



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**BIOLOGIA DE LA POLINIZACION DE AGAVE SALMIANA
OTTO & SALM - DICK EN EL VALLE DE
TEHUACAN-CUICATLAN, MEXICO**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :
JUAN PEDRO ESTRELLA RUIZ



**FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM**

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO VALIENTE-BANUET

2005

m. 340672





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



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: Juan Pedro Estrella Ruiz

FECHA: 07-feb-2005

FIRMA: Juan Pedro Estrella Ruiz

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: Biología de la Polinización de *Agave salmiana* Otto & Salm-Dick en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México

realizado por Estrella Ruiz Juan Pedro

con número de cuenta 9429576-4 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Alfonso Valiente Banuet

Alfonso Valiente Banuet

Propietario Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga

María del Coro Arizmendi

Propietario Dr. Alejandro Casas Fernández

[Firma]

Suplente Dra. Sonia Vázquez Santana

[Firma]

Suplente Biol. Luis Antonio Sánchez González Luis Antonio Sánchez G.

Consejo Departamental de Biología

FACULTAD DE CIENCIAS

[Firma]

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



A mis padres: sólo a ustedes pertenece el mérito de esta tesis

A Violeta, por existir y permitirme ser a tu lado
(...andantes de la mano, de la mano andantes...)

A mis hermanos (Alejandra, Pablo y Patricia),
por compartir genes, tiempo y espacio.

AGRADECIMIENTOS

Es tanto lo que debo agradecer y tan poco espacio (en fin, seré breve):

A mi director de tesis, el Dr. Alfonso Valiente Banuet por todo el apoyo (económico, pero sobretodo académico) que me brinda y por la voluntad de compartir su conocimiento.

A mis sinodales (Alejandro Casas, Coro Arizmendi, Luis Sánchez y Sonia Vázquez), por su paciencia y comentarios, que enriquecieron este trabajo.

Esta tesis no habría sido posible sin la ayuda en el campo de Arnoldo Flores Torres, quien soportó calor, desveladas, cansancio y hambre sin protestar ni una sola vez.

A la comunidad de San Juan Raya (Puebla), por su deseo de conocer para cuidar su entorno; su consentimiento y apoyo para realizar estudios en sus tierras son muy valiosos, son un gran ejemplo a seguir.

A José Castillo, quien también me ayudó en el campo y a Leticia Ríos Casanova, quien identificó los insectos capturados.

A mis revisores "extraoficiales" (Rafael Romero, Rosaura Mayén y Violeta Romero), quienes me orientaron muchas veces.

Al H.H.H.D.T. (Adrián, Alberto, Ana, Axayacatl, Carmen, Dalia, Daniel, Emmanuel, Horacio, Magali, Manuel, Miguel), por esperar con ansias cada una de mis cartas. Miguel moreno me ayudó a interpretar resultados estadísticos.

A la U.C. (Citlali, Cuauhtémoc, Javier, Juan, Marco, Noe, Sergio, Rafael), por aquellas brigadas musicales y por compartir reclusiones, sueños y esperanzas. Juan Carlos: sin tu ayuda no habría pasado ese extra.

A los compas del laboratorio de Ecología de Comunidades (Adolfo, Amelia, Arnoldo, Aslam, Damián, Daniel, Javier, Jacinto, Juan, Leticia, Lugui, Miguel, Mirna, Mónica, Moya, Nadia, Rocío, Tamara), por hacer más amenas las estancias en el campo y la investigación.

A mis familias (la natural y la adoptiva, pero en especial a Tania), por aceptarme aun conociéndome.

Al C.G.H. (1999-2000), por haber sido un ejército de soñadores y por no arrodillarse cuando se necesitó estar de pie.

A todos aquellos que luchan día a día porque este mundo ya no esté tan patas arriba.

Nosotros nacimos de la noche. En ella vivimos. Moriremos en ella.

Pero la luz será mañana para los más, para todos aquellos que hoy
lloran la noche. para quienes se niega el día, para quienes es regalo
la muerte, para quienes está prohibida la vida.

Para todos la luz.

Para todos todo.

Para nosotros el dolor y la angustia, para nosotros la alegre rebeldía,
para nosotros el futuro negado, para nosotros la dignidad insurrecta.

Para nosotros nada.

Ejército Zapatista de Liberación Nacional.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN	2
OBJETIVOS.....	6
General	6
Particulares.....	6
MÉTODOS.....	7
Sitio de estudio	7
Especie estudiada	8
Trabajo de campo	9
Biología floral	9
Abundancia de flores (densidad) e intensidad floral.....	9
Fenología.....	10
Sistema reproductivo.....	10
Visitantes florales.....	11
Análisis estadístico	12
RESULTADOS.....	13
Biología floral	13
Abundancia de flores (densidad) e intensidad floral.....	14
Fenología.....	14
Sistema reproductivo.....	16
Visitantes florales.....	19
Conducta de forrajeo	20
Abundancia relativa y efectividad de los polinizadores.....	22
DISCUSIÓN.....	23
CONCLUSIONES	27
LITERATURA CONSULTADA.....	28

