A. virginica*) almacenadas bajo condiciones de laboratorio fue del 3.3% y 6% a las 10 semanas y 16 meses de almacenamiento, respectivamente (Arizaga, 1999). Sin embargo, bajo condiciones naturales, las semillas están expuestas a fuertes variaciones de temperatura y de humedad, que pueden modificar este comportamiento.

Hasta el momento no existen estudios sobre la biología de la polinización, la viabilidad de las semillas, ni las condiciones óptimas de germinación en *A. cupreata*.

f) Polinización.

Para que una angiosperma produzca semillas es necesario que los granos de polen de una flor lleguen al pistilo de otra y fecunden a los óvulos. El transporte de polen desde una flor hacia otra frecuentemente involucra a algunos agentes conocidos como polinizadores (Arias *et al.*, 2001). La polinización zoolófila es una interacción mutualista entre dos o más especies, dado que el transporte del polen desde las anteras hasta el estigma se hace a través del polinizador que funge como vehículo para los granos de polen de la flor que le proporciona alimento (Trivers, 1971; Axelrod y Hamilton, 1981; Bull y Rice, 1991 y Arias *et al.*, 2001). Al reproducirse las plantas invierten recursos en estructuras florales y en néctar que permiten hacer más eficiente la polinización.

Proctor y Yeo (1973) proponen que el surgimiento evolutivo de la polinización fue casual, bajo el supuesto de que inicialmente algunos artrópodos eran depredadores de estructuras reproductoras porque son ricas en proteínas y pueden ser una fuente importante de alimento. Al ir en busca de alimento los depredadores transportaban accidentalmente el polen de una flor a otra. En el registro fósil se han encontrado restos de polen y esporas en el aparato digestivo de artrópodos del orden Orthoptera y Miriapoda (Yeo y Proctor, 1973), lo que robustece esta hipótesis. De acuerdo con esta teoría, la frecuencia de la polinización accidental aumentó y con ella la adecuación de muchas plantas que recibían la visita de estos artrópodos. Probablemente la producción de atractores y recompensas se vio favorecida selectivamente, así como la protección de las estructuras reproductoras como óvulos y polen de diversas formas. Las especies visitantes obtuvieron una recompensa (refugio, alimento, lugar de apareamiento, entre otros) que incrementó su adecuación al mismo tiempo que aumentaba la probabilidad de fecundación y la variabilidad genética de las especies vegetales. Dado que los polinizadores responden a presiones de selección planteadas por las plantas, y éstas a las presentadas por los polinizadores, la relación planta-polinizador frecuentemente se tradujo en complejos sistemas coevolutivos que desembocaron en relaciones mutualistas obligadas muy sofisticadas (Figueroa-Castro, 1997). Desde luego que no todos los animales que se acercan a una flor en busca de alimento seguirán la ruta recién sugerida. Hay que hacer hincapié en que la polinización es un resultado accidental de un evento de depredación, y como tal no es un resultado predeterminado necesario. De hecho existen en la naturaleza numerosos casos de ladrones de néctar (Toledo, 1974) y también se ha puesto en

evidencia que algunas flores presentan adaptaciones que les permiten simultáneamente evadir a los ladrones y ser polinizadas por otros nectarívoros (Prevre, 1998).

El complejo sistema conformado por la relación planta-polinizador ha ocasionado una gran diversificación de caracteres morfológicos debido a la especialización de los grupos que intervienen en el mutualismo. Las características florales asociadas a un tipo específico de polinización se conocen como síndrome de polinización (Faengri y van der Pijl, 1979). Aunque los síndromes de polinización tienen muchas excepciones en ambos sentidos (polinizadores distintos visitan las flores que presentan un síndrome dado y visitantes característicos visitan flores que no lo presentan), son una valiosa guía que puede indicar en primera instancia qué tipo de polinizador se puede esperar (cuadro 1.1) (Faengri y van der Pijl, 1979; Soberón, 1999).

Cuadro 1.1. Características florales más frecuentes correspondientes a los síndromes de polinización por insectos, mamíferos y aves. Fuentes: Porsch, 1931; van der Pijl, 1936; Vogel, 1958; Baker, 1963; Faergri y van der Pijl 1971; Proctor y Yeo, 1973; Toledo, 1974; Kevan y Baker, 1983; Richards, 1986; Bertin, 1989; Parra *et al.*, 1993; Figueroa-Castro, 1997 y Winter y Von Helversen, 2001.

Síndrome	Grupo polinizador	Aroma	Color	Forma	Recompensa
Miofilia	Díptera	Aromas imperceptibles o totalmente ausentes.	Colores brillantes (amarillo) a opacos. Guías de néctar presentes frecuentemente.	Con forma regular, simple, de plato o disco. Los órganos sexuales se encuentran expuestos.	Polen y néctar expuestos.
Sapromiofilifa	Díptera	De carroña, fúngicos o almizcleros, aromas de sustancias en descomposición.	Colores opacos, oscuros, verde, morado o café. Sin guías de néctar	Desarrolladas a manera de trampas, con ventanas transparentes. Con formas de disco o plato, radial y tricomas o apéndices móviles. Órganos sexuales ubicados dentro de la flor.	Generalmente sin atrayentes primarios.
Melitofilia	Hymenoptera	Aromas frescos y suaves, no muy fuertes.	Colores brillantes (amarillo, azul, malva y púrpura), algunas veces con guías de néctar.	Flores zigomórficas; semi-cerradas; con plataforma de aterrizaje; mecánicamente fuertes. Órganos sexuales ocultos.	Polen o néctar que pueden o no estar ocultos. Con altas concentraciones de néctar, pero en cantidades moderadas.
Psicofilia	Lepidóptera diurnos: Rhopalocera	Aromas ligeros, generalmente frescos y agradables.	Vívidos, principalmente rosa y rojo, algunas veces azul. Con guías de néctar.	Flores dispuestas de manera vertical, radiales, anteras fijas. Con guías mecánicas para la proboscis. Antesis diurna, las flores son tubulares largas y estrechas, con márgenes lisos, con o sin plataforma de aterrizaje.	Néctar abundante en tubos largos y estrechos, o en espolones.

Síndrome	Grupo polinizador	Aroma	Color	Forma	Recompensa
Falaenofilia	Lepidóptera nocturnos: Heterocera	Aromas fuertes, muy dulces durante la noche.	Blancas, o palo de rosa, de colores pálidos o amarillentos, algunas veces rojas. Guías de néctar generalmente ausentes.	Flores zigomórficas de antesis nocturna. Sin plataforma de aterrizaje. Márgenes profundamente disectados. Flores dispuestas horizontalmente o colgantes.	Néctar más abundante que en las flores de mariposas diurnas, ubicado en tubos largos y estrechos o en espolones.
Ornitofilia	Aves	Aromas muy suaves o ausentes.	De colores brillantes principalmente rojas o anaranjadas.	Corolas tubulosas, estrechas, o con bases para que perchen las aves.	Néctares ricos en aminoácidos.
Quiropterofilia	Quiróptera	Aromas fuertes durante la noche. Aromas frutales o a feromonas de quirópteros	Colores pálidos, crema o blanco.	Alargadas, cerosas, resistentes, mecánicamente fuertes, generalmente de apertura nocturna. Flores en racimos (inflorescencias) generalmente en pedúnculos	Gran cantidad de néctar. La recompensa está protegida. Rico en energía.
Cantarofilia	Coleóptera	Fuertes, generalmente aminoides, de frutas en fermentación, o espermaticos.	Colores opacos, verdes o blancos. Sin guías de néctar.	Flores solitarias y largas, amórficas o haplomórficas, agregadas y pequeñas o en forma de disco. De fácil acceso. Con los órganos sexuales expuestos. Resistentes.	Atrayentes fácilmente accesibles. Néctar, polen y partes florales.

En el caso de *A. cupreata*, C. Illsley (2003 com. pers.) ha observado tres tipos de visitantes florales predominantes. El primero incluye dos tipos de insectos de las familias Lepidopterae e Hymenopterae, el segundo está formado por un género de quirópteros (*Leptonycteris*), y finalmente el tercero está constituido por aves de la familia Trochilidae (colibríes), que aunque son visitantes de *A. cupreata*, aun no se identifica si son polinizadores o ladrones de néctar.

El género *Agave* muestra un síndrome floral que ha sido asociado con la polinización de murciélagos nectarívoros pero, a diferencia de muchas especies quiropterofílicas cuyas flores solamente abren en la noche, las flores de éste género permanecen abiertas todo el día atrayendo a otros animales como insectos y aves (Gómez-Pompa, 1963; Gentry, 1982; Nobel, 1994 y Arizaga, 1999). Los lepidópteros nocturnos comparten el mismo recurso con los murciélagos y pueden incidir sobre el éxito reproductivo del agave.

Usualmente se considera que los agaves son un buen ejemplo de coevolución con sus principales polinizadores, que son los murciélagos nectarívoros, especialmente del género *Leptonycteris* (Eguiarte *et al.*, 2000). Sin embargo algunos estudios sugieren que la biología reproductiva de los agaves es complicada y en algunos casos es probable que los principales polinizadores sean esfíngidos o abejas (Silva *et al.*, 1988; Eguiarte *et al.*, 2000).

Los análisis hechos por Eguiarte *et al.*, (2000) para el género *Agave* sugieren que a partir de un síndrome de polinización muy generalista, con la polinización a cargo de insectos diurnos, posiblemente abejas, se evolucionó tempranamente hacia un síndrome de polinización igualmente generalista pero por insectos nocturnos, principalmente polillas. La especialización hacia la polinización por esfíngidos evoluciona cuando menos una vez en el linaje del género *Agave*. Los esfíngidos son animales que vuelan rápidamente y son capaces de revolotear suspendidos en el aire como los colibríes, y al igual que los murciélagos, tienen altos requerimientos energéticos, prefieren néctares abundantes o diluidos y son potencialmente buenos polinizadores por tener que visitar gran cantidad de flores y poder moverse por grandes distancias (Eguiarte *et al.*, op. cit.).

Las flores polinizadas por murciélagos son muy similares a las polinizadas por esfíngidos, sólo que suelen ser más grandes, más abiertas y más resistentes, además de contener más néctar (Cruden *et al.*, 1983).

Dado que tienen altas concentraciones de recursos, son atractivas para muchos animales que pueden o no ser polinizadores secundarios, como esfíngidos, abejas, colibríes o aves percheras. (Eguiarte y Búrquez, 1987).

El conocimiento sobre la biología de la polinización del género *Agave* ha aumentado en los últimos años debido, entre otras cosas, a que muchas especies son de uso comercial (Arizaga *et al.*, 2000). El conocimiento de la biología de la polinización de una especie (desde el punto de vista teórico) permite comprender los mecanismos de la reproducción que la conducen al éxito o al fracaso. También permite explicar algunos de los procesos de la dinámica poblacional, la distribución de las especies y su abundancia en las comunidades (Dafni, 1992), además de tener importantes implicaciones evolutivas, pues mediante este proceso hay un intercambio continuo de genes dentro y entre poblaciones.

Las múltiples adaptaciones asociadas a los síndromes de polinización se ven reflejadas en el número de semillas viables, que es un indicador de la adecuación de una planta.

4. Importancia económica del género *Agave*.

En la época prehispánica la mayor intensidad en el uso de los agaves se alcanzó durante el florecimiento de la cultura azteca, conocida por algunos investigadores como la cultura del maguey (Goncalves de Lima, 1956; Gentry, 1982). Anteriormente se creía que la fusión de culturas que se dio durante la conquista española hizo que el cultivo y la preparación del agave para la elaboración de pulque u otras bebidas se aunó al conocimiento de los españoles sobre la elaboración y refinación de distintos licores mediante la destilación, y se combinaron para dar paso al nacimiento de bebidas como el mezcal y el tequila, que son generalmente consideradas bebidas mestizas (Luna-Zamora, 1991). Sin embargo, algunas exploraciones arqueológicas recientes han puesto en duda que la destilación haya sido introducida durante la Colonia. Actualmente se cuenta con estudios preliminares que indican la posibilidad de que la elaboración de los mezcales se hiciera desde tiempos prehispánicos en hornos y alambiques rudimentarios. Esta idea sugiere que el mezcal es una bebida de origen prehispánico y no mestizo (Serra-Puche *et al.*, 2004). Por otro lado, se propone que el método para la destilación fue introducido por los filipinos que arribaron a Colima a finales del siglo XVI, desde donde se dispersó la técnica a todo México (Colunga y Zizumbo, 2004). Todas estas hipótesis aún necesitan ser confirmadas.

Durante la Colonia el uso del maguey se separó en tres formas principales de aprovechamiento: la elaboración de aguamiel y pulque, la obtención de fibras y, finalmente, la producción de mezcales (Lezama, 1975; Ruvalcaba, 1977; Gentry, 1982; Valenzuela, 1997).

Actualmente el género *Agave* se utiliza para la elaboración de bebidas, alimentos y condimentos, con fines medicinales, en la elaboración de textiles, y en procesos de construcción. También tiene un uso doméstico general (fibras para lavar, cuerdas, etc.) y de ornato, así como agrícola (cercas vivas), como forraje y como material religioso (Granados, 1993). En diversas regiones de México la elaboración de derivados de maguey representa una importante fuente de recursos económicos.

El tequila -que es un tipo de mezcal-, el mezcal propiamente dicho y el pulque son bebidas alcohólicas obtenidas a partir del agave. El tequila se obtiene del agave tequilero o agave azul (*A. tequilana* var. *azul* Weber) que crece de forma natural en el norte del estado de Jalisco, aunque ha sido introducido en Tamaulipas, Michoacán y Guanajuato (Luna-Zamora, 1991). Por su parte, el mezcal se obtiene de distintas especies de agave dependiendo de la región. Entre los agaves mezcaleros más importantes se encuentran *A. cupreata* o mariposa (Guerrero) y *A. potatorum* o tobalá (Oaxaca y Michoacán).

La industria mezcalera abarca principalmente Michoacán, Guerrero y Oaxaca. Es en este último estado en donde se ha expandido más la producción de mezcal y tiene un amplio mercado. Michoacán y Guerrero producen mezcal de manera artesanal, pero los cultivos están creciendo, y se ha fomentado la investigación científica que puede llevar a la solución de los diferentes problemas que trae consigo la producción de esta bebida. *A. cupreata* es la especie utilizada para la elaboración de mezcal en la zona centro del estado de Guerrero y está comenzando a ser cultivada de manera masiva con este fin.

II. OBJETIVOS

Ayahualco es una de las poblaciones que elabora mezcal utilizando *A. cupreata* como materia prima. Generalmente las poblaciones naturales de agaves utilizadas con este fin se ven afectadas debido a que no existe un manejo adecuado del recurso, y es con esta preocupación se estudió la reproducción y la germinación de esta especie para poder contribuir al diseño del plan de manejo que están elaborando los productores de la Sociedad de Solidaridad Social *Sanjeacan Tinemi*.

El objetivo general de este trabajo es caracterizar los procesos más importantes de la historia de vida de *Agave cupreata*.

Para alcanzar el objetivo general se plantearon los siguientes objetivos particulares:

1. Biología reproductiva

- Determinar las características más importantes de la floración, polinización, fructificación y producción de semillas de *A. cupreata*.
- Determinar las etapas de maduración y la duración de los estados fenológicos florales de *A. cupreata*.
- Comparar el efecto de los polinizadores nocturnos y diurnos sobre la producción de frutos y semillas.
- Identificar el gremio polinizador que contribuye a una mayor producción de frutos y semillas.
- Determinar preliminarmente los grupos de polinizadores y las frecuencias de visita a lo largo del día en las inflorescencias de *Agave cupreata*.

2. Germinación y depredación.

- Determinar la capacidad o porcentaje de germinación, así como la tasa de sobrevivencia de semillas en condiciones naturales, en el campo.
- Evaluar el efecto de la depredación de semillas sobre su sobrevivencia.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

1. Descripción de la especie

Agave cupreata es una roseta simple, caulescente, de tamaño medio, verde brillante, con hojas lanceoladas de 40-80 X 18-20 cm, con el margen crenado. Las flores son amarillas, tubulares de 55 a 60 mm de largo y están dispuestas en inflorescencias coloquialmente llamadas escapos (Gentry, 1982), localmente conocidos como calchuales o quiotes. *A. cupreata*, *A. horrida*, *A. garcía-mendozae* y *A. potatorum* son especies interesantes porque hasta el momento no se ha reportado la formación de hijuelos (propágulos) para el sitio de estudio (Aguirre-Dugua, 2004; Eguiarte, com. pers. 2004). Esto permite suponer que presentan una alta diversidad genética en poblaciones naturales o cultivadas, lo que conlleva a una mejor respuesta poblacional ante presiones de selección que pudieran surgir (Silvertown, 1993; Bazzaz, 1996).

La población estudiada en este trabajo se localiza cerca del Río Balsas entre los 1220 y los 1850 msnm. El periodo de crecimiento previo a la madurez sexual de *A. cupreata* en la zona de estudio es aproximadamente siete años. El escapo puede pasar seis meses marchitándose lentamente después de la floración (C. Illsley, com. pers. 2003).

2. Descripción de la zona

a) Superficie y comunidades.

Ayahualco se ubica al sureste del estado de Guerrero en la subcuenca Chilapa – Zitlala (figura 3.1). Esta subcuenca es parte de la Cuenca del Balsas (figura 3.2) y abarca una superficie de 1,753.2 km². Incluye a las poblaciones de Chilapa de Álvarez y Zitlala como cabeceras municipales y a las comunidades de Topiltepec, La Providencia, Santa Ana y El Peral entre otras.