RESUMEN

Un gran número de especies del género *Agave* presentan características florales asociadas a la quiropterofilia. Algunos autores han propuesto al Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Puebla y Oaxaca) como un centro de especialización en el sistema de polinización quiropterófilo de cactus columnares y agaves paniculados, debido a la presencia permanente del murciélago nectarívoro *Leptonycteris curasoae* en la zona. En este trabajo se evaluó el sistema de polinización de *Agave salmiana*, partiendo de la hipótesis de que presentaría un sistema especialista quiropterófilo. Se realizaron diversos tratamientos de polinización para determinar la eficiencia de los polinizadores y el sistema de cruzamiento de la planta. También se analizó la biología floral. Los resultados muestran la existencia de autocompatibilidad y, contrario a lo esperado, un sistema de polinización generalista, en el que tanto visitantes diurnos (aves) como nocturnos (murciélagos) son eficientes en la polinización, y en el que los insectos sólo son robadores de néctar. Este sistema generalista podría verse favorecido por la producción de néctar, misma que ocurre durante la noche y el día, al igual que la receptividad estigmática. Se discute el papel de la competencia por polinización como la causa de los resultados encontrados.

INTRODUCCIÓN

Las plantas del género *Agave* comprenden alrededor de 148 especies, distribuidas desde el suroeste de los Estados Unidos hasta América Central y las islas del Caribe. Se caracterizan por ser plantas arrosetadas que muestran diferentes grados de succulencia y fibrosidad, además de la presencia de una espina terminal y márgenes armados o inermes en las hojas (Gentry, 1982). México es considerado el centro de diversificación y endemismo del género, con 116 especies reportadas, de las cuales aproximadamente 90 especies son endémicas. Su distribución incluye las principales zonas áridas y semiáridas, así como diferentes zonas montañosas, siendo la altiplanicie mexicana la que concentra la mayor diversidad de especies (Gómez-Pompa, 1963; Gentry, 1982; Valiente-Banuet *et al.*, 1996b y Rojas-Martínez *et al.*, 1999). Las zonas de mayor endemismo se concentran en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en porciones de la Sierra Madre Occidental y Sierra Madre Oriental, la altiplanicie mexicana, en la región de los Cabos en Baja California Sur, en el centro del estado de Jalisco y las montañas de Oaxaca y Chiapas (Gómez-Pompa, 1963 y Gentry, 1982). La mayoría de las especies son semélparas (se reproducen sólo una vez en su vida) y protándricas (el estigma madura después de la liberación del polen) (Gentry, 1982). En el género se distinguen dos tipos de inflorescencias, los cuales son usados por los taxónomos para definir dos subgéneros: el tipo de inflorescencia espigada define al subgénero *Littaea* y el tipo paniculado al subgénero *Agave* (Gentry, 1982).

Muchos agaves paniculados exhiben características florales asociadas a la quiropterofilia, tales como inflorescencias candelabroformes y flores estructuradas para contener grandes cantidades de néctar producidas en la noche con olor similar a fruta fermentada (Howell y Roth, 1981; Gentry, 1982; Sutherland, 1987; Slauson, 2000 y Ornelas *et al.*, 2002). De hecho, los caracteres morfológicos, bioquímicos y fenológicos de los agaves paniculados los hacen

altamente dependientes de los murciélagos para la polinización (Howell, 1974 y 1979; Schaffer y Schaffer, 1977; Howell y Roth, 1981; Freeman y Reid, 1985; Arita y Wilson, 1987; Fleming *et al.*, 1993 y Arizaga *et al.*, 2000a,b). Sin embargo, las especies quiropterófilas de agaves que se distribuyen en los límites norte y sur del rango de distribución de los murciélagos nectarívoros, son polinizadas exitosamente también por otros grupos de animales, como aves y abejas (Gentry, 1982; Slauson, 2000 y Nassar *et al.*, 2003). El patrón generalista en el sistema de polinización de los agaves de los límites septentrionales de su distribución ha sido explicado por la presencia poco predecible de los murciélagos. Kuban *et al.* (1983) y Eguiarte *et al.* (2000) sostienen que el síndrome quiropterofílico evolucionó a partir de uno entomofílico; estos últimos autores afirman que ciertas características florales (como la producción de néctar y polen y la receptividad estigmática) de varias especies de *Agave* de Estados Unidos y del norte de México sugieren que en la actualidad dichas características están evolucionando, de manera secundaria, para ser polinizadas por insectos (abejas principalmente). Esto se ha explicado debido a que son localidades que presentan bajos números o ausencia de murciélagos nectarívoros.