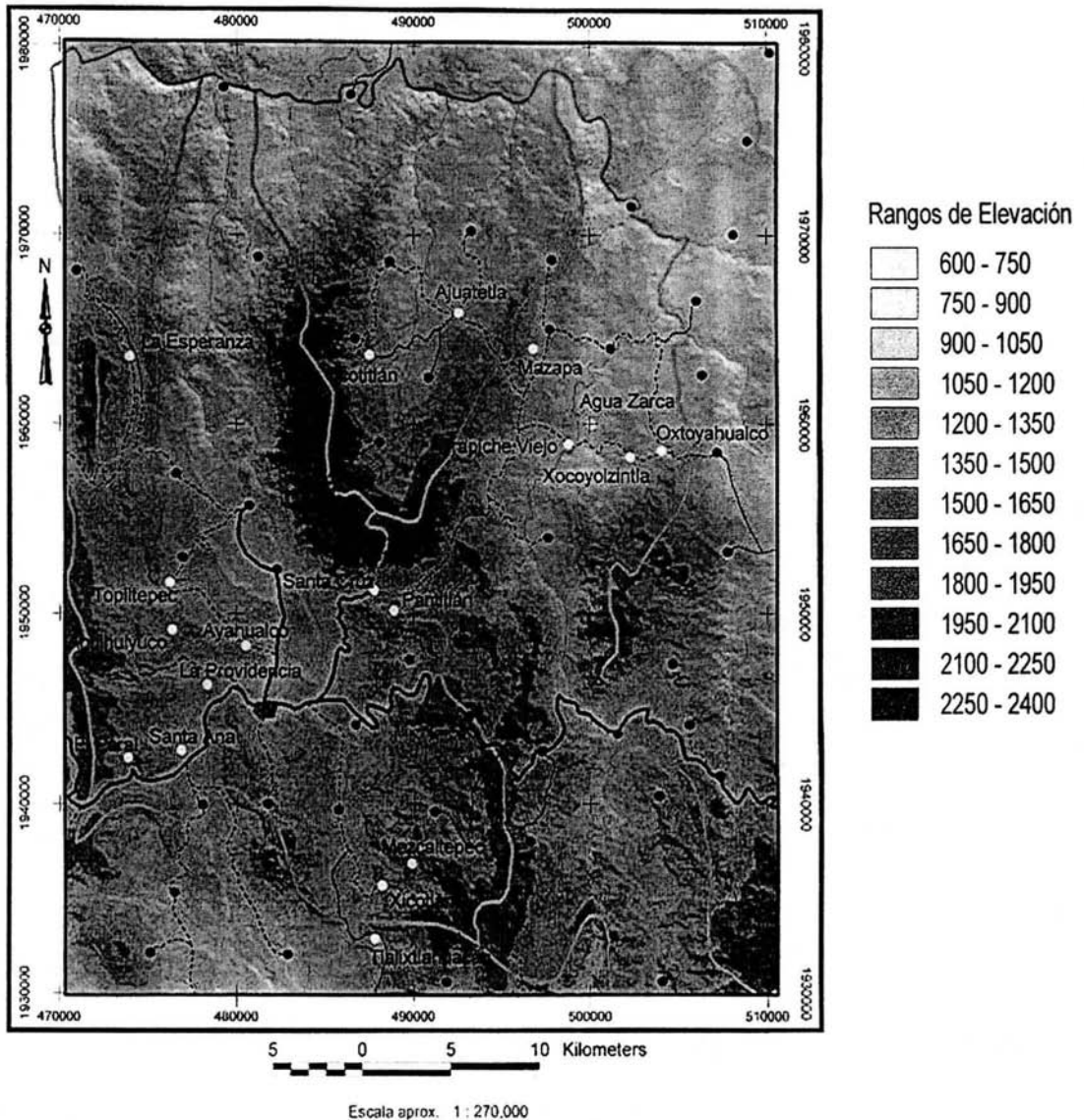


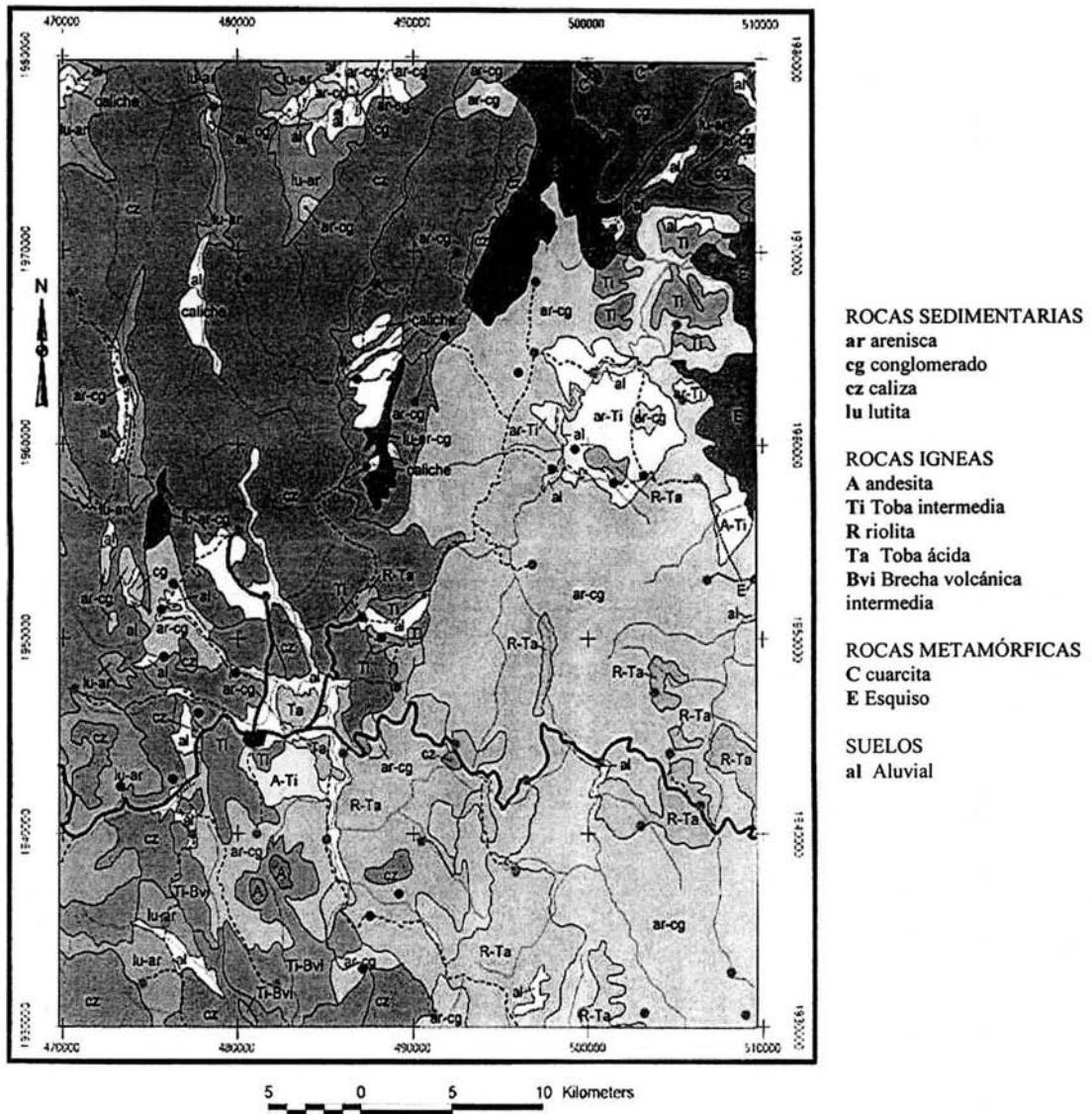
Figura 3.2. Diseño García Bazán. Mapa de límite de subcuencas de la zona centro del Estado de Guerrero (INEGI, 1998).

b) Hipsografía.

La subcuenca Chilapa-Zitlala es de forma alargada, su límite sur comienza en una sierra alta y compleja (INEGI 1998) que coincide con el límite de la Cuenca del Balsas en esta región de Guerrero, y continúa hacia el este y oeste, se interrumpe en el centro de la subcuenca, al sureste del poblado de Chilapa de Álvarez y sigue la corriente del Río Atempa por un valle intermontano que se continúa de forma irregular hasta los poblados de La Providencia, Topiltepec y Zitlala. En seguida de este valle la subcuenca toma la topografía de sierra de laderas tendidas desde la parte media y por sus límites este y oeste y continúa así hasta el norte donde se termina la subcuenca en forma de un cañón en la zona de la corriente del Río Tlapehualapa hasta llegar a Mezcala (INEGI, 1998).

c) Geología.

Como se muestra en la figura 3.3, en la parte central y hacia el norte y oeste de la subcuenca se presentan rocas sedimentarias y volcanosedimentarias del Mesozoico (cretácico inferior). En la parte central, hacia el sur, encontramos rocas sedimentarias y volcanosedimentarias del Cenozoico en diferentes periodos con materiales líticos, areniscas y conglomerados y del terciario superior, rocas ígneas intrusivas ácidas. En el sitio de estudio se presentan principalmente rocas calizas cz (INEGI, 1999).



Escala aprox. 1 : 270.000
 Fuente: INEGI (1999) Carta Geológica E14-8 Chilpancingo

Figura 3.3. Diseño García Bazán. Mapa geológico de la cuenca de Chilapa-Zitlala (INEGI, 1999).

d) Topografía.

Gran parte de la superficie de la región se ubica en lo que es la cadena montañosa de la Sierra Madre del Sur, que define en gran medida sus principales características orográficas y topográficas. Es por eso que el 64% de la superficie es accidentada, con pendientes marcadas; el 27% es semiplana con lomeríos y pendientes poco pronunciadas, y solo 9% es plano con pequeños valles dispersos.

e) Suelos.

Según la clasificación FAO-UNESCO, los suelos de esta región presentan formaciones con rendzinas en combinación con litosoles y con feozem y litosoles, ambas fórmulas son de estructura media. De norte a sur son interrumpidas por combinaciones de feozem calcárico y regosol calcárico de textura media.

En la parte media-noroeste se combina el feozem con castañozem calcárico y regosol calcárico de textura media. También se presenta la combinación de luvisoles crómicos con vertisol pélico. La parte media-este es una combinación de regosoles calcáricos con luvisol cálcico y litosoles. En el sureste se presentan pequeñas porciones de luvisoles crómicos con cambisoles cálcicos. Existen pequeñas partes donde dominan los regosoles eútricos sobre los cambisoles cálcicos y sobre los litosoles, de textura media. También dominan los vertisoles pélicos de textura media (INEGI, 1999).

f) Clima.

Según la clasificación de Köppen modificada por Enriqueta García (1987) esta subcuenca presenta un amplio mosaico de climas que incluyen: semiseco, muy cálido con lluvias en verano ($BS_1(h^*)w(w)$), cálido subhúmedo, con lluvias en verano ($Aw_o(w)$), templado subhúmedo, con lluvias en verano ($C(w_1)w$), semicálido subhúmedo, con lluvias en verano ($A(C)w_1(w)$), semicálido subhúmedo, con lluvias en verano; el más húmedo de los semicálidos subhúmedos ($A(C)w_2(w)$). El clima específico de Ayahualco es templado subhúmedo ($Aw_o(w)$).

g) Hidrografía.

En la subcuenca Chilapa-Zitlala nace una corriente que tiene dirección prácticamente de sur a norte, llamada Río Atempa. El flujo se origina en el parteaguas de la Cuenca del Balsas a 2000 msnm, hasta la población de Zitlala, más adelante se le conoce como Río Tlapehualapa hasta desembocar en el Mezcala a 600 msnm. Su longitud es de aproximadamente 55 km; sus afluentes por ambos márgenes son corrientes temporales que descienden de los parteaguas de la subcuenca y que no cuentan con nombres locales (INEGI 1998).

h) Unidades geohidrológicas y aguas subterráneas.

El material consolidado con porosidades bajas se distribuye en todo el territorio de esta subcuenca, excepto en una longitud continua de casi 24 km aproximadamente del río Atempa-Tlapehualapa y se extiende a una parte del norte de Chilapa de Álvarez y este de Ayahualco. Más al norte se extiende hacia una parte del sur y suroeste de Zitlala, muy al norte del mismo río se encuentra otra pequeña porción de material no consolidado. Este tipo de material también se encuentra en una porción al sur de Santa Ana y entre este poblado y el de La Providencia (INEGI, 1998).

i) Vegetación.

Esta subcuenca cuenta con un amplio mosaico de vegetación con distintos estados de conservación, además de áreas de cultivo (figura 3.4.). Los principales tipos de vegetación son (INEGI, 1987):

1) *Selva baja caduafolia primaria*

Está representada sólo en una pequeña zona muy al norte de la subcuenca, en donde se une el Río Tlapehualapa al Mezcala, principalmente sobre el margen derecho aunque también se encuentra en el izquierdo, en altitudes de los 600 a 1200 msnm.

2) *Selva baja caduafolia con vegetación secundaria arbustiva*

Se presenta también hacia el norte y hacia el límite oeste de la subcuenca, y en forma de corredor sobre ambos márgenes del Tlapehualapa, extendiéndose hacia el centro de la subcuenca al este del

poblado de Zitlala, sobre ambos márgenes de la corriente del Río Atempa en forma de corredor y de manchones interrumpidos por cultivos, en altitudes de los 1400 a 2000 msnm, cubriendo una superficie de 785 has aproximadamente. Las especies predominantes en este tipo de vegetación son *Bursera morelensis*, *B. copallifera*, *Lysiloma divaricata* y *Acacia acatensis* (Toledo, 1982). En colindancia con los encinos de baja altitud encontramos a *Bursera glabrifolia* y *Mimosa* aff. *benthamii* (Fonseca *et al.* 1980).

3) *Palmar.*

Se presentan manchones, ubicados al norte y límite este de la subcuenca, entre los 1200 y 2000 msnm, rodeando al poblado de Quetzalcoatlán de las Palmas, con una superficie aproximada de 96 has. Otros se ubican entre los poblados de Topiltepec y Zitlala, de los 1400 a 1500 msnm, en el valle intermontano. Las especies dominantes en este tipo de vegetación son *Brahea dulcis* y *Agave cupreata* (Meza y López-García, 1997). El tipo de vegetación que presenta Ayahualco es el de Palmar.

4) *Bosque de encino.*

Lo encontramos como manchones de diversas superficies en toda la subcuenca, en el límite este y principalmente en el oeste y al centro de la región, cerca de las poblaciones de Topiltepec, Ayahualco, Santa Ana y El Peral, en altitudes que van de los 1300 a 1900 msnm. La superficie total cubierta por bosque de encino se estima en 178 has. Las especies predominantes son *Quercus glaucoides*, *Q. magnoliifolia*, *Q. elliptica*, *Q. compersa*, *Acacia pennatula* entre otros (Rzedowski, 1978; Valencia, 1989).

5) *Bosque de encino-pino.*

Está representado por manchones de diferentes extensiones, su mayor distribución se encuentra sobre el límite este desde el norte hacia el sur de la subcuenca. Sólo hay un corredor sobre el límite oeste ubicado entre los 1500 a 2200 msnm. Cubre una superficie total de 236 has. Las especies predominantes son *Pinus leiophylla*, *P. pseudostrobus*, *P. teocote*. También se pueden encontrar individuos de *Clethra* sp., *Viburnum* sp. y *Arbutus* sp., entre otros.

6) *Pastizal inducido.*

Se presenta en manchones dispersos entre las poblaciones de Topliltepec y Ayahualco, alrededores de Chilapa y entre el bosque de encino-pino; su superficie total cubierta se estima en 199 has. Las especies predominantes son de la familia Poaceae.

7) *Agricultura de temporal con cultivos anuales.*

Presente en forma de manchones de diversas superficies, cercanos a todas las poblaciones, aunque también sobre la corriente Atempa-Tlapehualapa y entre la selva baja caducifolia, el palmar, el bosque de encino y el bosque de encino-pino. Los principales cultivos de la región son el maíz, calabaza, frijol.

8) *Agricultura de riego con cultivos anuales.*

Sólo está presente al sur de la población de Zitlala, con una superficie de 459 has aproximadamente. Este tipo de uso de suelo abarca una superficie de 654 has aproximadamente.

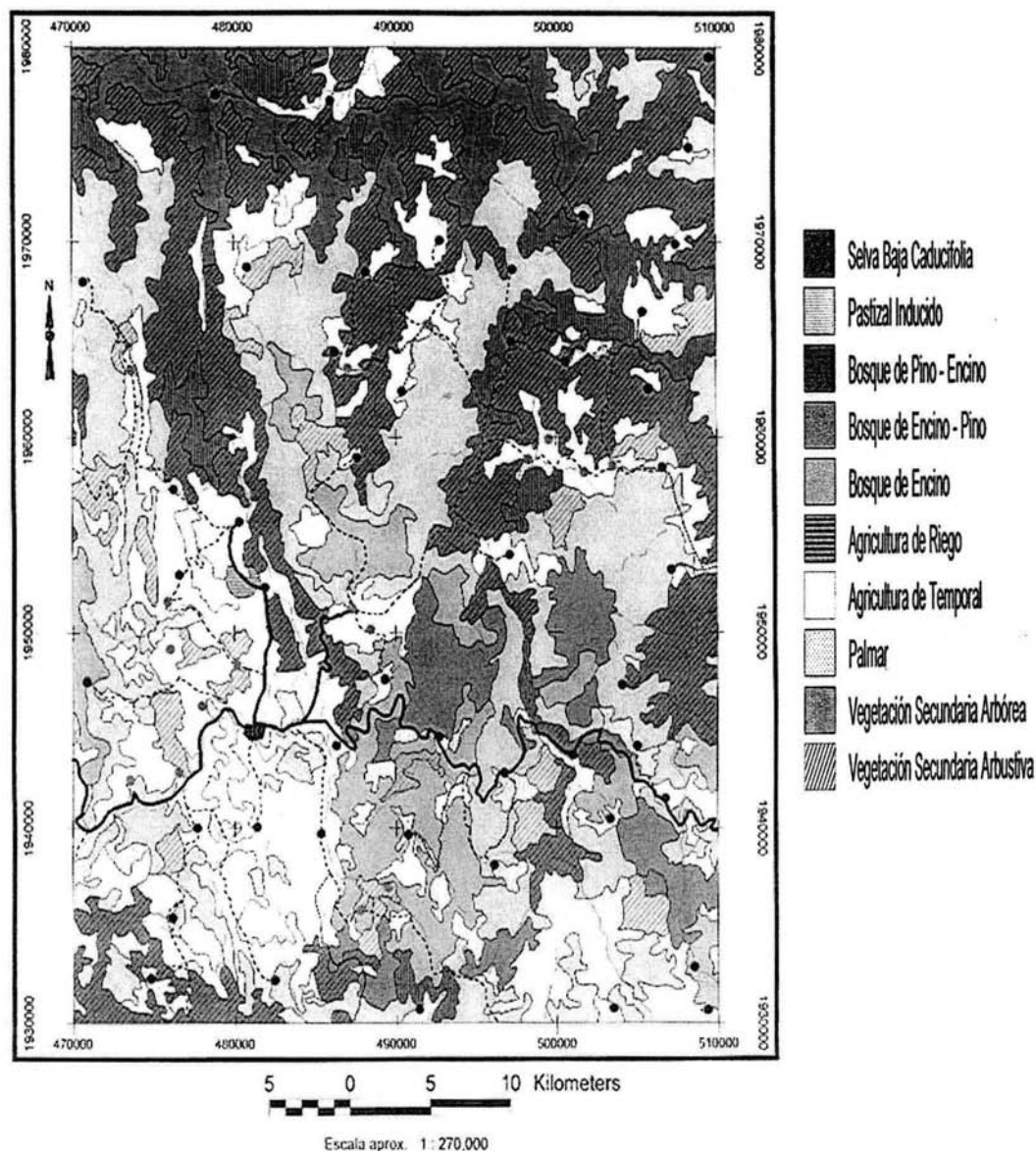


Figura 3.4. Diseñó. García Bazán. Mapa de los tipos de vegetación de la zona centro del Estado de Guerrero INEGI, 1987.

j) Aspectos organizativos.

En la región de estudio se fundó la Sociedad de Solidaridad Social *Sanzekean Tinemi*, que se constituyó como figura jurídica en el año de 1990, teniendo como sede la cabecera municipal de Chilapa de Alvarez en el Estado de Guerrero. Esta sociedad fue creada como instrumento fundamental de las comunidades rurales de la zona en la búsqueda de alternativas a la problemática que enfrentan, con lo cual se promueven y se instalan empresas económicas de carácter e impacto regional.

El Programa de Reforestación de la *Sanzekean Tinemi* ha evolucionado integrando diversos aspectos y se ha ido haciendo cada vez más complejo. Actualmente considera los cercados o protección de áreas forestales en algunas comunidades, el estudio de la palma (*Brabea dulcis*) para impulsar su manejo adecuado debido a que es utilizada en la elaboración de artesanías, la producción y plantación de maguey mezcalero (*Agave cupreata*), los programas de centros piloto (restauración y conservación de suelos), y mantiene informados a los participantes por medio de reuniones regionales intercomunitarias. También existen proyectos de manejo sustentable y adecuado de los recursos naturales que pretenden, en conjunto, la introducción de variedades de especies de plantas de la región que formen suelo y el fomento a la agricultura (Illsley *et al.*, 2003). El objetivo de la producción y plantación de maguey es que a largo plazo se obtenga mezcal para después llevarlo a la envasadora y venderlo en mercados internacionales, generando con esto empleo y ganancias locales. Con el programa de producción se benefician casi 3000 personas de las comunidades de Trapiche Viejo, Ajuatetla, la Esperanza, Ayahualco, Chilapa y Topiltepec; además de que actualmente se está empezando a trabajar con otros pequeños viveros de las comunidades de Xocoyolintla y Tlalixtlahuacán. Con el programa de plantación se benefician 13 comunidades y alrededor de 4900 personas.

k) Aspectos socioeconómicos.

En la comunidad de Ayahualco la población total es de 531 habitantes donde 274 son hombres y 257 mujeres. La población económicamente activa en esta comunidad es de 210 personas. En Ayahualco pocas personas hablan alguna lengua indígena, sólo el 10% de los habitantes de esta comunidad hablan otra lengua.

Las condiciones de salud y servicios públicos son precarias. Alrededor de 99 viviendas cuentan con energía eléctrica, pero no se tienen servicios como drenaje, agua potable, teléfono y transporte. Del total de la población únicamente 27 personas son derechohabientes a algún servicio de salud (IMSS, ISSSTE).

3. Metodología.

El trabajo se realizó en el poblado de Ayahualco, Guerrero, en el terreno facilitado por el Sr. Florentino Casarrubias, que se ubica a 17° 37' latitud norte y 99° 11' longitud oeste, cuya extensión es de cuatro hectáreas aproximadamente (figura 3.5).

Durante el mes de febrero de 2002 se realizaron observaciones de la biología floral y experimentos de polinización de *A. cupreata*. Este mes corresponde al inicio de la floración. Previamente, en enero del mismo año se seleccionaron nueve ejemplares de *A. cupreata* entre aquellos que estaban cercanos a la antesis de las primeras umbelas para su posterior manipulación.

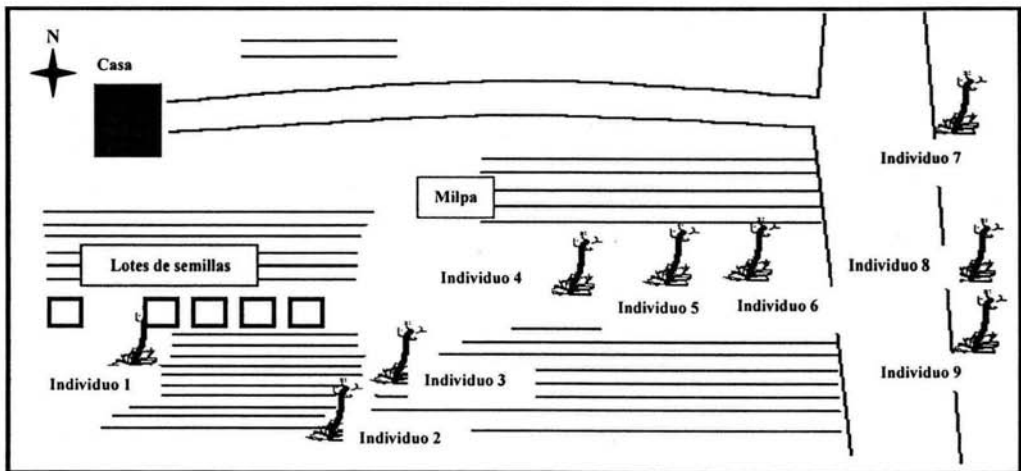


Figura 3.5. Sitio de trabajo y localización de los individuos de la especie *A. cupreata* que se utilizaron para los experimentos de polinización, y observación de la fenología floral. También se indica la localización de los lotes de semillas que se montaron en las dos temporadas. Escala aprox. 1: 500 000.

Este lugar se seleccionó porque dentro de él se encontraban individuos de *A. cupreata* relativamente accesibles, contrastando con la gran mayoría de los de la región, además de que no se tenía que recorrer gran distancia entre los individuos para la manipulación, lo que permitió la puntualidad que este tipo de experimentos demanda. Las especies silvestres predominantes en la zona de trabajo son *Brabea dulcis* y *A. cupreata*. También encontramos especies cultivadas como *Zea mays*, y frijol.

a) Biología reproductiva.

i) Fenología floral.

Para poder evaluar con mayor exactitud la fenología floral de *Agave cupreata* se seleccionaron 6 individuos al azar, y de la misma manera, una umbela de cada uno de ellos (700 flores en total). Se comenzó la cuantificación del desarrollo floral desde el momento en el que las primeras flores de cada umbela comenzaban a abrir. Se siguió la transición de los distintos estados de desarrollo de febrero a marzo de 2002 y se registró diariamente, mediante observaciones, el estado fenológico de las umbelas de las 17 a 18 horas. Posteriormente se calculó la duración promedio de cada uno de los estados fenológicos florales.

Los estados fenológicos se establecieron utilizando las categorías propuestas por Arizaga (1999), que se muestran en la figura 3.6., a saber: (1) flores inmaduras (estadios 1.1 a 1.5), (2) flores en su fase masculina (2.1 y 2.2), (3) flores en su fase femenina (3.1 a 3.3) y (4) frutos en formación.

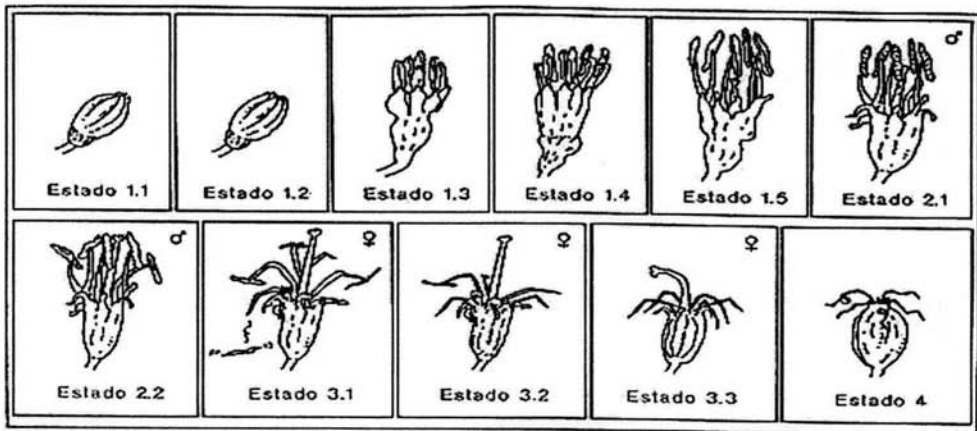


Figura 3.6. Categorías fenológicas propuestas por Arizaga (1999) para *Agave macroacantha* que sirvieron como clasificación para determinar los estadios en *Agave cupreata*.

ii) Polinización.

Se realizaron experimentos de exclusión de polinizadores con una bolsa diseñada a modo que pudiese colocarse y retirarse diariamente. Las bolsas cuentan con un sistema de apertura y cerrado a distancia y una estructura que no lastima a las umbelas y que permite alcanzar a las flores a una altura de cuatro a seis metros.



Figura 3.7. Exclusión de umbelas.

Se hicieron dos bolsas para cada escapo y cada bolsa se marcó con el número del individuo y el tratamiento correspondientes. Con ayuda de una vara de bambú y un carrizo de seis metros de largo se colocaban las bolsas en las umbelas identificadas previamente para cada tratamiento y se cerraban por completo por medio de listones, evitando así la entrada de los polinizadores. Para retirar las bolsas se desamarraban los listones y, sosteniéndolas de la parte superior, se retiraban lentamente para no dañar a la umbela (figura 3.7).

Con este procedimiento fue posible aplicar cuatro tratamientos en cada uno de los individuos, que se detallan a continuación:

- 1) Exclusión total: a nueve umbelas una por planta se les contó el número de flores y cuando las flores se encontraban aún cerradas se comenzó el tratamiento, que consistió en cubrir por completo toda la umbela con una bolsa desde el inicio de la floración hasta su término. De esta manera las flores no entraron en contacto con ningún polinizador.
- 2) Exclusión diurna (polinización nocturna): de la misma manera que en el tratamiento de exclusión total, se seleccionaron otras nueve umbelas, se cuantificó el número de flores y se comenzaron a cubrir antes de la antesis. Las umbelas permanecieron cubiertas de las 06:00 a las 18:00 horas diariamente. Esto se hizo durante todo el periodo de floración. Las flores de este tratamiento estuvieron en contacto sólo con los polinizadores nocturnos.
- 3) Exclusión nocturna (polinización diurna): en este tratamiento se realizó la misma selección y cuantificación del conjunto de flores (umbela) en cada uno de los individuos, y cada umbela seleccionada se cubrió de las 18:00 a las 06:00 horas del día siguiente. Las flores de este tratamiento estuvieron en contacto sólo con los polinizadores diurnos.

4) Testigo (sin exclusión): el cuarto tratamiento consistió en marcar nueve umbelas a las que no se les realizó manipulación alguna; de esta manera la polinización se dió bajo condiciones naturales, ya que se permitió el acceso a todos los polinizadores.

Los experimentos se realizaron diariamente desde el 4 de febrero hasta el 3 de marzo del 2002 y se determinó la cantidad de flores y frutos desarrollados en cada tratamiento. Los frutos y semillas obtenidos fueron contados uno a uno. A finales de abril del mismo año se colectaron los frutos antes de la dehiscencia del fruto y se cuantificaron la cantidad de semillas (color negro brillante) y las semillas vanas (blancas) junto con los abortos. Estos datos fueron utilizados para calcular la proporción de flores que se convirtieron en frutos (*fruit-set*) y la proporción de semillas viables (*seed-set*) producidos bajo cada tratamiento.

Análisis estadístico.

a) Número de frutos.

Se registró el número de frutos de cada tratamiento y se aplicó un análisis de varianza, así como la prueba de Tukey para determinar diferencias entre ellos.

b) Proporción de frutos (*fruit-set*).

Se calculó la proporción de frutos por umbela de la siguiente manera:

$$F_{fruit-set} = n_f / n_{fl} \quad \text{donde}$$

n_f = número de frutos formados por umbela

n_{fl} = número de flores formadas en cada umbela

c) Número de semillas.

Se registró el número de semillas de cada tratamiento y se aplicó un análisis de varianza y la prueba de Tukey para determinar diferencias entre ellos.

d) Proporción de semillas (*seed-set*).

Se calculó la proporción de semillas de la siguiente manera:

$$seed-set = n_v / n_t \quad \text{donde:}$$

n_v = número de semillas viables

n_t = número total de semillas

Debido a que las proporciones no se ajustan a la distribución normal, para el análisis se transformaron los datos a arcoseno ($\sqrt{x+1}$), de acuerdo a Zar, (1984). Este análisis nos permitió evaluar simultáneamente las diferencias entre los tratamientos considerando que en cada individuo se realizaron los cuatro tratamientos.

Una vez hecha la transformación, con el programa STATISTICA (1998). Se aplicaron análisis de varianza de dos vías sin repetición (ANOVA) para analizar los tratamientos, mediante el valor de F como la prueba de hipótesis. Después del análisis de varianza se aplicaron pruebas de Tukey para ver en dónde se encontraban las diferencias entre los tratamientos (Sokal y Rohlf, 1995).

iii) Determinación preliminar de los gremios visitantes.

A fin de conocer, de forma preliminar, a la fauna que visita las inflorescencias de *A. cupreata* a lo largo del día se realizaron observaciones periódicas cada tres horas durante diez minutos, de 06:00 a 21:00 horas, los días 17 y 18 de febrero del 2002, sobre dos umbelas abiertas seleccionadas al azar. En cada inflorescencia se registró la visita de los organismos incluyendo a los visitantes que se posaban sobre las flores, así como los que se acercaban a 30 cm.

b) Germinación y depredación de semillas.

En la misma parcela en la que se realizaron los experimentos de polinización se colocaron conjuntos de semillas divididos en dos tratamientos, uno sin protección alguna contra la depredación y otro protegido parcialmente con una jaula que impedía la entrada de animales grandes como aves y roedores, aunque permitía el paso de insectos pequeños. Cada uno de los tratamientos contó con cinco repeticiones en dos estaciones de siembra que tienen una marcada diferencia de humedad. Las estaciones consideradas fueron la temporada de secas, que va de noviembre a mayo, y la de lluvias que se extiende de finales de mayo a principios de noviembre.

i) Temporada de secas.

Las semillas que se colocaron en la temporada de secas tenían un año de almacenamiento y fueron facilitadas por el invernadero de *Sanzekan Tinemi* de la localidad de Ayahualco.

Estas semillas se montaron en cuadros permanentes de 50x50 cm divididos a su vez en subcuadros de 10x10 cm. En cada cuadro se colocaron grupos de 10 semillas y esto se repitió cinco veces sumando así un total de 1250 semillas para montar el tratamiento con depredación (figura 3.8). De manera similar se colocaron otros cinco lotes de semillas (1250 semillas en total) cubiertos con una reja de malla de alambre, sin base, de 0.5 cm de abertura. Todos los lotes fueron montados en una zona con pendiente de 15° con 3 m de separación entre ellos, bajo luz directa a ras de suelo.

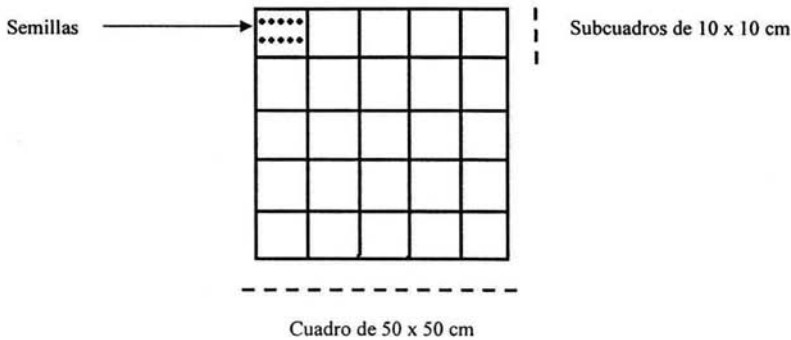


Figura 3.8. Diseño de los lotes de semillas montados en las dos temporadas de siembra.

Se realizó una revisión quincenal de los lotes de los dos tratamientos de febrero a junio del 2002 para registrar el número de semillas presentes intactas y depredadas (con huella de consumo o remoción) así como de semillas germinadas. Se consideró la aparición de la radícula como el inicio de la germinación.

ii) Temporada de lluvias

Al término de la temporada de secas (principios de junio) se montó la segunda parte del experimento, con las semillas obtenidas directamente de la colecta de frutos de los tratamientos de polinización (semillas sin almacén).

De la misma manera que en la temporada de secas se montaron los lotes con y sin protección y se redujo el número de semillas a 1000 por tratamiento. Se realizó una revisión quincenal de junio a diciembre del 2002 para registrar el número de semillas presentes intactas y depredadas (con huella de consumo o

remoción) así como de semillas germinadas. Se consideraron las plántulas y semillas como sobrevivientes y la aparición de la radícula como el inicio de la germinación.

El periodo de observación se detuvo en el día 150, pues a partir de ese momento ya no se encontraron nuevas semillas con radícula en la temporada de lluvias.

La capacidad de germinación se calculó de la siguiente manera. Se consideró sólo el número de semillas presentes al final de la temporada y el número de semillas germinadas de este valor se obtuvo la capacidad de germinación real. En condiciones de campo las semillas están expuestas a los depredadores y solo un porcentaje de las sobrevivientes germinan. La capacidad de germinación real es un valor que nos muestra que porcentaje de semillas germinan en condiciones de campo.

$$C_gR = n_g / n_f s + n_{sg}$$

donde

C_gR = Capacidad de germinación real

n_g = número de semillas que germinaron

$n_f s + n_{sg}$ = número final de semillas + número de semillas que germinaron

Para calcular la capacidad de germinación neta se consideró el número de semillas germinadas al final de la temporada entre el número inicial de semillas montadas (1000).

$$C_gN = n_g / n_i s$$

donde

C_gN = Capacidad de germinación neta.

n_g = número de semillas que germinaron

$n_i s$ = número de semillas montadas

Análisis estadístico.

Se realizó un análisis de varianza de dos vías con el paquete estadístico STATISTICA (1998) incluyendo a las dos temporadas (secas y lluvias) y a los tratamientos con y sin exclusión para determinar las diferencias en la sobrevivencia y germinación entre temporadas o entre tratamientos.

El porcentaje de germinación (p) fue analizado con el GLIM ver. 4.0. utilizando la función logit como predictor lineal y una distribución binomial como función de distribución del error:

$$p = \frac{e^{mx+b}}{1 + e^{mx+b}}$$

donde x es el tiempo de germinación.

Cuando fue necesario se realizaron ajustes de sobredispersión (Crawley 1993). Para observar las diferencias de la capacidad de germinación entre las temporadas se realizó una prueba de ANOVA con el mismo paquete estadístico.

IV. RESULTADOS

1. Biología reproductiva

a) Fenología floral

La vida media de las flores de *Agave cupreata*, desde que comienzan su apertura hasta el inicio de la formación potencial del fruto, fue de aproximadamente una semana. Las flores mostraron un patrón de maduración de una umbela similar entre sí (sincrónico). La duración de cada estadio se describe a continuación y se muestra en el cuadro 4.1.

Categoría 1: corresponde a las flores inmaduras y comprende desde la dehiscencia de la corola, la separación de los tépalos y la elongación de los estambres hasta la aparición de las anteras por encima de los tépalos. Duró 79 horas en promedio.

Categoría 2: corresponde a las flores en su fase masculina. Comenzó con la dehiscencia de las anteras, siguió con la liberación de polen y la pérdida de funcionalidad de las anteras y finalizó con la elongación del estilo por encima de los estambres. Esta fase del desarrollo duró 30 horas en promedio.

Categoría 3: corresponde a las flores en su fase femenina. El estilo alcanza su mayor elongación y se inicia la dehiscencia del estigma hasta que está completamente funcional y hay secreción de exudados; finalmente, el estilo empieza a marchitarse y el estigma se seca. La duración de esta fase fue de 42 horas en promedio.

Categoría 4: corresponde a la formación de frutos. Las flores están completamente secas y el gineceo comienza a hincharse si la flor fue fecundada.