En Norteamérica existen tres especies de murciélagos considerados como polinizadores eficientes (*Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana*), los cuales presentan una distribución geográfica similar a la de los cactus columnares y a la de un gran número de especies de agaves (Valiente-Banuet *et al.*, 1996a y Arita y Santos-del-Prado, 1999). En estudios realizados con isótopos estables de carbono en los tejidos corporales de *Leptonycteris*, se determinó que estos murciélagos dependen hasta en un 98% de las familias Agavaceae y Cactaceae, al consumir principalmente néctar de las flores de estas familias (Fleming, 1991; Fleming *et al.*, 1993 y Nassar *et al.*, 2003). En la región central de México, *L. curasoae* es una especie residente que realiza movimientos altitudinales entre los matorrales xerófilos y las selvas bajas caducifolias para obtener su alimento a lo largo del año (Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán habitan 9 especies de agaves (Dávila *et al.*, 1993 y Rojas y Salinas, 2002) que podrían depender de los murciélagos para su polinización (Arizaga *et al.*, 2000b). Diferentes estudios sobre la polinización de plantas que cohabitan con los agaves, como las cactáceas columnares, indican que son polinizadas exclusivamente por murciélagos, presentando un sistema especializado de polinización quiropterófila (Valiente-Banuet *et al.*, 1996a,b, 1997a,b y Valiente-Banuet, 2002).

De manera similar a lo reportado para las cactáceas columnares de la tribu Pachycereeae, podría existir un patrón geográfico de especialización vs. generalización en los sistemas de polinización de las plantas del género *Agave*. Este patrón consiste en que las plantas son generalistas en sus requerimientos de polinizadores tanto en los límites norte como sur de la distribución del murciélago nectarívoro *Leptonycteris curasoae*, mientras que hacia los trópicos su polinización es quiropterófila especializada (Nassar *et al.*, 1997; Slauson, 2000; Valiente-Banuet, 2002 y Molina-Freaner *et al.*, 2004). Posiblemente este patrón se deba a que en los trópicos este murciélago tiene asegurados recursos alimenticios, con la existencia de al menos 34 especies de plantas quiropterófilas (Rojas-Martínez *et al.*, 1999 y Ornelas *et al.*, 2002). Siendo residentes del Valle de Tehuacán-Cuicatlán murciélagos del género *Leptonycteris*, y al existir una estrecha dependencia de estos murciélagos con respecto a las flores de cactus y agaves, existe una mayor probabilidad de que los sistemas de polinización sean especialistas en esta parte de México. Diversos estudios han señalado que la especialización hacia ciertos gremios de polinizadores se ha desarrollado donde existe una baja variación espacial y temporal en las poblaciones de estos polinizadores y en la efectividad de éstos, particularmente en especies con pocos episodios reproductivos (Waser *et al.*, 1996). El mismo patrón se observa en los cactus columnares de Norteamérica, los cuales son polinizados por un amplio espectro de gremios animales al norte de su distribución, sobresaliendo los de hábitos diurnos; mientras que las

cactáceas del centro del país son polinizadas por murciélagos nectarívoros específicamente (Valiente-Banuet, 2002).

Agave salmiana es una especie de amplia distribución en México, que alcanza altas densidades en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Valiente-Banuet *et al.*, 2000). Observaciones preliminares indican que las flores de esta especie son visitadas por aves, murciélagos e insectos, y producen néctar abundante de día y de noche. En el Valle de México, esta misma especie es visitada por una gran cantidad de aves durante el día, observándose que sus flores producen un volumen de 101.6 μ l de néctar cada 2 horas (h), producción que se mantiene constante durante las 24 horas del día (Martínez del Río y Eguiarte, 1987), con una concentración de azúcares de 15.08° Brix (± 1.83 $n= 15$) (Santos, 2002). La constante producción de néctar durante todo el día, atrae a una gran cantidad de visitantes diurnos (aves e insectos) y nocturnos (murciélagos) (Martínez del Río y Eguiarte, 1987). En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, la floración ocurre de finales de abril a mediados de mayo, periodo durante el cual, en la misma zona, hay un total de 16 especies floreciendo y 14 fructificando, todas identificadas como quiropterófilas (Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

Se espera que en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán *Agave salmiana* dependa de los murciélagos nectarívoros para su polinización con un sistema especialista, debido a la residencia de estos animales en la zona. Este estudio fue diseñado para poner a prueba tal hipótesis, analizando la biología de la polinización de *A. salmiana* en la región. La hipótesis se basa en el patrón geográfico descrito anteriormente; sin embargo, debido a que florece sincrónicamente con otras especies quiropterófilas, podría ocurrir que la especie sea polinizada por un amplio espectro de polinizadores.

OBJETIVOS

General

Caracterizar la biología de la polinización de *Agave salmiana* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, para probar la hipótesis planteada.

Particulares

Describir la biología floral de *A. salmiana* y evaluar su sistema de cruzamiento.

Determinar el papel en la polinización de los visitantes florales de *A. salmiana*.

MÉTODOS

Sitio de estudio

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán está situado en la porción centro-sur de México, en los estados de Puebla y Oaxaca. Esta es el área semidesértica más meridional de México, pues se encuentra situada al sur de los 20° de latitud Norte (18°20' N, 97°28' W) (Rzedowski, 1978). Las condiciones áridas de la región se deben principalmente al efecto de sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental. El clima es cálido y semiárido, presentándose la máxima precipitación en junio y septiembre (precipitación anual de 400 mm y temperatura media anual de 21° C). Se reconocen cerca de 30 tipos de asociaciones vegetales, siendo el matorral xerófilo el tipo de vegetación dominante (Rzedowski, 1978) (Figura 1).

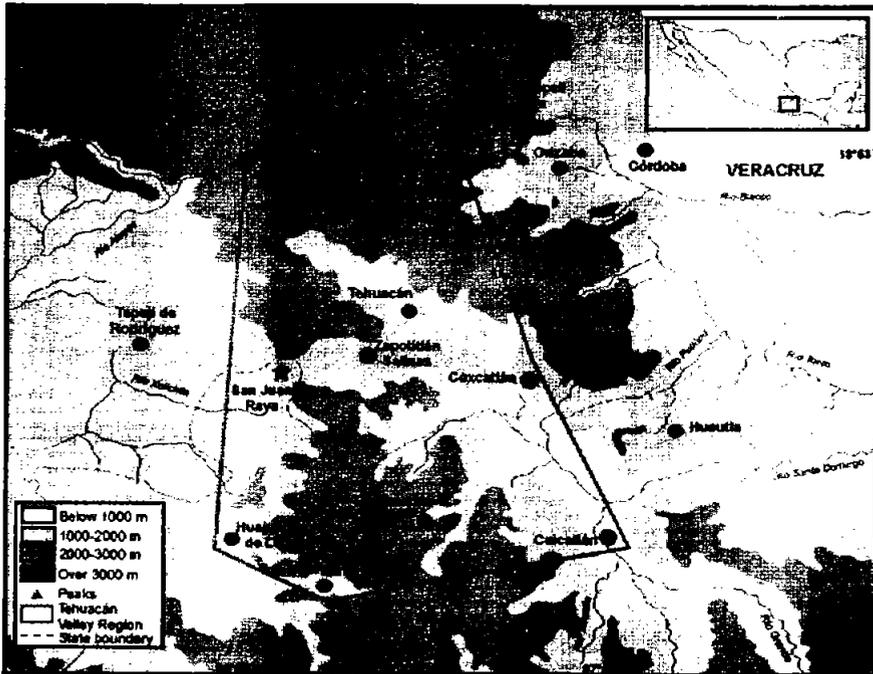


Figura 1. El polígono delimita el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, el estudio se realizó en San Juan Raya (tomado de Dávila *et al.*, 2002).

Especie estudiada

Agave salmiana Otto & Salm-Dick (subgénero *Agave*) es una de las plantas más ampliamente cultivadas en México para la extracción de pulque (Gentry, 1982 y Arita y Wilson, 1987). Existen poblaciones cultivadas desde el norte del país (Nuevo León y Coahuila) hasta Guatemala. Comúnmente se encuentra de manera silvestre en la zona centro de México; en los estados de Puebla, Oaxaca, Michoacán, Hidalgo, Tlaxcala, Morelos, Querétaro y Guanajuato (Gentry, 1982). Presenta rosetas de tamaño mediano a grande (1.5-2 m de alto y 3-4 m de diámetro). Sus características distintivas son: hojas de color verde glauco a gris (100-200 cm x 20-35 cm), carnosas con margen repandeado que termina en una espina de 5 a 10 cm de longitud, de color café oscuro. Las panículas miden de 7 a 8 m de altura. Las flores miden de 8 a 11 cm de longitud, son de color amarillo y sus características (forma tubular y tépalos fuertes y resistentes que protegen el tubo floral) sugieren polinización quiropterófila (Gentry, 1982) (Figura 2).



Figura 2. *Agave salmiana* Otto & Salm-Dick.

Agave salmiana presenta flores protándricas. Santos (2002) reconoce cuatro estadios de la antesis. En el primero, la flor en antesis aún no produce néctar; en el segundo las flores están con las anteras dehiscentes, presentan polen y producen néctar; en el tercero aún se produce néctar pero las anteras ya no tienen polen; en el último las anteras se marchitan y no hay producción de néctar, el estigma es receptivo (para este estudio, se toma en cuenta que la noche del inicio de la antesis es la noche uno).

Trabajo de campo

Debido a la altura de los escapos, el acceso a las flores es difícil, con el fin de tener un mejor acceso a los mismos, se desenterraron las rosetas por completo. Una vez desenterradas, se colocaron junto a cactus columnares grandes que pudieran resistir el peso de una escalera recargada, en la cual se pudiera subir para manipular las flores las veces que fuera necesario.

Biología floral

Se describieron características como olor y color del perianto. En 30 flores se midieron los siguientes caracteres: largo externo e interno de la flor, diámetro del perianto, distancia de las anteras y del estigma a la base del tubo floral y número de estambres y óvulos por flor.

En 12 flores sin manipular y embolsadas con organza desde antes de la antesis, se determinó la producción de néctar, extrayéndolo cada dos horas de cada una de las flores con jeringas de insulina, y su concentración se determinó con un refractómetro de mano (Erma Brix / ATC 113 Mo) cada dos horas. Asimismo, con objeto de caracterizar el desarrollo protándrico de las flores, se midió cada seis horas el estigma y se observó su turgidez.