La duración de la maduración de una umbela de *A. cupreata* fue de 151 horas en promedio. Se observó que los estadios de floración son similares con *A. macroacantha* (Arizaga, 1999). El patrón de maduración se muestra en la figura 4.1.

La duración de la floración de todo el escapo fue de aproximadamente seis semanas, pero varió dependiendo del número de umbelas dentro de la inflorescencia.

El promedio de umbelas por escapo fue de 15 ± 2 y el número promedio de flores por umbela fue de 100 ± 20 . En un escapo pudimos encontrar alrededor de 1500 flores.

Cuadro 4.1. Duración de los estados fenológicos florales (días y porcentajes relativos).

Estado	Duración (días)	Porcentaje relativo de la duración de la floración (%)
Flores inmaduras	3.291	52
Flores en su fase masculina	1.25	20
Flores en su fase femenina	1.75	28
Maduración total de una umbela de <i>A. cupreata</i> (en días)	6.291	100

b) Patrón de maduración de las inflorescencias de *A. cupreata*.

El patrón de maduración de las inflorescencias de *Agave cupreata* que se observó en el campo es de abajo hacia arriba, en giros en contra de las manecillas del reloj. Cada giro tuvo una duración aproximada de una semana. También se observó que los verticilos florales (un giro de inflorescencias) tienen de 4 a 7 giros, como se observa en la figura 4.2.

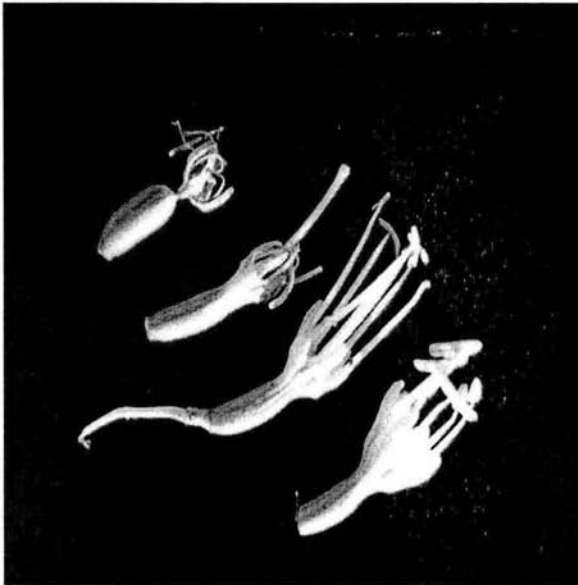


Figura 4.1. Patrón de maduración de las flores de *A. cupreata* (arriba).

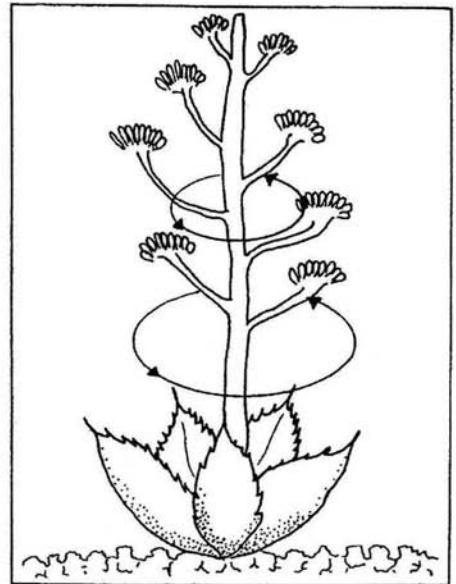


Figura 4.2. Desarrollo espiral de las umbelas a lo largo del escapo (derecha).

c) Polinización

i) Número de frutos.

El número de frutos por infrutescencia varió significativamente de acuerdo al tipo de tratamiento aplicado ($F= 9.06$; $g.l.= 32$; $p=0.0001$). Las inflorescencias con polinización nocturna (exclusión diurna) produjeron más frutos que aquellas con polinización diurna (exclusión nocturna). En esta última condición se produjo menos de la mitad de frutos que en el tratamiento de polinización nocturna. La formación de frutos en *A. cupreata* fue nula en el tratamiento de exclusión total, mientras que las inflorescencias testigo (sin exclusión) fueron las que formaron el mayor número de frutos que corresponden a 2.5 veces más frutos que bajo exclusión diurna (cuadro 4.2).

Cuadro 4.2. Número de flores y frutos de cada tratamiento registrados después de la manipulación y producción total de frutos de los nueve escapes de *A. cupreata* en cada uno de los tratamientos. La desviación estándar se muestra entre paréntesis.

Tratamiento	Número total de frutos	Promedio de flores por umbela	Promedio de frutos por umbela
Sin exclusión	144	121.1 (45.95)	16 (13.25)
Polinización nocturna (exclusión diurna)	57	101.3 (46.20)	6.3 (5.59)
Polinización diurna (exclusión nocturna)	10	92.4 (56.15)	1.1 (1.96)
Exclusión total	0	117.4 (30.88)	0

ii) Proporción de frutos (*fruit-set*).

La proporción de frutos (*fruit-set*), que corresponde a número total de frutos entre el total de botones florales formados, varió significativamente de acuerdo al tipo de tratamiento ($F= 7.47$; $g.l.= 3$; $p< 0.05$) (figura 4.3). En general se reportan proporciones de frutos bajas para los agaves (Sutherland, 1987), y en este estudio la proporción de flores que se convirtió en fruto no rebasó el 30%. Las umbelas testigo (sin exclusión) y polinización nocturna tuvieron la mayor proporción de frutos y no mostraron diferencias significativas entre sí ($F= 7.47$; $g.l.= 3$; $p= 0.163$).

Las umbelas con tratamiento de exclusión total y polinización diurna no muestran diferencias significativas entre sí ($F= 7.47$; $g.l.= 3$; $p=0.680$). Tampoco encontramos diferencias significativas entre el

tratamiento de polinización nocturna y el de polinización diurna ($p=0.063$), aunque el valor de p fue marginal (figura 4.3), lo que probablemente indica una tendencia a ser diferentes.

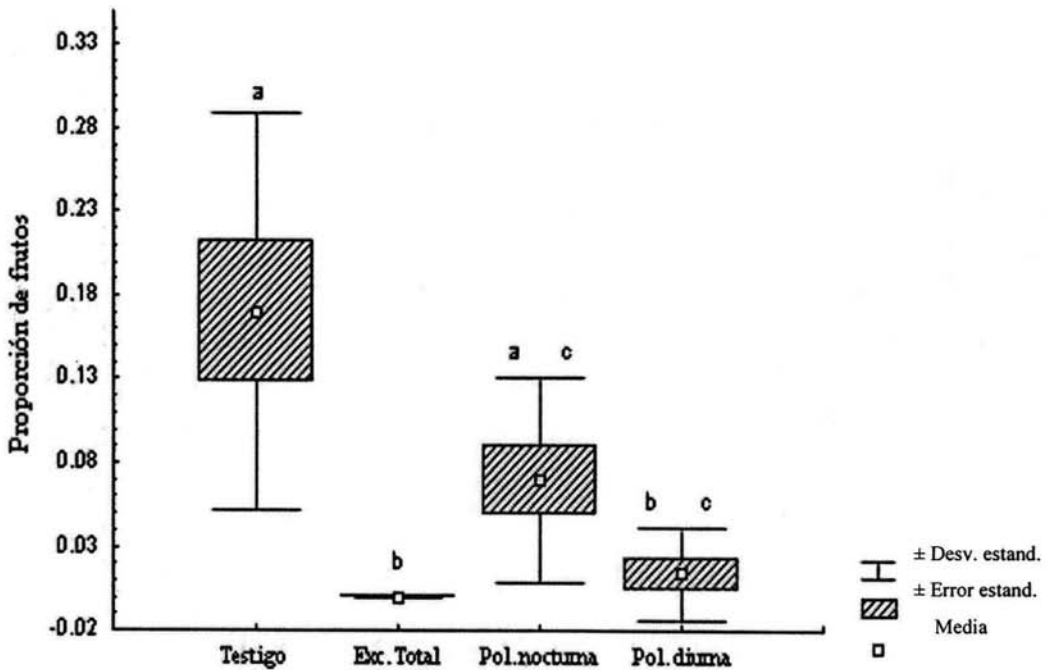


Figura 4.3. Proporción de frutos por tratamiento. Las letras distintas corresponden a las diferencias significativas identificadas con la prueba de Tukey ($F=7.47$; $g.l.=3$; $p=0.05$).

iii) Número de semillas.

El número total de semillas varía significativamente de acuerdo al tipo de tratamiento ($F=6.29$; $g.l.=32$; $p=0.0017$). Entre umbelas manipuladas, el tratamiento con polinización nocturna fue el que produjo el mayor número de semillas, en comparación con las umbelas polinizadas por el día, que produjeron cerca de 11 veces menos semillas (figura 4.4.) Las umbelas testigo (sin exclusión) produjeron casi el doble de semillas que las umbelas manipuladas (cuadro 4.3).

Cuadro 4.3. Número total de óvulos producidos, % de semillas abortadas y viables (negras) en cada tratamiento (exclusión total, polinización nocturna, polinización diurna y testigo).

Tratamiento	Producción total de óvulos por tratamiento	Porcentaje de abortos	Porcentaje de semillas (negras)
Testigo	34976	57.2	42.8
Polinización nocturna (exclusión diurna)	18794	66.4	33.5
Polinización diurna (exclusión nocturna)	2695	78.5	21.4
Exclusión total	0	0	0

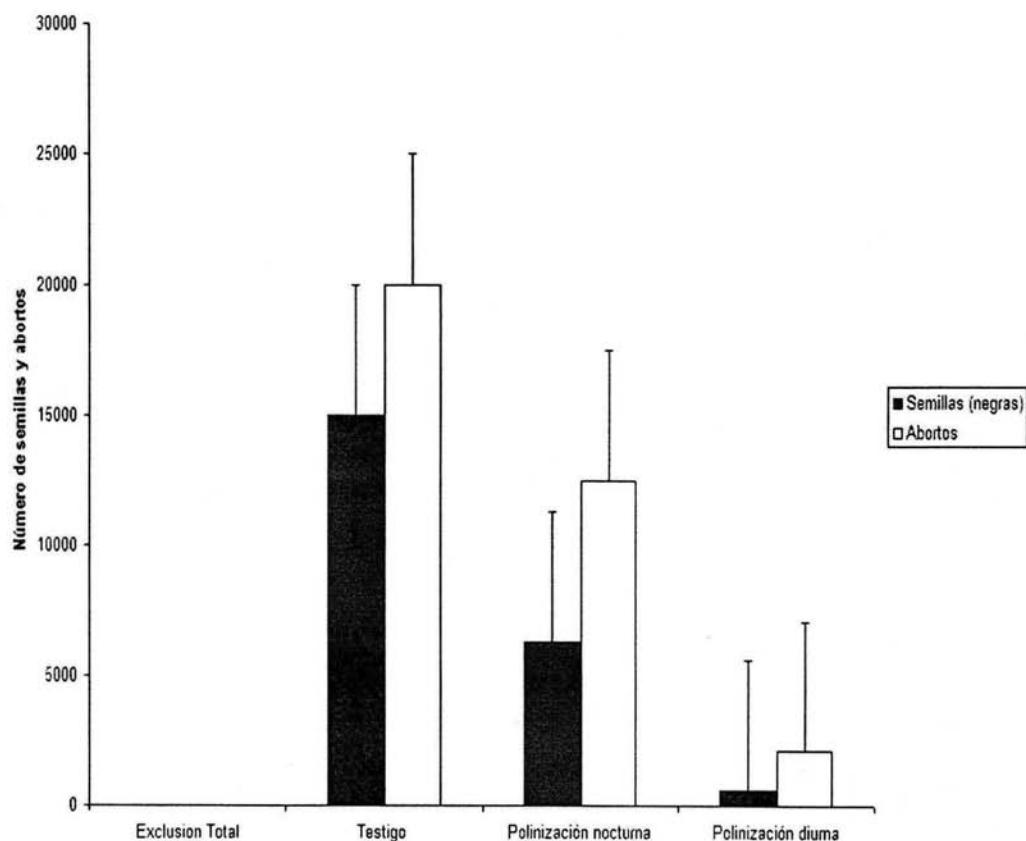


Figura 4.4. Comparación de la producción de semillas y abortos por tratamiento (testigo, exclusión total, polinización diurna, polinización nocturna) en relación a la producción de óvulos. ANOVA ($F= 6.29$; $g.l.=32$; $p<0.0017$).

iv) Proporción de semillas (*seed-set*).

La proporción de semillas (negras) entre el total de óvulos (*seed-set*) también varió significativamente de acuerdo al tipo de tratamiento ($F=9.03$ *g.l.*=3; $p<0.05$). Se formaron dos grupos con diferencias significativas entre si ($p= 0.005$), como se ve en la figura 4.5. El primero incluye al testigo y a la polinización nocturna (exclusión diurna), y es en el que se produjo la mayor proporción de semillas. El segundo grupo incluye a los tratamientos de exclusión total y de polinización diurna (exclusión nocturna), con proporciones de semillas viables muy bajas. No hubo diferencias significativas al interior de los dos grupos ($p=0.991$ y $p=0.705$ respectivamente). (figura 4.5).

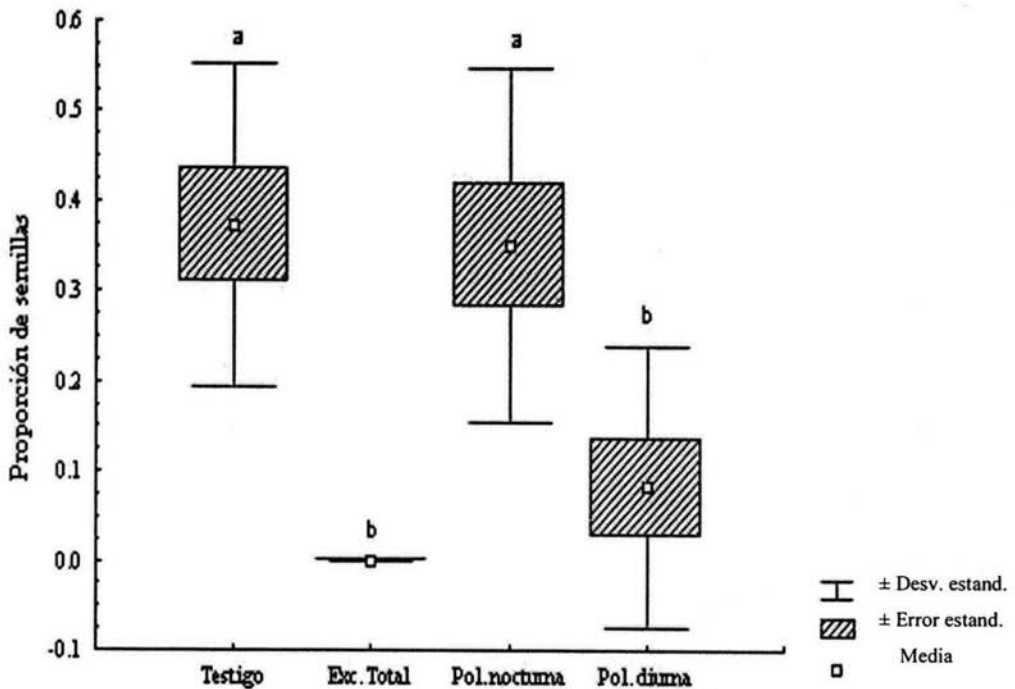


Figura 4.5. Proporción de semillas por tratamiento. Las letras distintas corresponden a las diferencias significativas identificadas con la prueba de Tukey ($F=9.03$ *g.l.*=3; $p<0.05$)

v) Determinación preliminar de los gremios polinizadores.

Se observaron visitas constantes y traslapadas de los diferentes grupos polinizadores a lo largo del día de manera que las inflorescencias pueden estar en contacto con al menos un polinizador a lo largo de todo el día (figura 4.6).

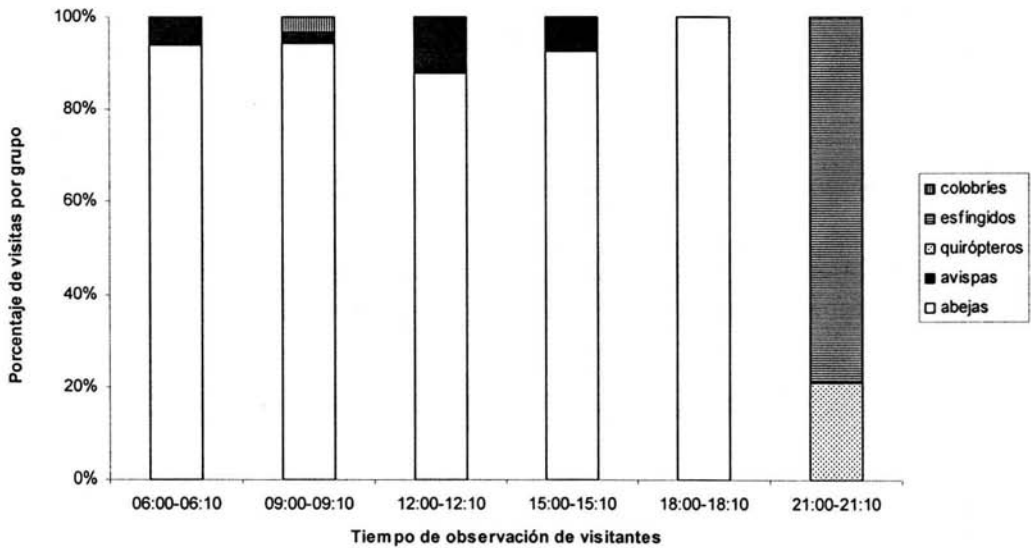


Figura 4.6. Porcentaje de visitación de los diferentes grupos a lo largo del día.

El visitante más frecuente fue *Apis mellifera* que se estuvo presente a lo largo del día y tuvo dos picos de visitación, uno por la mañana y otro por la tarde (figura 4.6.). Las avispas fueron el segundo grupo que visitó con mayor frecuencia a las inflorescencias. Los colibríes (familia Trochilidae) realizaron visitas con menor regularidad. Cabe aclarar que algunos autores (Toledo, 1974) no los consideran polinizadores, sino ladrones de néctar.

Se realizó una única observación nocturna en la que se detectaron visitas de murciélagos en la cual se capturó un espécimen identificado como *Leptonycteris nivalis* (figura 4.7.) y esfingidos (cuadro 4.4.). En la literatura se reportan 6 especies de murciélagos nectarívoros para la zona (Medellín *et al.*, 1997) que podrían ser polinizadores potenciales de *A. cupreata* (cuadro 4.4.).

Cuadro 4.4. Registro de visitantes de las inflorescencias de *A. cupreata* y síndromes.