Abundancia de flores (densidad) e intensidad floral

Para determinar la densidad y la intensidad floral, se establecieron cuatro transectos de 50 m de largo por 10 m de ancho cada uno, durante la época reproductiva. En estos transectos se contó el número de individuos, distinguiendo si se encontraban o no en etapa reproductiva (floración).

Fenología

En los transectos se contó cada 7 días la cantidad de flores presentes (únicamente flores abiertas). El conteo se realizó en cuatro racimos localizados a diferentes alturas de la panícula; el promedio de este conteo se multiplicó por el número de racimos que presentaban flores abiertas.

Sistema reproductivo

Para caracterizar el sistema reproductivo y diferenciar la efectividad de los visitantes, se realizaron siete tratamientos, asignando un número variable de flores para cada uno (como se indica a continuación), las cuales fueron marcadas y embolsadas con organza uno o dos días antes de su antesis (excepto en los tratamientos 6 y 7). Los tratamientos fueron los siguientes:

- 1) Autopolinización no manipulada. Los botones florales fueron embolsados y así permanecieron hasta que produjeron frutos o abortaron (N= 33).
- 2) Polinizadores nocturnos. Los botones florales fueron embolsados; en la noche de la receptividad, las flores fueron expuestas a los visitantes nocturnos, colocando las bolsas de nuevo al amanecer (N= 55).
- 3) Polinizadores diurnos. Los botones florales fueron embolsados antes de la antesis, siendo desembolsadas al amanecer posterior al inicio de la receptividad, para que únicamente las visitaran animales diurnos; las bolsas fueron colocadas de nuevo al oscurecer (N= 32).
- 4) Polinización cruzada manual. Los botones florales fueron embolsados, una vez que el estigma estaba receptivo, se polinizaron manualmente con polen de flores de otras plantas (N= 60). Se emascularon las flores en cuanto éstas abrieron.
- 5) Autopolinización manipulada. Los botones florales fueron embolsados, una vez que los estigmas estaban receptivos, se polinizaron manualmente con polen de la misma planta (N= 30).
- 6) Exclusión de vertebrados. Las flores fueron cubiertas por una jaula de tela de alambre, la cual presenta hexágonos de 4 cm², permitiendo así únicamente la visita de insectos (N= 33).

7) Tratamiento control. Los botones florales fueron marcados y se monitorearon hasta que la flor cerró, para posteriormente embolsarlos (N= 131).

Todas las flores de los tratamientos fueron monitoreadas hasta que abortaron o produjeron frutos.

A partir de estos tratamientos se determinó la proporción de flores que se convierten en frutos (fruit-set) y de óvulos que pasan a semillas (seed-set) por cada tratamiento.

Visitantes florales

Con el fin de identificar a los visitantes florales, los insectos diurnos fueron capturados directamente en las flores; para capturar a los de hábitos nocturnos se colocó una trampa de 1.5 m de largo y 1 m de ancho con una lámpara de luz negra al pie de las inflorescencias. Una vez capturados, se depositaron en una cámara letal, con acetato de etilo como veneno. Los insectos colectados se determinaron con la ayuda de un especialista.

Para identificar a otros visitantes florales (murciélagos y aves), se colocaron cinco redes de niebla (cada una de 12 m de largo y 3 m de ancho) distribuidas en el área de estudio. Las redes permanecieron abiertas desde el atardecer (18:00 h), hasta las 12:00 h del día siguiente; de esta manera se abarcaron los periodos de mayor actividad de forrajeadores diurnos y nocturnos. Se realizó un muestreo con las redes durante 900 horas en total, del 30 de abril al 9 de mayo de 2003. Las horas-red se distribuyeron en 500 horas durante la noche y 400 horas durante el día. Los organismos capturados fueron identificados en el campo. A cada uno de éstos se frotó un cubo de gel de fucsina sobre el cuerpo (Beattie, 1971) y se determinó si presentaban polen perteneciente a *Agave salmiana*, comparando esta muestra con otras previamente hechas con polen tomado de flores de esta especie. La presencia de polen de *A. salmiana* en el cuerpo del animal capturado se tomó como evidencia de la visita de éste a las flores.

Para comparar la abundancia relativa de aves y murciélagos se utilizaron las siguientes relaciones, propuestas por Rojas-Martínez *et al.* (1999):

$$\text{para aves} = \text{ave}/(\text{h} \cdot \text{día-red}) \cdot 100$$

$$\text{y para murciélagos} = \text{murciélago}/(\text{h} \cdot \text{noche-red}) \cdot 100$$

donde h es igual a horas red.

Para comparar la eficiencia de aves y murciélagos se utilizó la siguiente relación:

$$E = (\text{abundancia relativa}) \cdot (\text{proporción de individuos con polen}) \cdot (\text{seed-set})$$

Se observó la conducta de los visitantes para evaluar si hacían contacto con las anteras y el estigma de las flores. Las observaciones se realizaron en cuatro escapos, uno a la vez, en intervalos de quince minutos, alternados con cinco minutos de descanso durante dos horas a diferentes horas del día y de la noche.

Análisis estadístico

Para el análisis estadístico se utilizó el programa JMP versión 3.2.1 para Windows (Sall y Lehman, 1996). Con este programa se hicieron pruebas de ANOVA de una vía con los datos obtenidos del seed-set y el fruit-set por separado para determinar si existen diferencias significativas entre los tratamientos, así como pruebas de comparación de las medias entre los tratamientos (Tukey-Kramer HSD) (Benjamini y Braun, 2002).

RESULTADOS

Biología floral

Agave salmiana presenta inflorescencias paniculadas de 7 a 8 metros de altura. Las flores de las panículas se agrupan en racimos (Figuras 3 y 4). El número de flores en cada racimo es de 147.98 ± 11.79 [media \pm error estándar (EE)], cada inflorescencia presenta de 15 a 20 racimos. La flor es de color amarillo (10Y 9/1 en una carta de colores de Munsell). Presenta un ovario ínfero trilobular. El número de óvulos por flor es de 452 ± 10.53 (las características morfométricas se resumen en el Cuadro 1). El volumen acumulado de néctar fue de 2.86 ± 0.012 ml, con una concentración de 15.19° Brix ± 0.88 (la concentración del néctar varía a lo largo del día); se produce tanto de día como de noche (Figura 5) y presenta olor a frutas fermentadas. Hubo un pico de producción de néctar al atardecer del segundo día, que no coincidió con el momento de la presentación del polen (Figura 6).



Figura 3. Flores de *Agave salmiana*.

Abundancia de flores (densidad) e intensidad floral

En la zona estudiada se encontró una densidad de *Agave salmiana* de 47 ± 7 individuos en 500 m^2 (media \pm EE); mientras que en el área de 2000 m^2 solamente se encontraron tres individuos reproductivos. El número promedio de flores por escapo en el momento de mayor floración fue de 384.67 ± 75.68 por día en 500 m^2 , las cuales se encuentran en alguno de los 4 estadios florales.

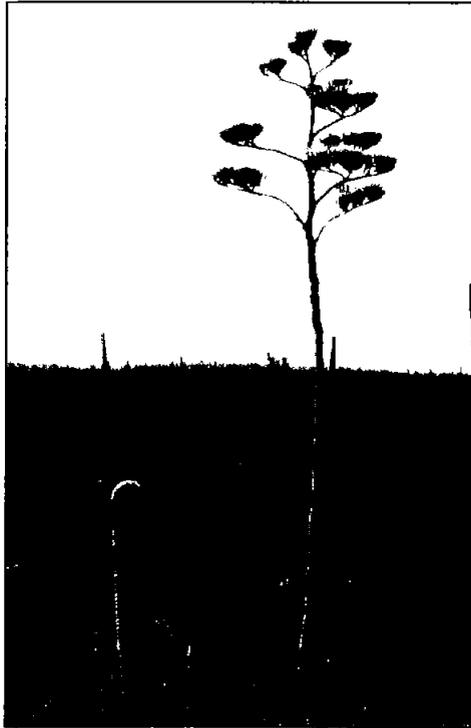


Figura 4. Inflorescencia de *Agave salmiana*.

Fenología

La floración de *Agave salmiana* inicia en abril, y permanece hasta mediados de mayo, siendo el máximo en la primera semana de este último. La antesis dura 6 días. La dehiscencia de las

anteras ocurrió en la noche posterior a la antesis, alrededor de las 22:00 h, pero se observa polen presente aún al medio día siguiente. En nueve de las doce flores observadas, la dehiscencia fue total, pero en otras tres flores, sólo 3 anteras abrieron, ocurriendo la dehiscencia de las tres anteras restantes en la siguiente noche.

La receptividad estigmática se presentó en la quinta noche de la antesis, permaneciendo aún receptivo el estigma hasta cerca de las dos de la tarde del día siguiente; se presenta a la tercera noche después de la dehiscencia, por lo que al momento de ser pistilada, en la flor ya no hay polen (Figura 5).

La antesis inicia en la parte inferior de la inflorescencia y continúa hacia la parte superior de ésta, presentándose durante algún tiempo flores en senescencia en la parte más inferior y hacia arriba se encuentran estadios pistilados, estaminados, pre-dehiscentes y botones.