Hora de observación	Número de visitas promedio	Fauna visitante	Síndrome
06:00-06:10	Abejas 87.5 Avispas 5.5		
09:00-09:10	Abejas 40.5 Avispas 1 Colibríes 1.5	<i>Apis mellifera</i> (abejas) <i>Leptonycteris nivalis</i> (murciélagos)	Melitofilia Quiropterofilia
12:00-12:10	Abejas 15 Avispas 2	Mariposas nocturnas de las familias Noctuidae y Sphingidae	Falaenofilia
15:00-15:10	Abejas 12.5 Avispas 1		
18:00-18:10	Abejas 88	Colibríes (Trochilidae)	Ornitofilia
21:00-21:10	Murciélagos 2 Mariposas nocturnas 7.5		

Figura 4.7. Murciélago nectarívoro (*Leptonycteris nivalis*) capturado en la zona de estudio.

2. Germinación y depredación de las semillas.

i) Germinación

Como era de esperarse se encontraron diferencias significativas en la germinación entre los diferentes tratamientos (lotes con exclusión y lotes sin exclusión) aplicados en las temporadas de lluvias y secas ($F=97.698$, $g.l.=3$, $p=0.001$), como se muestra en el cuadro 4.5.

Cuadro 4.5. Número de semillas que germinaron en cada temporada y para cada tratamiento.

Temporada	Tratamiento	Número inicial de semillas	Número final de semillas	Tiempo (días)	Número de semillas germinadas	Porcentaje de germinación del total de semillas	Porcentaje de germinación de las semillas sobrevivientes
Secas	<i>Sin exclusión</i>	1250	614	120	0	0	0
	<i>Con exclusión</i>	1250	712	120	0	0	0
Lluvias	<i>Sin exclusión</i>	1000	11	145	100	10	90
	<i>Con exclusión</i>	1000	11	145	239	24	95

El valor de p que arrojó el análisis de varianza de los tratamientos aplicados en los lotes de semillas de *A. cupreata* en la temporada de lluvias y secas fue muy pequeño (0.001), lo que refleja una diferencia obvia en relación a la germinación, pero la depredación es muy distinta entre las dos temporadas.

ii) Depredación.

Los lotes de semillas sin exclusión y con exclusión montados en la temporada de secas no mostraron diferencias significativas entre sí en relación a su depredación o remoción aunque el valor de p está cerca del umbral de significancia ($p=0.068$). Las semillas protegidas y no protegidas contra los depredadores fueron consumidas de manera similar en el período de sequía (figura 4.8). En ambos tratamientos se encontró alrededor del 47% de semillas con marcas de depredación.

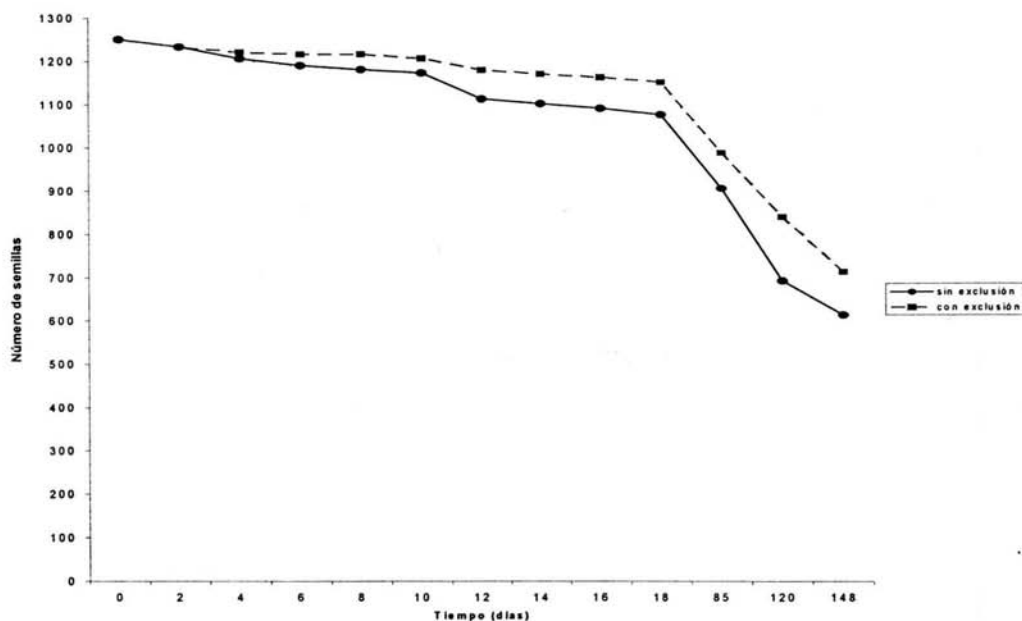


Figura 4.8. Depredación o remoción de semillas en la temporada de secas para los dos tratamientos (sin exclusión y con exclusión). Número inicial de semillas= 1250. La temporada de secas comienza en el mes de febrero y finaliza en junio.

Los lotes de semillas sin exclusión y con exclusión montados en la temporada de lluvias sí mostraron diferencias significativas en relación a la depredación o remoción ($p= 0.0043$). Las semillas con exclusión fueron menos depredadas (figura 4.9), lo que permite suponer que en esta temporada las semillas se ven afectadas más por depredadores grandes (aves, roedores y ortópteros) que en la época de secas, en la que predominan la depredación por pequeños insectos que sí pueden pasar por las aberturas de la malla, pero cuyo efecto es menor en la época de lluvias. Al comparar todos los lotes en las dos temporadas vemos que variaron significativamente en la cantidad de semillas perdidas o depredadas, siendo la de lluvias la temporada en donde la pérdida de semillas fue mayor ($p= 0.0002$) *i. e.* la tasa de depredación en la temporada de secas fue mucho más baja que en la temporada de lluvias. El número de semillas disminuyó también debido a la germinación (figura 4.10).

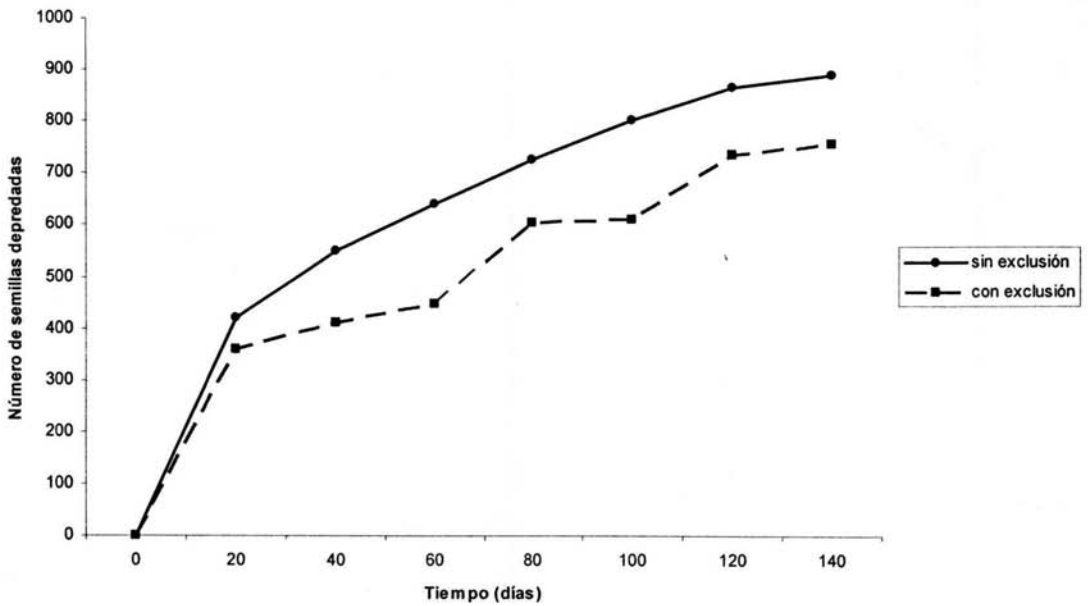


Figura 4.9. Curva de deprecación de las semillas a lo largo de la temporada de lluvias.

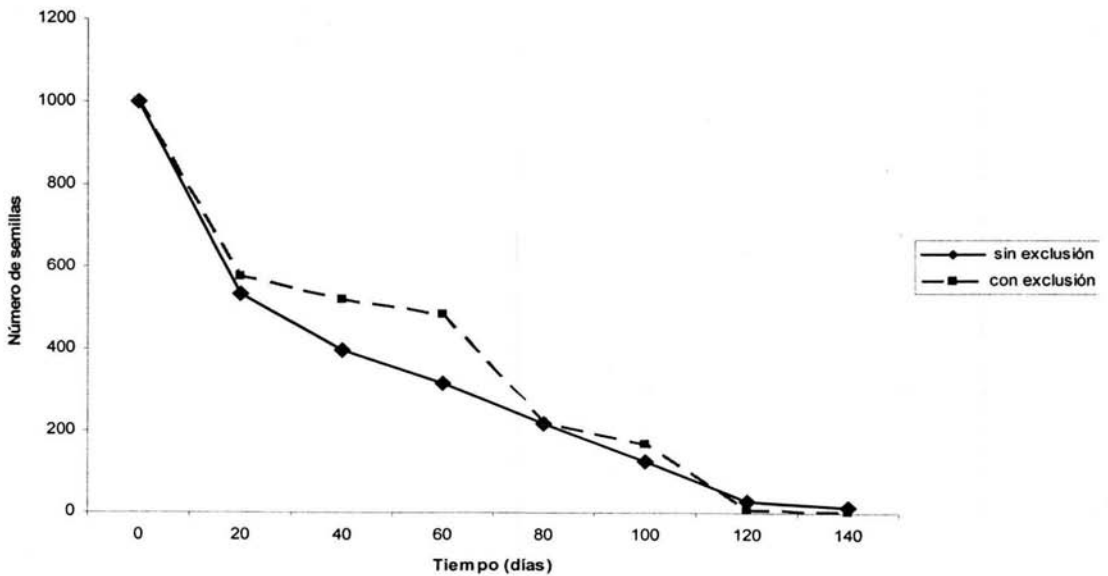


Figura 4.10. Permanencia de semillas en la temporada de lluvias para los dos tratamientos (sin exclusión y con exclusión). Número inicial de semillas= 1000. Permanencia= semillas no perdidas por deprecación y sin germinar.

iii) Capacidad de germinación.

En los lotes de semillas sin exclusión y con exclusión montados en la temporada de secas no hubo germinación, como era de esperarse. Las lluvias esporádicas que se presentaron no alcanzaron a aportar la humedad necesaria para que el proceso de germinación se desencadenara. En comparación, en la temporada de lluvias las semillas de los dos tratamientos germinaron inmediatamente después de que comenzaron las precipitaciones de verano.

La capacidad germinativa real de las semillas obtenidas de los experimentos de polinización al final de la temporada (145 días) fue del 95% en los tratamientos con exclusión y del 90% en los tratamientos sin exclusión (figura 4.11).

La capacidad germinativa neta de las semillas (considerando un número inicial de semillas= 1000) es de 24% en los tratamientos con exclusión y del 10% en los tratamientos sin exclusión. El porcentaje de germinación a lo largo de toda la temporada de lluvias se muestra en la figura 4.11. Se consideró como permanencia al conjunto de semillas que no germinaron ni se depredaron.

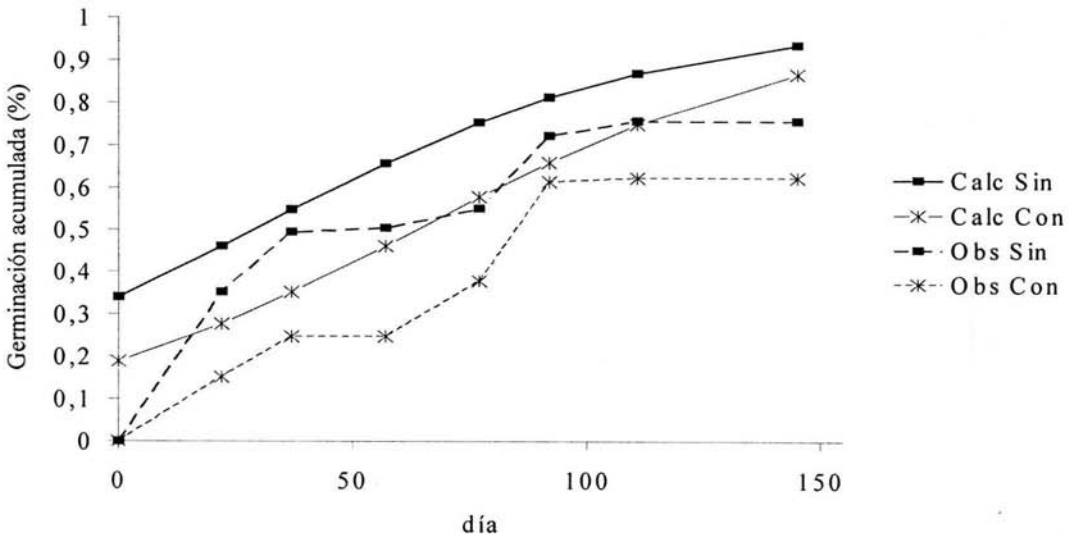


Figura 4.11. Número acumulado de semillas con y sin exclusión que germinaron en la temporada de lluvias (días). Curvas calculadas (Calc Sin y Con) son las curvas de germinación utilizando una función logit.

Comparando la pérdida de semillas en las dos temporadas vemos que es mayor en la época de lluvias que en la de secas. En la temporada de secas la pérdida de semillas es más gradual que en la de lluvias.

En resumen, una umbela en presencia de ambos grupos polinizadores (diurnos y nocturnos) genera en promedio 30 frutos por umbela. Cada fruto tiene aproximadamente 380 óvulos y de estos sólo el 30% son viables, esto quiere decir 3780 semillas viables por umbela. *Agave cupreata* tiene entre 15 y 17 umbela, lo que equivale a decir que cuenta con 60480 semillas potenciales para convertirse en plántulas. Por otra parte los depredadores se alimentan de casi el 90% de semillas en el suelo. De la producción inicial de semillas sólo el 10% que equivale a 6408 tendrán la oportunidad de germinar y lidiar con las condiciones del medio durante 10 años (aprox.) para que se conviertan en adultos y generen nuevas semillas.

V. DISCUSIÓN

1. Biología reproductiva

Para una planta perenne semélpara, el evento reproductivo es la culminación de su vida y la forma en la que sus genes se conservan en el tiempo. *Agave cupreata* en el sitio de estudio, *A. horrida* y *A. garcia-mendozae* son algunas de las especies reportadas para su género que sólo se propagan de manera sexual, por lo que el conocimiento de las etapas más importantes de su historia de vida como la reproducción, la germinación y la sobrevivencia de las semillas sienta las bases tanto para el conocimiento de la dinámica poblacional como para el manejo de las poblaciones.

a) Fenología floral.

La antesis de las flores de una umbela de *A. cupreata* es sincrónica, pero la maduración de las umbelas en el escapo es asincrónica. Este tipo de comportamiento de la inflorescencia contribuye, según Ramírez y Berry (1995), a una mejor distribución temporal de los recursos para la maduración de los frutos por lo que la extensión del período de floración tiende a incrementar y representa una ventaja en términos probabilísticos para la producción de frutos (Wyatt, 1982).

Una vez comenzada la antesis, las flores de *A. cupreata* permanecen abiertas día y noche mientras que el androceo y el gineceo van madurando de manera diferencial, pero sincrónicamente dentro de la umbela. El hecho de que las flores de *A. cupreata* sean perfectas, protándricas (maduración de las anteras antes que el pistilo) hercogámicas (separación espacial de las anteras y los estambres) y dicogámicas (separación temporal de los órganos masculinos y femeninos) hace que la autopolinización disminuya y asegura que no haya autofecundación en una misma umbela. En trabajos anteriores (Ohara y Higashi, 1994) se ha reportado que entre más distancia haya entre los órganos sexuales el grado de autopolinización disminuye e *Ipomoea purpurea* y *Turnera ulmifolia* son un ejemplo de ello (Ennos, 1981; Barret y Shore, 1987). La protandria en las flores hermafroditas de *A. macroacantha* puede reducir la autopolinización en una simple flor, pero es probable que pueda hacerlo en la inflorescencia completa, debido a la heterogeneidad temporal y espacial en la producción de flores dentro del escapo (Arizaga *et al.*, 2000). Como ya mencionamos, la maduración del escapo de *Agave cupreata* también es heterogénea espacial y temporalmente, lo que permitiría pensar que puede haber

autopolinización entre umbelas del mismo escapo (geitonogamia), pero la diferencia de tiempo en la maduración de los órganos sexuales y la distancia que hay entre ellos sugiere que las flores no son autopolinizables en una misma umbela. La duración de los estados fenológicos coincide con los de otras especies de agave como *A. macroacantha* que fue evaluada por Arizaga *et al.* (2000).

b) Polinización

i) Producción de flores y proporción de frutos (*fruit-set*).

La eficiencia de la producción de frutos entre otras cosas está relacionada con la asignación de recursos que la planta este invirtiendo en estructuras florales, polen y néctar así, como con los polinizadores con el tiempo de antesis de la flor, que permitirá que los visitantes lleguen y acarreen el polen. A partir de estos eventos, la reproducción y su costo se verán reflejados en el número de semillas.

Agave cupreata produce alrededor de 120 flores por umbela y de esa cantidad sólo el 30 % se transforma en fruto. El beneficio de invertir en un gran número de flores es que funcionan como un potente atractor para los polinizadores. Ramírez y Berry (1995) reportan en un estudio comparativo correlaciones positivas entre el número de visitantes y la cantidad de flores o tamaño de la inflorescencia. Esto significa que entre más flores haya, más polinizadores visitarán la inflorescencia asegurando así el transporte del polen. Sin embargo son pocas las flores que se convierten en fruto. Las explicaciones para esta baja producción de frutos se reducen principalmente en tres: (1) Limitación del recurso. Escasez de polen, que no llega a los estigmas y por lo tanto no fertiliza a los óvulos (Schemske, 1980; Willson y Schemske, 1980; Bierzychudek, 1981 y Howell y Roth, 1981; Parra *et al.*, 1998); (2) Limitación de polinizadores. Bajas densidades de vectores de polinización o baja tasa de visitación (Darwin, 1876; Stephenson, 1980; Bawa y Web, 1984) y (3) Limitación por calidad de polen. La calidad de polen que se recibe no es adecuada (especialmente si hay genes de autoincompatibilidad y depresión endogámica). Wiens (1984) considera que este aborto selectivo puede mejorar la calidad de la descendencia al dejar disponible una cantidad considerable de recursos.

Sutherland (1987) concluyó que la producción de frutos de *Agave mckelveyana* no está limitada por la falta de polinizadores ni por la escasez de polen, pues en esta especie el 40% de las flores de una umbela no produce fruto a pesar de que estén presentes los polinizadores. Este autor afirma que las flores y frutos

iniciados son abortados antes de que la planta pueda responder a las variaciones de todo el evento de polinización, y también a que una proporción de flores es incapaz de formar frutos maduros desde el inicio. Así este autor estimó que sólo del 1 al 5 % de las flores llega a convertirse en fruto y a tener semillas viables. Lo que nos indica que el gran número de flores funcionan como atractor para los visitantes de las inflorescencias o como donadores de polen que hacen la función de flores macho. El análisis de paternidad en Agaves sería importante para sustentar esta hipótesis.