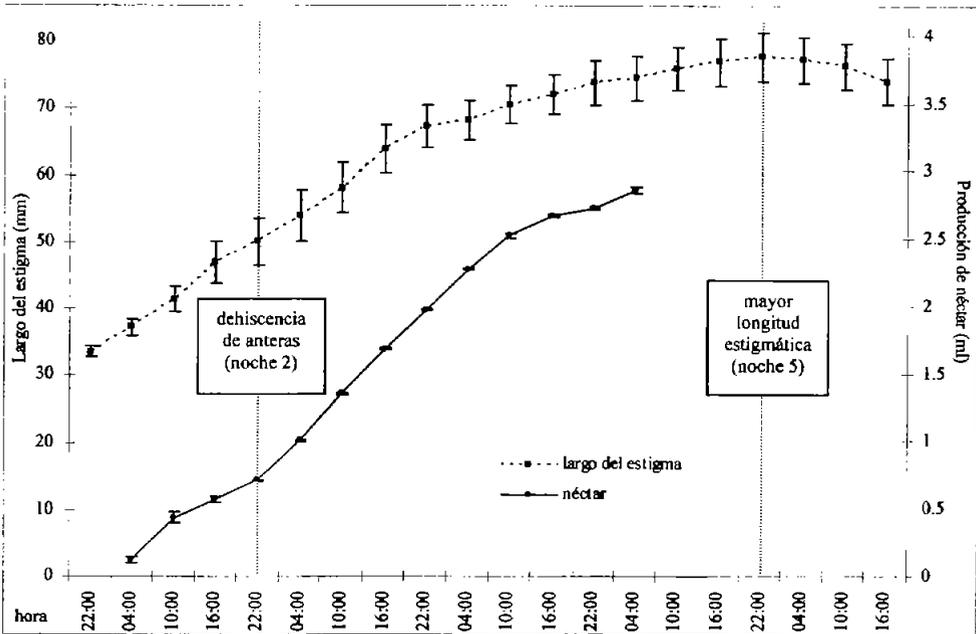


Figura 5. Crecimiento del estigma y producción acumulada de néctar de *A. salmiana* (media \pm EE; N=12).

Cuadro 1. Características morfológicas que presentan las flores de *A. salmiana* (N= 30)
[los valores están expresados en milímetros (media ± EE)].

Ovario	Largo corola	Ancho corola	Largo estambres	Largo anteras	Largo estigmas
41.63 ± 1.14	37.60 ± 0.48	19.47 ± 0.39	71.40 ± 0.99	31.40 ± 0.44	83.97 ± 1.78

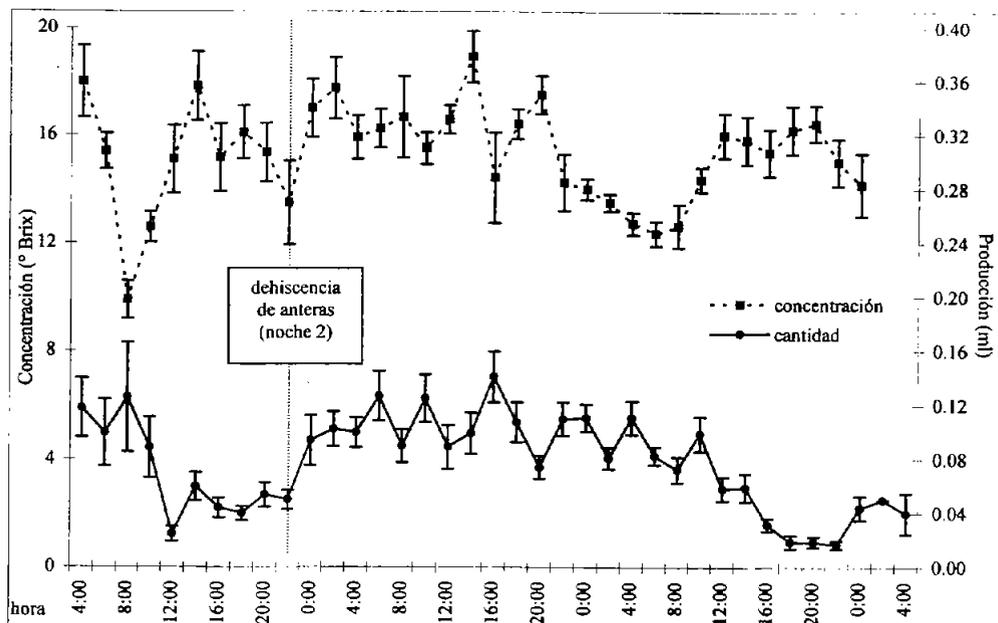


Figura 6. Producción neta (ml) de néctar y concentración de azúcares (° Brix) de *A. salmiana* (media ± EE; N= 12).

Sistema reproductivo

Agave salmiana tiene flores parcialmente autocompatibles. El valor más alto de fruit-set fue el obtenido en el tratamiento de polinización diurna, mientras que el menor (con valor de cero) correspondió a la exclusión de vertebrados (Cuadro 2 y Figura 7). No se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F= 0.983$; $p> 0.473$; $df= 6$); sin embargo, por la comparación de las medias (Tukey-Kramer HSD) se formaron cinco grupos ($q= 3.414$; $\alpha= 0.05$); un grupo

incluyó únicamente al tratamiento de polinización diurna; otro grupo está formado por la polinización nocturna, cruzada manual y la autopolinización no manipulada, cuyas medias son estadísticamente similares. El tratamiento control, la autopolinización manipulada y la exclusión de vertebrados forman cada uno un grupo distinto de los demás (Figura 7).

Cuadro 2. Número de frutos y semillas producidos por *A. salmiana* en cada tratamiento de polinización.