En el presente trabajo el aborto debido a la manipulación experimental también puede estar relacionado con el descenso en la formación de frutos, pero no parece ser una explicación suficiente, dado que la mayor incidencia de caída de flores ocurrió después de las manipulaciones.

Como se ha observado en los trabajos recién mencionados, estudios filogenéticos y trabajos sobre polinización en agaves (Schaffer y Schaffer, 1977; Nobel, 1977, 1985; Eguiarte y Búrquez, 1987; Sutherland, 1987; Beccera y Lloyd, 1992; Pellmyr y Huth, 1994; Pellmyr, 1997; Arizaga, *et al.*, 2000 y Eguiarte, *et al.*, 2000), coinciden en que la producción absoluta de frutos siempre es baja, así que suponemos que la baja producción de frutos y semillas es característica de esta familia, probablemente debido a que la cantidad de recursos es insuficiente para formar frutos de todas las flores. Aún así y a pesar de que la producción de frutos y semillas en las plantas es mucho más baja que el potencial de los ovarios que posee, es suficiente para mantener la diversidad genética de las poblaciones (Stephenson, 1981 y Bawa y Web, 1984).

La polinización cruzada hace que cada semilla tenga información única que le da variabilidad y resistencia a las poblaciones, aunque la proporción de semillas viables que llega al suelo sea baja. La estrategia reproductiva de *Agave cupreata* da como resultado una gran cantidad de semillas, todas genéticamente únicas.

ii) Número de semillas.

El número de óvulos en cada fruto es de alrededor de 380. La variación en el número de óvulos entre los frutos de cada tratamiento es mínimo (± 20). Por el contrario, lo que cambia es el número de semillas viables. El número total de semillas es directamente proporcional al número de frutos formados en cada tratamiento.

iii) Proporción de semillas (*seed-set*).

Las flores de los agaves tienen un número determinado de óvulos potenciales a fecundar y por ello la variación en el número potencial total de óvulos no es significativa, solo cambia la proporción de semillas viables.

Howell y Roth (1981) determinaron que un óvulo fecundado es suficiente para impedir el aborto del fruto entero y permitir que se desarrolle, pero los otros óvulos no fecundados quedan dentro del fruto.

Al aislar a los dos grandes gremios de visitantes florales (diurnos y nocturnos) de *Agave cupreata* pudimos encontrar diferencias en la producción de semillas viables comparando los cuatro tratamientos. Encontramos que los polinizadores nocturnos, que en este caso son murciélagos y esfíngidos, son los que llevan a la producción de un mayor número de semillas viables, lo que apunta a que la forma de forrajeo que tienen los murciélagos es mucho más efectiva en comparación con los polinizadores diurnos (abejas, avispas y colibríes). Los murciélagos, además de revolotear suspendidos, se posan sobre la umbela revolviéndola para poder alcanzar el néctar y se ven obligados a introducir la cabeza entre las flores para tener acceso al alimento que buscan. La forma de obtención de su alimento favorece la adhesión de los granos de polen a su cabeza y cuerpo (Winter y von Helvensen, 2001). Sus movimientos son bruscos, por lo que se cree que las flores de los agaves tienen un síndrome quiropterofílico porque son duras y muy resistentes ante esta manipulación (Winter y von Helvensen, 2001).

Varias especies de murciélagos del género *Leptonycteris* son migratorias (Arita y Wilson, 1987) y usan los recursos disponibles en el hábitat en el que se encuentren en cada momento. La floración de *Agave cupreata* es de febrero a marzo, en la estación seca, cuando las flores de esta especie son las que predominan en el paisaje. Los murciélagos se alimentan del néctar de la especie en floración (Real y Rathcke, 1991) debido a que las flores cubren su requerimiento calórico. Por ejemplo, las flores visitadas por murciélagos pequeños (*Glossophagine*) secretan 1 o 2 ml por noche, otras flores polinizadas por grandes murciélagos producen 20 ml por noche o más (Dobat, 1985). Una vez terminado el periodo de floración, los polinizadores se concentran en otras especies que les pueden proporcionar el alimento que requieren. Este comportamiento, que parece ser de especialistas temporales. La forma de forrajeo y las características de las flores de los agaves nos permiten pensar que los murciélagos son visitantes específicos de estas plantas, por lo que la probabilidad de que el polen que transportan sea de una misma especie es muy alta, favoreciendo la producción de semillas viables en los frutos. Esto podrá ser mejor explicado cuando se conozca mejor el rendimiento del néctar de *A. cupreata* en comparación con el de otras plantas visitadas por estos murciélagos.

La correlación positiva entre el número de frutos y de semillas se ha observado en otras especies de agaves. El descenso o el aumento en las poblaciones de *Leptonycteris curasoae* (= *sanborni*) en Rincon Mountain (Arizona) se ve reflejado directamente en el número de frutos y en el número de semillas de *Agave palmeri*. Howell y Roth (1981), en un estudio con los frutos secos de especies de herbario, observaron que los agaves paniculados mostraron un descenso en el éxito de la polinización —reflejado en el número de frutos— a lo largo de 30 años lo que coincide con la disminución de las poblaciones de *Leptonycteris*.

La relación entre los organismos polinizadores y las plantas que visitan es muy estrecha, como pudimos observar en este estudio. En otros trabajos se ha reportado un descenso en la fecundidad de diferentes especies de género *Agave* en relación al número de visitantes. Por ejemplo *Agave palmeri* mostró un 80% en la fecundidad en 1938, 90-100% en 1940 y 1941 y de 0-10% en 1976. En 1976 el *seed-set* de *Agave deserti* fue del 80% en 1930 y del 50% en 1957. *Agave parryi* con 90% en 1935, 70% en 1940 y 4% recientemente (Howell y Roth, 1981).

La forma de forrajeo de las abejas es muy distinta a la de los murciélagos. Cuando se posan sobre la flor lo hacen suavemente y pueden hacerlo sobre las anteras o los pétalos. Dado que las anteras en los agaves son dorsifijas (los sacos están unidos en la parte media del dorso al filamento) y tienen movilidad, la probabilidad de que las abejas se posen directamente sobre los sacos es baja y es más sencillo que lo hagan en los pétalos. Los himenópteros tienen que bajar por el filamento o el estilo de la flor para llegar al néctar, pero al salir o al entrar no necesariamente entran en contacto con el estigma o los estambres y algunas veces no tienen contacto con el polen (Mcgregor *et al.*, 1959 y Alcorn, *et al.*, 1961). Aunque la visita de las abejas es continua y en número sobrepasan a cualquier otro visitante, son poco efectivas en el acarreo de polen de una flor a otra. Arizaga (1999) sugiere que la remoción masiva del polen por parte de las abejas en *A. macroacantha* disminuye la fecundidad debido a que las abejas fungen como robadores y no como polinizadores. Si bien son pocos los estudios con los que contamos, y esto impide hacer generalizaciones, sí se cuenta con información sobre algunos casos como por ejemplo, *Pseudobombax ellipticum* (Bombacaceae) especie para la que los himenópteros se comportan como parásitos removiendo el polen y el néctar (Eguarte *et al.*, 1987).

La producción de semillas negras fue mucho más baja en los tratamientos de polinización diurna que en los tratamientos con polinización nocturna debido a las diferencias en la forma en la que se alimentan los murciélagos en comparación con los insectos haciendo a la polinización nocturna más efectiva.

Las umbelas que permanecieron excluidas durante toda la temporada no produjeron ningún fruto y por consiguiente ninguna semilla. Sin embargo hubo formación de flores, producción de néctar y liberación de polen. Aunque las flores se desarrollaron completamente, ninguna se convirtió en fruto. La razón más clara es porque no hubo un vector de transferencia de polen lo que llevo a que la producción se frutos y por lo tanto de semillas fuera nula. Otra razón por la cual no se formaron frutos es probablemente por la baja viabilidad del polen, que no alcanzó a sobrevivir hasta que el estigma estuviera receptivo. También la viabilidad del polen se pudo ver afectada por el aumento de temperatura causada por el tratamiento, debido a que el polen quedó dentro de las bolsas. El éxito de la polinización depende totalmente de los agentes polinizadores.

Las umbelas que estuvieron en contacto con los dos gremios polinizadores fueron las que produjeron el mayor número de frutos y semillas viables, lo que demuestra que el acarreo de polen de los dos grupos hace que aumente la fecundidad en *A. cupreata*, y descarta la hipótesis de que los himenópteros estén jugando únicamente el papel de ladrones de néctar. En otros estudios se ha observado que los grupos diurnos no tienen tanto impacto en la producción de frutos y semillas y son considerados como polinizadores menores (Baker *et al.*, 1971). Sin embargo, Arizaga (1999) considera que la poca producción de polen o de néctar durante el día sugiere que los animales diurnos, como las aves percheras, los himenópteros y colibríes, no juegan un papel importante como polinizadores y que los costos de producir atractores durante el día -bajos comparados con los de la producción nocturna- son compensados por la poca pero significativa polinización que realizan. La evaluación de la producción de néctar a lo largo del día es aún necesaria para llegar a conclusiones para esta especie sobre este aspecto.

No hay ejemplos en la literatura que traten sobre la sinergia que potencia la producción de semillas de ambos grupos de polinizadores a lo largo de una sola temporada de floración, pero se sabe que la floración prolongada continua o de ciclos cortos pero reiterados ofrece un recurso atractivo a los polinizadores. De esta forma, los diferentes grupos asociados al transporte del polen tienen acceso al alimento durante periodos

prolongados o repetidos, con lo que el forrajeo se simplifica y se concentra en la(s) especie(s) que garantiza(n) el alimento. Este es un tema que merece estudios más profundos.

Este estudio demuestra que los polinizadores nocturnos son los que influyen de mayor manera importante en la producción de frutos y semillas viables en *A. cupreata*. En estudios filogenéticos y de la biología reproductiva del género *Agave* (Bogler y Simpson, 1995, 1996; Eguiarte *et al.*, 2000) se ha propuesto que ha habido una ampliación en el tiempo de antesis, lo que ha funcionado como una estrategia que ha permitido que los agaves aumenten su fecundidad. La prolongación de la antesis, aunada al elevado número de umbelas y flores que tienen los escapos de *A. cupreata*, muestra la importancia que tienen los polinizadores quienes dependen de estos recursos (néctar y polen) en un periodo del año en que no abundan plantas ricas en néctar. El periodo de floración de los agaves y el gran número de flores favorece las visitas abundantes de los visitantes nectarívoros lo que propicia que haya numerosos eventos de polinización.

La transición de un síndrome de polinización a otro se ha podido observar en *Pseudobombax ellipticum* (Bombacaceae), cuyas flores –polinizadas por murciélagos– son generalmente blancas, pero hay flores rojas en las poblaciones, lo que sugiere que otros polinizadores (aves) han tenido un papel importante en la polinización de esta especie (Eguiarte *et al.*, 1987). La producción de néctar puede ser otro indicador de la evolución de un síndrome a otro, debido a que aumenta en el momento en el que se registra el mayor número de visitas (Cruden, 1983; Eguiarte *et al.*, 1987). De la misma manera, se ha observado la transición de un síndrome de polinización de organismos polinizadores diurnos a polinizadores nocturnos en el género *Agave* (Eguiarte *et al.*, 2000).

La polinización cruzada obligatoria asegura el intercambio genético entre individuos lo que reduce la endogamia, que suele ser casi nula porque *Agave cupreata* es una especie que no se propaga de manera clonal en la zona de estudio y cuyas flores tienen restricciones para autofecundarse. Este proceso hace a las poblaciones de esta especie más diversas genéticamente y con más probabilidades de adaptación en nuevos micro ambientes o ante nuevas presiones de selección.

La protección de los polinizadores es un punto muy importante para la permanencia de esta especie porque son indispensables para el transporte de polen lo que garantiza la polinización de semillas fértiles. De la misma manera se debe procurar el cuidado de las especies vegetales visitadas para que los organismos

encuentren el recurso alimenticio necesario para su supervivencia. Como se mencionó anteriormente los polinizadores nocturnos son los que juegan el papel principal en la producción de semillas, pero los diurnos también tienen cierta importancia, lo cual determina que presenten un efecto sinérgico leve entre los dos gremios. Debido a ello se debe proteger ambos grupos para asegurar una buena producción de semillas.

Finalmente, coincidimos con Figueroa-Castro (1997) en que la ecología de la polinización puede tener un papel muy importante en la conservación de muchas especies tanto animales como vegetales. Esto es cierto no sólo cuando se consideran relaciones estrechas donde la dependencia significa la permanencia de las especies sino también en aquellas relaciones que no son tan específicas, pero que pueden estar determinando la permanencia y evolución de las especies animales y vegetales que finalmente dependen de esta interacción para su reproducción y supervivencia.

c) Determinación preliminar de los gremios polinizadores.

Los visitantes más frecuentes de las inflorescencias de *Agave cupreata* fueron las abejas (*Apis mellifera*). En estudios previos sobre la producción de néctar en agaves (Arizaga, 1999) muestran que hay dos picos de producción de néctar, el primero en la mañana y el segundo al atardecer. Al atardecer los visitantes diurnos comparten el recurso con los primeros visitantes nocturnos que van llegando, como esfingidos y murciélagos. En el estudio preliminar de los visitantes florales de *Pseudobombax ellipticum* se observó un pico de visita de himenópteros similar a los presentados en las visitas a las umbelas de *A. cupreata*. Eguiarte *et al.* (1987) sugieren que la disminución en la visita de las abejas a lo largo del día se debe a la disminución de néctar y polen causado por las mismas abejas debido a la remoción. Los colibríes también visitan las inflorescencias de *Agave cupreata*, pero las características morfológicas de las flores no coinciden con el síndrome ornitofílico (flores son rojas y aromáticas por el día) (Toledo, 1974). La forma en la que los colibríes forrajeen las flores nos hace pensar que son robadores de néctar y no polinizadores de las inflorescencias.

Los murciélagos y palomillas nocturnas fueron observados en los últimos dos registros, pero el conteo nocturno no se pudo concretar por cuestiones de seguridad.

Aigner (2001) menciona que existe una paradoja en la que se cuestiona el grado de especialización en relación al polinizador. Este autor argumenta que existen diversos casos en donde las plantas están

especializadas para la visita de un organismo en particular aunque este no les de alguna ventaja (aumento en la fecundidad) y son otros los organismos los que se benefician con los recursos que genera la planta. Algunas veces es menos efectiva una relación tan especializada en comparación con los visitantes generalistas y concluye con que hay inconsistencias acerca de la especialización con base en la optimización y calidad de los modelos genéticos de selección fenotípica. Las características florales de *A. cupreata* no son muy especializadas hacia algún polinizador en particular y pueden estar contenidas dentro de diferentes síndromes florales, aunque muchos autores las consideran quiropterofílicas. La disposición de las umbelas, la cantidad de flores en el escapo, el tiempo de antesis, la asincronía en la maduración de las umbelas, el color de la corola, la resistencia de las flores, la ausencia de aroma, el lugar de alojamiento del néctar y los picos de producción, entre otros, hacen de estas flores un atractor muy potente a diferentes grupos de polinizadores que fungen como vectores de transporte del polen para el entrecruzamiento. Los visitantes tampoco desaprovechan el recurso y menos cuando es tan atractivo. La fecundidad de la planta aumenta debido a todas las características ya mencionadas, lo cual es una ventaja, pero sobre todo en las especies perennes semélparas pues sólo tienen una oportunidad reproductiva en su vida.

2. Germinación y depredación de semillas.

Como se esperaba, no se obtuvo germinación en la época de secas, aunque se presentaron lluvias esporádicas a lo largo de la temporada de secas, no fueron suficientes para que las semillas comenzaran a germinar. Las semillas que se colocaron en esta primera parte del experimento (secas) tenían un año de almacenamiento, y como se ha reportado para otras especies, la viabilidad de las semillas con mucho tiempo de almacenamiento es muy variable dentro del género *Agave*, y puede disminuir hasta al 10% en *Manfreda* sp. (= *A. virginica*) a las 16 semanas de almacenamiento mientras que en *A. macroacantha* con 29 meses de almacenamiento permanece en alrededor de un 80% (Arizaga, 1999).

En temporada de lluvias la germinación se disparó inmediatamente y la emergencia de las semillas fue alta. Las semillas de *A. cupreata* son epigeas (el tallo embrionario se desarrolla activamente, llevando consigo los cotiledones que se guardan adheridos a él) y germinan fácilmente aunque estén enterradas. Se observó que las semillas necesitan condiciones de humedad constante para romper la latencia.

La rápida germinación de las semillas de *A. cupreata* le permite escapar de los depredadores, pero ahora la plántula está frente a nuevas presiones de herbivoría. La estrategia entonces es romper la latencia de inmediato.

a) Capacidad de germinación.

Las semillas al caer al suelo están expuestas a los cambios del medio y a los depredadores. De mil semillas de *A. cupreata* que caen al suelo solo el 10% sobrevive y germina. La capacidad de germinación real es el porcentaje en condiciones de campo que germina. Por ello solo se consideró a las semillas sobrevivientes como el número real y a partir de ahí se determinó esta capacidad. La cual es muy alta, la capacidad de germinación real fue similar en los tratamientos con y sin exclusión (95% y 90% respectivamente).

De un número determinado de semillas que caen al suelo cuál es el porcentaje de semillas que logra germinar al final de la temporada, a este porcentaje le llamamos capacidad de germinación neta. Este valor fue de 24% en los lotes con exclusión y de 10% en los lotes sin exclusión. La depredación es un factor al que están sujetas las semillas continuamente, de manera que el porcentaje de germinación neta que se muestra es el porcentaje de semillas que germina de una cohorte que llega al suelo.

b) Depredación de semillas en temporada de lluvias y secas.

En la temporada de secas no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos en relación a la depredación debido a que la malla sólo excluía a roedores, aves y algunos ortópteros, pero himenópteros y coleópteros pequeños si tenían acceso a las semillas. Estos dos grupos fueron los que ejercieron la mayor presión de herbivoría. En la temporada de lluvias emergen otros grupos de artrópodos (ortópteros principalmente) que son de acuerdo con Coronado y Delgado (1982) consumidores de semillas y plántulas de mayor tamaño. Estos artrópodos estuvieron excluidos y las semillas del tratamiento con exclusión estuvieron protegidas de la herbivoría. Los ciclos de vida de algunos ortópteros están sincronizados con el comienzo de las lluvias, que es la estación en donde se encuentran grandes cantidades de recursos, siendo las semillas y las plántulas los principales blancos (Cueva del Castillo *et al.*, 1999). Los estudios de Nobel (1977) sobre *Agave*

deserti sugieren que la sobrevivencia de esta especie está estrechamente relacionada con la depredación de las semillas pues los roedores consumen el 84% de las semillas del suelo.

Es posible que los bancos de semilla de *Agave cupreata* no sean abundantes, debido a la alta tasa de depredación que sufren y que incrementa por el traslape de los depredadores a lo largo de las dos temporadas. Las plantas pueden responder a la herbivoría con una compensación reproductiva con un exceso en la producción de semillas y con una germinación rápida. (Howe & Westley, 1987). La floración, fructificación y germinación están íntimamente relacionadas y el número de semillas depende de la eficiencia de los polinizadores y del impacto de los depredadores. Este impacto reduce la cantidad de semillas en el suelo y muchas plantas cuentan con mecanismos que les permiten contrarrestar este efecto. Gentry (1974) describe el fenómeno de floración masiva y sincrónica -*Big-Bang* o *mast-seeding*- que ocurre en muchas especies de plantas, y Janzen (1971, 1974) y Domínguez (1990) lo explican en términos de una respuesta evolutiva a los depredadores de semillas. En términos generales, la hipótesis dice que las plantas que florecen y fructifican masivamente producen gran cantidad de semillas que sobrepasan las necesidades de los depredadores (saciación de los herbívoros) y por ello una proporción de semillas escapan de los depredadores incorporándose a la población.

3. Conservación y manejo.

Los murciélagos nectarívoros en particular juegan un papel ecológico importante en la biología de *Agave cupreata*, así como en muchas otras especies como *A. macroacantha*, *A. desmettiana*, *A. karwinskii*, *A. marmorata*, *A. deserti*, *A. parry*, *A. salimana*, *A. tequilana* var. azul, *A. palmeri*, *A. potatorum* y muchas especies de cactáceas (Howell y Roth, 1981; Lemke, 1985; Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Valenzuela, 1997; Arias *et al.* 1997; Arizaga, 1999 y Arizaga *et al.*, 2000). Como efecto de su actividad se incrementa la viabilidad de las poblaciones, no únicamente en términos demográficos al aumentar la fecundidad de las plantas, si no también a escala genética al favorecer la polinización cruzada. Aunque hay evidencia de autocompatibilidad en las diferentes especies del género *Agave*, las autopolinizaciones presentan una menor producción de frutos que aquellas que presentan un vector de polinización (Howell y Roth, 1981; Sutherland, 1987 y Trame *et al.*, 1995).

Para que las poblaciones de agaves se mantengan, los polinizadores tienen que estar presentes. La protección de los murciélagos asegura en gran medida, que la especie permanezca.

Las poblaciones silvestres de *A. cupreata* tienen una presión antropocéntrica debido a que en esta región se elaboran bebidas alcohólicas (mezcal) utilizándolo. En otras regiones en donde se elaboran este tipo de bebidas fermentadas utilizan agaves que clonan y pueden mantener una población que esté proveyendo materia prima continuamente sin que se ponga en peligro la población, pero sí la variabilidad genética, volviendo las poblaciones susceptibles a cambios ambientales y vulnerables a plagas.

Como hemos mencionado anteriormente, los estudios sobre las relaciones mutualistas (polinización) en las plantas ha sido muy estudiado, no solo en las especies del género *Agave*, sino en casi todas las especies que se utilizan para consumo humano. La investigación sobre esta interacción es amplia en especies cultivadas.

Un trabajo reciente elaborado por un grupo de más de 20 científicos, que ha sido respaldado por 14 organizaciones de conservación y agricultura sustentable, institutos de investigación y sociedades de profesionistas que incluyen a la Sociedad para la Conservación de Especies de Polinizadores, han propuesto algunas consideraciones generales para la conservación y protección de estos organismos (Allen-Wardell *et al.*, 1998):

- a) planes de monitoreo y reintroducción de polinizadores como parte del manejo del hábitat
- b) evaluación de varios efectos letales y sustentables de pesticidas y herbicidas y fragmentación en las poblaciones silvestres dentro y alrededor de las tierras de cosecha
- c) inclusión del monitoreo de semillas y frutos y las tasas de visita en los planes de manejo y recuperación de plantas
- d) inclusión de las necesidades de hábitat para los polinizadores críticamente importantes en las designaciones de hábitat crítico para plantas amenazadas
- e) identificación y protección de reservas florales cerca de sitios de percheo a lo largo de corredores de néctar de polinizadores migratorios amenazados
- f) inversión en la investigación y manejo de una diversidad de polinizadores y sus hábitats adyacentes a sitios de cosecha para poder estabilizar e improvisar la producción de cosecha.

Estas son sólo algunas de las consideraciones que se tomaron pensando en el uso y las características de *Agave cupreata* en la región y que creemos que serían de gran ayuda para el manejo del mismo.

Los resultados del presente trabajo refuerzan estas observaciones y nos permiten añadir que en la zona de estudio, esta planta se puede utilizar no sólo con fines directamente económicos, si no también de restauración de los suelos, que están muy erosionados. Al hacerlo así, se podría proteger a los recursos edáficos, favorecer a ciertos grupos de animales (polinizadores) y buscar mecanismos de sustentabilidad que ayuden a aliviar las graves condiciones de pobreza que caracterizan a sus pobladores.

VI. CONCLUSIONES

Biología reproductiva

- **Fenología floral.** La maduración sincrónica de las flores de una misma umbela de *Agave cupreata* evita la autofecundación. La maduración asincrónica a lo largo del escapo distribuye los recursos para la maduración de los frutos incrementando el periodo de floración de manera que aumenta la probabilidad de fecundación.
- **Polinización.** *Agave cupreata* es dependiente de los polinizadores y los nocturnos son los que juegan el papel más importante en el transporte de polen de un individuo a otro, así como en casi todas las especies de agaves estudiados.
- **Producción de flores.** La gran cantidad de flores formadas en el escapo de *A. cupreata* funcionan como atractor para los visitantes, entre los que se incluyen los polinizadores efectivos.
- **Proporción de frutos y semillas.** La forma de forrajeo de los polinizadores nocturnos aunado a las características de la fenología floral favorecen la producción de frutos y de semillas viables. Los polinizadores diurnos tienen un menor efecto en la polinización de *A. cupreata*, pero la inversión en néctar y polen producidos durante el día en las umbelas se ve compensado por la poca pero significativa polinización que realizan.
- **Determinación preliminar de los grupos polinizadores.** El visitante más frecuente de las inflorescencias es *Apis mellifera* aunque también es visitada por colibríes, murciélagos y esfingidos.

Germinación y depredación de semillas.

- **Depredación de semillas.** Los depredadores de semillas pequeños (himenópteros, coleópteros) predominan en la época de secas mientras que los grandes (roedores, aves y ortópteros) lo hacen en la de lluvias.
- **Capacidad de germinación.** Las lluvias son el factor que desencadena la germinación dado que las semillas responden inmediatamente a la humedad. La capacidad germinativa real de las semillas recién colectadas fue del 95% en los tratamientos con exclusión y del 90% en los tratamientos sin exclusión a los 145 días de sembradas en condiciones naturales con luz directa y con una pendiente de 15° al nivel del suelo.

Conservación y propuesta de manejo.

- **Manejo.** El manejo de *A. cupreata* debe de incluir la protección de los murciélagos en particular y de los polinizadores nocturnos en general así como la protección de las semillas para evitar que sean depredadas por insectos y mamíferos.

VII. LITERATURA CITADA

1. **Aguirre-Dugua X.** 2004. Genética de poblaciones de *Agave cupreata* y *Agave potatorum*: aportaciones para el manejo y la conservación de dos especies mezcaleras. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
2. **Aigner, P. A.** 2001. Optimality modeling and fitness trade-offs: when should plants become pollinator specialists?. *Oikos* 95 (1): 177-184.
3. **Alcorn, S. H., S. E. McGregor y G. Olin.** 1961. Pollination of saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats and honey-bees. *Science* 133: 1594-1595.
4. **Allen-Wardell, G., P. Bernhardt, R. Biter, A. Búrquez, S. Buchmann, J. Cane, P. Allen, V. Dalton, P. Feinsinger, M. Ingram, D. Inouye, E. Jones, K. Kennedy, P. Kevan, H. Koopowitz, R. Medellín, S. Medellín-Morales, P. Nabhan, B. Pavlik, V. Tepedino, P. Torchio y S. Walker.** 1998. The potencial consequences of pollinator declines on the conservation biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 12 (1): 8-17.
5. **Álvarez de Zayas, A.** 1987. Sistemática y filogénia de la familia Agavaceae Endlicher. Tesis doctoral. Universidad de la Habana, La Habana, Cuba. 210 pags.
6. **Álvarez, A.** 1989. Distribución geográfica y posible origen de las Agavaceae. *Revista del Jardín Botánico Nacional de la Habana, Cuba* 10 (1): 25-36.
7. **Arias A. A., M. T. Valverde y J. Reyes.** 2001. Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. UNAM INE-SEMARNAT. 72 pp.
8. **Arias, S., y L. U. Guzmán.** 1997. Flora del valle del Tehuacán-Cuicatán. Cactaceae. A. L. Juss. Fascículo 14. Instituto de biología - UNAM. México. 146 pags.
9. **Arita, H. T. y D. E. Wilson.** 1987. Long-nosed bats and agaves: The tequila conection. *Bat conservation* 5 (4): 3-5.
10. **Arizaga, S.** 1999. Biología reproductiva de *Agave macroacantha* ZUCC. En Tehuacan, Puebla. Tesis doctoral. Facultad de ciencias. UNAM. México. 48-86 pp.

11. **Arizaga, S. y E. Ezcurra.** 2002. Propagation mechanisms in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette. *American Journal of Botany* **89** (4): 632-641.
12. **Arizaga, S., E. Ezcurra, E. Peters, F. Ramírez de Arellano y E. Vega.** 2000a. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a mexican tropical desert. I. Floral biology and pollination mechanisms. *American Journal of Botany* **87**(7): 1004-1010
13. **Arizaga, S., E. Ezcurra, E. Peters, F. Ramírez de Arellano y E. Vega.** 2000.b Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany* **87**(7): 1011-1017
14. **Axelrod, R. y W. D. Hamilton.** 1981. The evolution of cooperation. *Science* **242**: 1385-1390.
15. **Baker, H. G.** 1961. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinators. *Q. Rev. Biol* **36**: 64-73.
16. **Baker, H. G.** 1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science* **139**: 877-883.
17. **Baker, H., W. Cruden y I. Baker.** 1971. Minor parasitism in pollination. *Bioscience* **21**: 1127-1129.
18. **Barret, S. C. y J. S. Shore.** 1987. Variation and evolution of breeding systems in *Turnera ulmifolia* L. complex (Turneraceae). *Evolution* **41**: 340-354.
19. **Baskin J. M. y C. C. Baskin.** 1971. The ecological life history of *Agave virginica* L. En Tennessee Cedar Glades. *The American Midland Naturalist* **86**: 449-462.
20. **Bawa, K. S. y C. J. Web.** 1984. Flower, fruit and seed abortion en tropical forest trees: implications for evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany* **71**: 736-751.
21. **Bazzaz, F. A.** 1996. Plants in changing environments. Cambridge University Press. Gran Bretaña.
22. **Beccera J. X. y D. G. Lloyd.** 1992. Competition dependent abscission of self-pollinated flowers of *Phormium tenax* (Agavaceae): a second action of self-incompatibility at the whole flower level? *Evolution* **46**: 458-469.
23. **Begon, M. J., J. L. Harper y C. R. Townsend.** 1995. Ecology individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publishers. Oxford.

24. **Bertin, R. I.** 1989. Plant animal interaction (ed. W. G. Abrahamson). McGraw-Hill, New York. pag 30.
25. **Bierzuchudek, P.** 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *American Journal of Botany* 71:736-751.
26. **Bogler, D. J.** 1995. Systematics of Dasyliroid: Taxonomy and molecular phylogeny. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 56: 69-79
27. **Bogler, D. J. y B. B. Simpson.** 1995. A chloroplast DNA study of the Agaveceae. *Systematic Botany* 20: 191-205.
28. **Bogler, D. J. y B. B. Simpson.** 1996. Phylogeny of Agavaceae based on ITS rDNA sequence variation. *American Journal of Botany* 83: 1225-1235.
29. **Bradford, K. J.** 1995. Water relation in seed germination. En Kigel and Galili G. Eds. Seed developmental and germination. M. Decker Inc., New York. 351-396.
30. **Bradshaw, A. D.** 1997. The importance of soil ecology in restoration science. Cambridge University Press. 33- 65 pp.
31. **Bull J. J. y W. R. Rice.** 1991. Distinguish mechanisms for the evolution of co-operation. *Journal of Theoretical Biology* 149: 63-74.
32. **Caswell, H.** 1989. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc. USA. 328 pp.
33. **Chambers J. C. y J. A. McMahon.** 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seed and their implications for natural and managed systems. *Annual Review Ecology and Sistematics* 25: 263-292.
34. **Cody, M. L.** 1974. Optimization in ecology. *Science* 183: 1156-1164.
35. **Colunga-GarcíaMarín, P. y Zizumbo-Villareal.** 2004. Domesticación y recursos fitogenéticos: El caso del tequila (*Agave tequilana* Weber) y otros mezcales del occidente de México. Simposio Internacional sobre Agaveceae y Nolinaceae. Los agaves de importancia económica en México. Mérida, Yucatán. pp 16.
36. **Cook, R. E.** 1983. Clonal plant population. *American Science* 71: 244-253

37. **Cornelissen, C. H., J. P. Castro-Diez y R. Hunt.** 1996. Seedling growth. Allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology* **84**: 755-765
38. **Coronado, P. y A. Delgado.** 1982. Introducción a la entomología, morfología y taxonomía de los insectos. Limusa. México. 117-222 pp.
39. **Crawley, M. J.** 1987. Benevolent herbivores?. *Trends in ecology and evolution* **2**: 167
40. **Crawley, M. J.** 1996. Methods in ecology. GLIM for ecologists. Black Well Science. 379 pp.
41. **Cruden R. W., S. M. Hermann y S. Peterson.** 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. En: Bentley B. y T. Elias. Eds. The biology of nectaries. Columbia University Press, New York, 80-125.
42. **Cueva del Castillo, R., J. Nuñez-Farfán y Cano-Santana.** 1999. The role of the size in mating success of *Sphenarium purpurascens* in central Mexico. *Ecological Entomology* **24**: 146-155
43. **Dafni, A.** 1992. Pollination Ecology. The practical Approach Series. EUA. IRL Press. 26-58 pp.
44. **Dahlgren R. M., H. T. Clifford y P. F. Yeo.** 1985. The families of monocotyledons. Springer-Verlag, Berlín.
45. **Darwin, C.** 1876. Cross and self fertilization in the vegetable kingdom. Appleton, Nueva York.
46. **Dobat, K.** 1985. Blüten und Fledermäuse (Chiropterophilie). Kramer Verlag. Frankfurt.
47. **Domínguez, C. A.** 1990. Consecuencias ecológicas y evolutivas del patrón de floración sincrónico y masiva de *Erythroxylum havanense* Jacq. (Erythroxylaceae). Tesis doctoral. Centro de ecología/UACP y CCH, UNAM. México.
48. **Dumas, C., A. E. Clarke y R. B. Knox.** 1986. La fecundación de las flores. *Mundo científico* **44** (5): 188-197.
49. **Duvall M. R., M. T. Clegg, M. W. Chase, W. D. Clark, W. J. Kress, H. G. Hillis, L. E. Eguiarte, J. F. Smith, B. S. Gaut, E. A. Zimmer y Jr. G. H. Learn.** 1993. Phylogenetic hypothesis for monocotyledons constructed from *rbcL* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **80**: 607-619.

50. **Eguiarte L. E.** 1995. Hutchinson (Agavales) vs. Huber y Dahlgren: análisis moleculares sobre la filogenia y evolución de la familia Agavaceae sensu Hutchinson dentro de las monocotiledoneas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **56**: 45-56.
51. **Eguiarte L. E., C. Martínez del Río y H. Arita.** 1987. El nectár y el polen como recursos; el papel ecológico de los visitantes a las flores de *Pseudobombax ellipticum* (H.B.K.) Dugand. *Biotropica* **19** (1): 74-82.
52. **Eguiarte, L. E., M. R. Duval, Jr .G. H. Learn y M. T. Clegg.** 1994. The systematic status of the Agaveceae and Nolinaceae and relates Asparagales in the Monocotiledons. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **54**: 35-36.
53. **Eguiarte, L. E., V. Souza y A. Silva-Montellano.** 2000. Evolución de la familia Agaveceae: filogenia, biología reproductiva y genética de poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **66**: 131-150
54. **Eguiarte, L. E. y A. Búrquez.** 1987. Reproductive ecology of *Manfreda brachystachya* (Cav). Rose, una agavecea polinizada por murciélagos: los riesgos de la especialización en la polinización. *Boletín de la sociedad botánica de México* **48**:147-149.
55. **Eltheringer, J. R.** 1985. Annuals and perennials of warm deserts. En: B. F. Chabot y D. A. Mooney (eds.). *Physiological Ecology of North Plant Communities*. Chapman & Hall. Pags. 162-180.
56. **Ellstrand, N. C. y M. L. Roose.** 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plants. *American Journal of Botany* **74**: 123-131.
57. **Ennos, R. A.** 1981. Quantitative studies of mating system un two sympatric species of *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Genetica* **57**: 98-98.
58. **Faegri, K. y L. Van der Pijl.** 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press. Oxford. 281 pp.
59. **Fenner, M.** 1985. *Seed ecology*. Chapman and Hall. Londres. 151 pp.

60. **Figueroa-Castro, D. M.** 1997. Análisis comparativo de la biología floral de cinco especies de compuestas del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM., México.
61. **Fonseca, R. M. y F. Lorea.** 1980. Recursos bióticos de la Cuenca del Río Zopilote; Área Filo de Caballos. Informe mimeógrafo. Archivo de la Comisión de biología de campo. Facultad de Ciencias. UNAM. México D. F.
62. **Freeman, C. E.** 1973. Some germination responses of lechuguilla (*Agave lechuguilla* Torr.) *The Southwestern Naturalist* 18: 125-134.
63. **Freeman, C. E.** 1975. Germination responses of New Mexico population of parry agave (*Agave parryi* Engelm. var. *parryi*) to constant temperature, water stress, and pH. *The Southwestern Naturalist* 20: 69-74.
64. **García, E. M. y L. Varela.** 1987. Modificaciones al sistema de clasificaciones de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la república mexicana). Latios. México. 71 pp.
65. **García-Mendoza, A y R. Galván.** 1995. Riqueza de las familias Agavaceae y Nolinaceae en México. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 56: 7-24.
66. **García-Mendoza, A.** 1995. Riqueza y endemismos de la familia Agavaceae en México. En Linares, E., P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T. Elias (eds.). Conservación de plantas en peligro de extinción. Diferentes enfoques. UNAM. pp 51-75.
67. **Gentry, H. S.** 1972. The agave family in Sonora. U.S. Dep. Agric., Handbook No. 399, Washington DC, USA, 195 pags.
68. **Gentry, H. S.** 1974. Flowering phenology and diversity in tropical *Bignoniaceae*. *Biotropica* 6: 64-68.
69. **Gentry, H. S.** 1982. Agaves of continental North America. University of Arizona. Tucson. 670 pp.
70. **Gómez-Pompa, A.** 1963. El género *Agave*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 8: 3-25.
71. **Goncalves y O. Lima.** 1956. El maguey el pulque en los códices mexicanos. Fondo de Cultura Económica, México, 275 pp.

72. **Gonzalez-Zertuche, L., A. Orozco-Segovia y C. Yañez.** 2000. El ambiente de la semilla en el suelo: su efecto en la germinación y en la sobrevivencia de la plántula. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65: 73-81.
73. **Granados, D.** 1993. Los agaves de México. Universidad Autónoma de Chapingo. Texcoco. México.
74. **Harper, J. L.** 1977. Population Biology of Plants. Avademic Press. London.
75. **Heinrich.** 1993. The hot-blooded insects: Strategies and mecanismos of termoregulation. Harvard Univ. press, Cambridge. 601 pp.
76. **Hernández, S. L.** 1995. Análisis cladístico de la familia Agavaceae: *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 56: 57-68.
77. **Howe H. F. y L. C. Westley.** 1987. Ecological Relationships of Plants and Animals. Oxford University Press.
78. **Howell, D. J. y B. S. Roth.** 1981. Sexual reproduction in Agave: the benefits of bats; the cost of semelparous advertising. *Ecology* 62:1-7.
79. **Illsley, C., J. Aguilar, T. Gómez y A. Tlacotempa.** 2003. Manejo campesino de recursos naturales en la región centro-montaña de Guerrero. *Biodiversitas* 7(46): 2-6.
80. **INEGI.** 1987. Carta de uso de suelo y vegetación E 14-8. Chilpancingo. Editor. García-Bazan, J.
81. **INEGI.** 1998. Carta topográfica E 14-8. Chilpancingo. Editor. García-Bazan, J.
82. **INEGI.** 1999. Carta geológica E 14-8. Chilpancingo. Editor. García-Bazan, J.
83. **Janzen D. H.** 1971. Seed predation by animals. *Annual Review Ecology and Sistematics* 2: 465-492
84. **Janzen D. H.** 1974. Tropical blackwater rivers, animals; and mast fruiting *Dipterocarpaceae*. *Biotropica* 6: 64-68.
85. **Janzen D. H.** 1976. Why bambos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Sistematics* 7: 347-391
86. **Jordan, P. W. y P. S. Nobel.** 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the Northwestern Sonora Desert. *American Journal of Botany* 66: 1079-1084.

87. **Jordan, P. W. y P. S. Nobel.** 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthoides* in relation to grought. *Ecology* 62(4): 901-906.
88. **Kevan, P. G. y H. G. Baker.** 1983. Insects enmtology as flower visitors and pollinators. *Annual Review* 28: 407-453.
89. **Lemke, T.** 1985. Pollen carrying by the Nectar feedeng Bat *Glossophaga soricina* in a Suburban Environment. *Biotropica* 17(2): 107-111.
90. **Lezama, M. M.** 1975. El maguey. En: El campo. Revista mensual agrícola y ganadera. México. D.F., México. 16 pags.
91. **Luna-Zamora, R.** 1991. La historia del tequila sus regiones y sus hombres. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. México. 302 pp.
92. **McGregor, S. E., S. M. Alcorn, E. B. Curtz y G. D. Butler.** 1959. Bee visitors to saguaro flowers. *Journal of Economic Entomology* 52: 1002-1004.
93. **Medellín, R. A., H. T. Arita y O. Sánchez.** 1997. Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo. Agrupación Sierra Madre. 83 pp.
94. **Meza, L. y J. López.** 1997. Vegetación y mesoclima de Guerrero. Estudios florísticos en Guerrero. Número especial 1. Las prensas de ciencias. UNAM. México. 53 pp.
95. **Niering, W. A., R. H. Whittaker y C. H. Lowe.** 1963. The saguaro: a population in relation to enviroment. *Science* 142: 15-23.
96. **Nobel, P. S.** 1977. Water relations of flowering of *Agave deserti*. *Botanical Gazette* 138: 1-6.
97. **Nobel, P. S.** 1984. Extreme temperatures and thermal tolerances for seedlings of desert succulents. *Oecologia* 62: 310-317.
98. **Nobel, P. S.** 1985. Water ralations and CO₂ uptake of *Agave deserti* - special adaptations to desert climates. *Desert Biology* 7: 51-56.
99. **Nobel, P. S.** 1988. Enviroment biology of agaves and cacti. Cambridge University Press, New York, 270 pags.

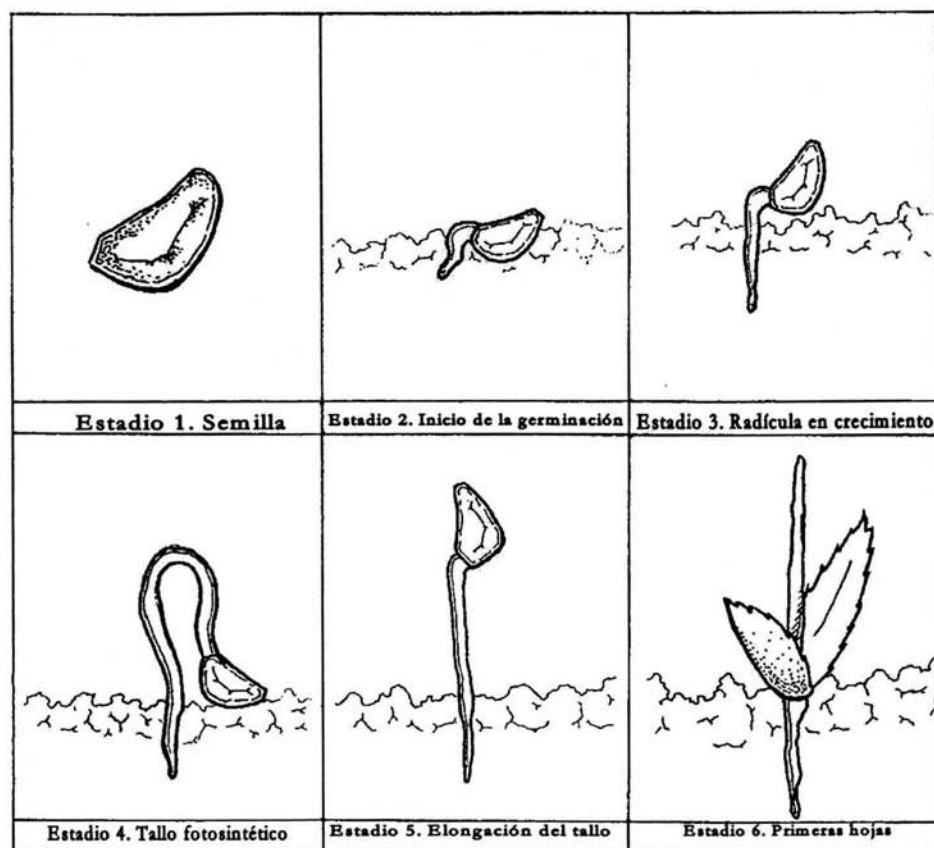
100. **Nobel, P. S.** 1992. Annual variations in flowering percentage, seedling establishment and ramet production for a desert perennial. *International Journal of Plant Sciences*. **153(1)**: 102-107
101. **Nobel, P. S.** 1994. Remarkable Agaves and Cacti. Oxford University Press, USA, 166 pags.
102. **Noble, P. S.** 1996. Shading, osmoticum and hormone effects on organ development for detached cladodes of *Opuntia ficus indica*. *International Journal of Plant Science* **157(6)**: 722-728.
103. **Ohara, M. y S. Higashi.** 1994. Efectos del tamaño de las inflorescencias sobre la visita de los polinizadores y la producción de semilla de *Coryallis ambigua* (Papaveraceae).
104. **Ornoz, M. R., D. N. Roaro y I. L. Rodríguez.** 1983. Tratado elemental de botánica. Ed. Científica Latino Americana Laros. México.
105. **Parra-Tabla, V., C. F. Vargas y L. E. Eguiarte.** 1993. Reproductive biology, pollen and seed dispersal and neighborhood size in the hummingbird-pollinates *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae). *American Journal of Botany* **80**: 153-159.
106. **Parra-Tabla, V., C. F. Vargas y L. E. Eguiarte.** 1998. Is *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae) fecundity limited by pollen availability? An experimental study. *Functional Ecology* **12**: 591-595
107. **Pellmyr, O.** 1997. Stability of plant- animal mutualisms: keeping the benefactors at bay. *Trends in Plant Science* **2**: 408-409.
108. **Pellmyr, O. y C. J. Huth.** 1994. Evolutionary stability of mutualism between yuccas and yucca moths. *Nature* **372**: 257-260.
109. **Porsch, O.** 1931. Das problem fledermausblume. *Anz Akad Wiss Wien, Math-Naturwiss KL* **69**: 27-28.
110. **Prevre, J.** 1998. Interrelationship between Insects and plants. CRC Press. EUA. 252 pp.
111. **Proctor. M. y P. Yeo.** 1973. The pollination of flowers. Collins. Londres. 48 pp.
112. **Ramirez, N y P. E. Berry.** 1995. Producción y costo de frutos y semillas relacionados a las características de las inflorescencias. *Biotropica* **27(2)**: 190-205.
113. **Raphael, D. O. y P. S. Nobel.** 1986. Growth and survivorship of ramets and seedling of *Agave deserti*: influences of parent-ramet connections. *Botanical Gazette* **147**: 78-83.

114. **Real, L. A. y B. J. Rathcke.** 1991. Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology* **72**: 49-155.
115. **Richards, A. J.** 1986. *Breeding Systems*, Allen & Unwin Winchester, MA.
116. **Rivera, C.** 1983. Estudio citogenético y fitogeográfico de *Agave aff. tequilana* y *A. karwinski* Zucc. en los valles centrales de México. Tesis de Licenciatura. ENEP-Iztacala. UNAM. México.
117. **Ruvalcaba, M. J.** 1977. El maguey (*Agave salmiana*) en Epazoyucan, Hgo., un ensayo. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, México. 140 pags.
118. **Rzedowski, J.** 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México.
119. *Sanzekean tinemi*. pagina web
120. **Schaffer, W. M. y M. V. Schaffer.** 1977. The reproductive biology of agaveceae: I. Pollen and nectar production un four Arizona agaves. *Southwestern naturalist* **22**: 157-168
121. **Schemske, D.** 1980. Evolution of floral display en *Brassavola nodosa*. *Evolution* **34**: 490-493.
122. **Serra-Puche, M. del C., J. C. Lazcano-Arce y P. A. Romero.** 2004. Etnoarqueología del mezcal. Simposio Internacional sobre Agaveceae y Nolinaceae. Los agaves de importancia económica en México. Mérida, Yucatán. pp 14.
123. **Silander, J. A.** 1985. Microevolution in clonal plants. En Jackson, J., Boss, L. y R. E. Cook (eds). *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press. New Haven. 107-152 pp.
124. **Silva, A. M., A. Cadaval y L. Eguiarte.** 1988. Ecología evolutiva de *Agave lechugilla* Torr. en un gradiente latitudinal. Resúmenes del II Simposio Internacional sobre Agaváceas. VII Congreso Latinoamericano de Botánica, México, D.F. del 18 al 24 de octubre.
125. **Silvertown, J. W. y J. Lovett.** 1993. *Introduccion to plant population biology*. Blackwell Scientific Publications. Londres. 210 pp.
126. **Soberón, J.** 1999. Yo te rasco la espalda y tú me rascas a mí México.
127. **Sokal, R. R. y J. F. Rohlf.** 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman and Company. New York. 342- 349 pp.

128. **Stearns, C. S.** 1993. The evolution of life histories. Oxford University Press. Oxford. 249 pp.
129. **Steenbergh, W. F., y C. H. Lowe.** 1969. Critical factors during the first years of saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* **50**: 825-834.
130. **Stephenson, A. G.** 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa*. *Ecology* **61**: 57-64.
131. **Stephenson, A. G.** 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12**: 253-279.
132. **Sutherland, S.** 1987. Why hermaphroditic plants produce many flowers than fruits: experimental test with *Agave mckelveyana*. *Evolution* **41**: 750-759.
133. **Toledo, M. V.** 1974. Observations on the relationship between hummingbirds and *Erythrina* species. *Lloydia* **37** (3): 482-487.
134. **Trame, A. M., A. J. Coddington y K. N. Paige.** 1995. Field and genetic studies testing optimal outcrossing in *Agave schottii* a long-lived clonal plant. *Oecologia* **104**: 93-100.
135. **Trivers R. L.** 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* **46**: 35-57.
136. **Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin y J. Booth.** 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* **127**: 95-102.
137. **Valencia, S.** 1989. Contribución al conocimiento del género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Guerrero, México. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D. F.
138. **Valenzuela, A. G.** 1997. El agave tequilero: su cultivo e industria. 2ª ed. Monsanto Press. St. Louis.
139. **Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra.** 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* **79**: 961-970.
140. **Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco.** 1996. Ecological relationship between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal Tropical Ecology* **12**: 103-119.
141. **van der Pijl, L.** 1936. Fledermause und blumen. *Flora* **131**: 1-40

142. **Vázquez, A.** 1977. Estudio citogenético y de variación en una población de *Agave atrovirens* KARW. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
143. **Veenendaal, M. E., D. M. Swaine, K. V. Agyeman, D. Blay, K. I. Abebrese y E. C. Mullins.** 1995. Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. *Journal of Ecology* **83**: 83-90.
144. **Vleeshouwers, M. L., J. H. Bouwmeester y M. C. Karssen.** 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology* **83**: 1031-1037
145. **Vogel, S.** 1958. Fledermausblumen in Sudamerica. *Oster Botany* **104**: 491-530
146. **Wiens, D.** 1984. Ovule survivorship, brood size, life history and reproductive succes in plants. *Oecologia* **64**: 47:53.
147. **Willson, M. y D. Schemske.** 1980. Pollinator limitation, fruit and floral display un paw paw. *Bull. Torrey Botanical Club* **107**: 401-408.
148. **Winter, Y. y O. Von Helvensen.** 2001. Bats as pollinators: foraging energetics and floral adaptations. En: Chittka, L. y J.D. Thompson (eds.) *Cognitive ecology of polination. Animal behavior and floral evolution.* Cambridge University Press. 344 pags.
149. **Wyatt, R.** 1982. Inflorescence architecture: How flower number arrangement, and phenology affect pollination and fruit set. *American Journal of Botany* **69**: 585-594
150. **Zar, J. H.** 1984. *Bioestatistical analysis.* 2ª ed. New Jersey. Prentice Hall. 718 pp.

VIII. APÉNDICE

Figura 8.1. Germinación de las semillas de *A. cupreata*. EPÍGEA

Dibujo: Germán Bonilla

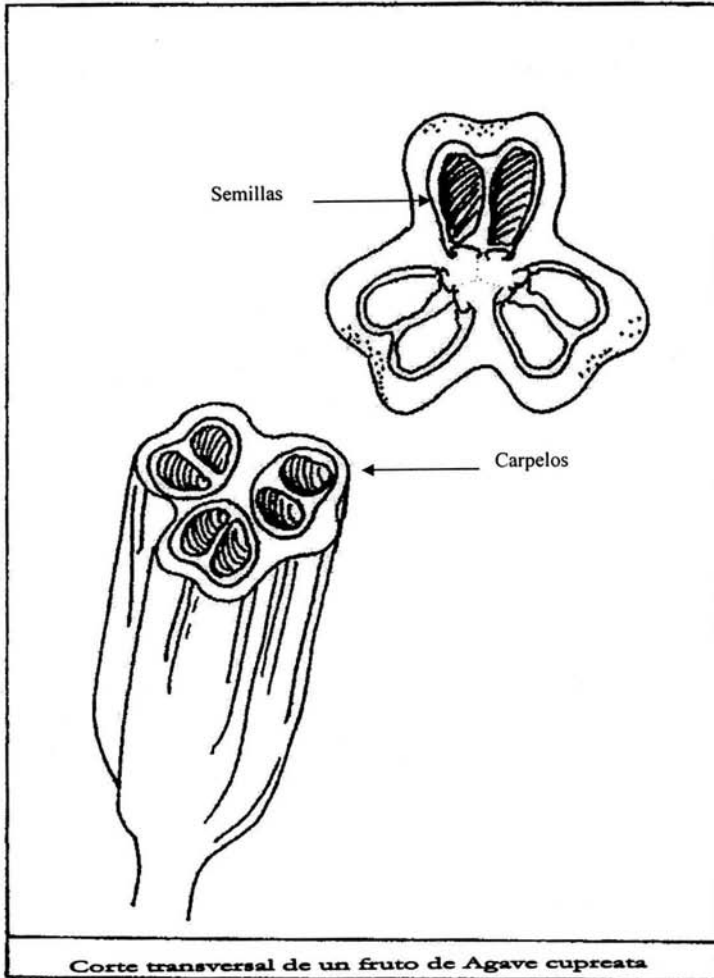
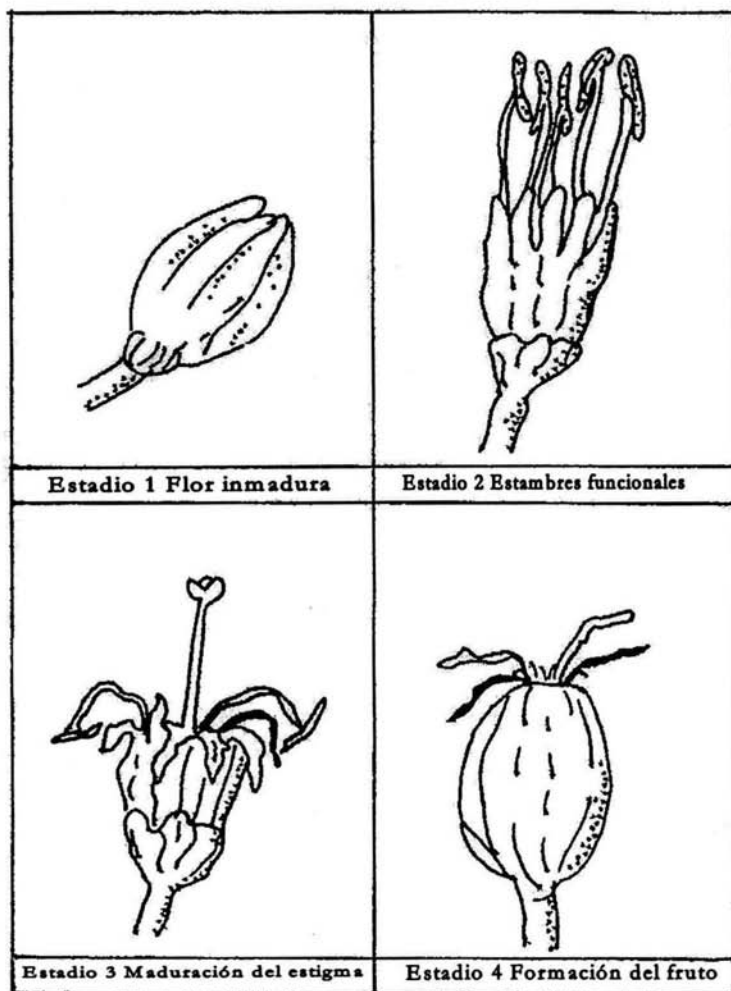


Figura 8.2. Frutos tricarpelares, secos, dehiscentes longitudinalmente, polispermos.

Dibujo: Paola García

Figura 8.3. Estadios fenológicos de *AGAVE CUPREATA*

Dibujo: Paola García