Tratamiento de polinización	# de flores	# de frutos	Fruit-set	# de semillas (media ± EE)	Seed-set	Eficiencia
Control	131	25	0.19	104.76 ± 9.30	0.23	-
Nocturna	55	19	0.34	93.42 ± 7.46	0.21	3.15
Diurna	32	14	0.44	104.28 ± 14.13	0.23	3.18
Cruzada manual	60	22	0.37	162.05 ± 19.94	0.36	-
Auto manual	30	3	0.10	120.33 ± 11.32	0.27	-
Auto no manipulada	33	11	0.33	72.09 ± 7.75	0.16	-
Exclusión de vertebrados	33	0	0	0	0	-

El seed-set en ningún caso tuvo un valor más alto que el obtenido para el tratamiento de la polinización cruzada manual. Se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F= 4.785$; $p> 0.003$; $df= 6$). La prueba de comparación de todas las medias (Tukey-Kramer HSD) arrojó cinco grupos ($q= 3.019$; $\alpha= 0.05$) formados por las diferencias que éstos presentan. Un grupo está formado por la polinización cruzada manual, con la media mayor; en un segundo grupo se encuentra la autopolinización manual. El tratamiento control, la polinización nocturna y

la polinización diurna forman juntos un tercer grupo; mientras que la autopolinización no manipulada y la exclusión de vertebrados se encuentran cada uno en grupos distintos de todos los demás (en la Figura 7 se puede observar además que los grupos de seed-set son distintos de los originados por el fruit-set).

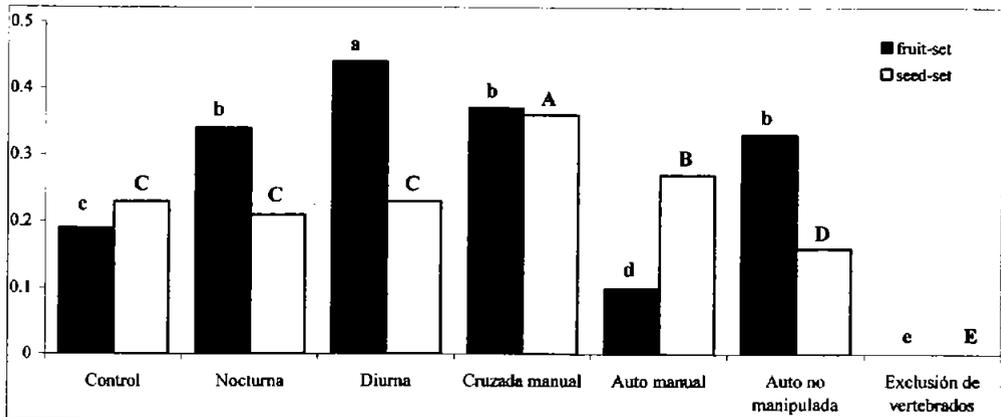


Figura 7. Proporción de flores que se convierten en frutos (fruit-set) y de óvulos que pasan a semillas (seed-set) por cada tratamiento de polinización. Las literales indican los grupos formados por la prueba estadística aplicada (comparación de todas las medias Tukey-Kramer HSD).

Los polinizadores que contribuyeron en mayor medida al fruit-set (visitantes diurnos) no son los que produjeron el mayor número promedio de semillas con sus visitas; de hecho, el seed-set producido en la polinización diurna no difiere del producido por la polinización nocturna y el control. El hecho de que el seed-set de la polinización cruzada manual difiera de los otros tratamientos indica limitación de polinizadores.

Todas las bolsas del tratamiento de autopolinización no manipulada presentaron horadaciones (2 ó 3 por cada bolsa), aunque se hayan producido frutos, el seed-set tiene uno de los valores más bajos.

Visitantes florales

Las flores de *Agave salmiana* son visitadas por una gran cantidad de animales diurnos y nocturnos, desde que abren hasta que los estambres y el estigma se marchitan. Los visitantes vertebrados son: colibríes (*Amazilia violiceps*, *Calothorax lucifer* y *Cyananthus latirostris*), pájaros carpinteros (*Melanerpes hypopoliis*), picogordos (*Pheucticus melanocephalus*), calandrias (*Icterus pustulatus* e *I. waglerii*), gorriones (*Carpodacus mexicanus*), palomas (*Zenaida asiatica*), matracas (*Campylorhynchus jocosus*) y murciélagos (*Leptonycteris curasoae*) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Visitantes florales (vertebrados) capturados en las redes de niebla.

	N	% del total de	% de polen de
	Total	capturas	<i>A. salmiana</i>
Murciélago			
<i>Leptonycteris curasoae</i>	12	41.38	100
Aves			
<i>Amazilia violiceps</i>	3	10.34	66
<i>Calothorax lucifer</i>	1	3.45	100
<i>Campylorhynchus jocosus</i>	2	6.90	50
<i>Cyananthus latirostris</i>	2	6.90	50
<i>Icterus pustulatus</i>	3	10.34	33
<i>Icterus waglerii</i>	3	10.34	66
<i>Melanerpes hypopoliis</i>	1	3.45	100
<i>Pheucticus melanocephalus</i>	1	3.45	100
<i>Piranga ludoviciana</i>	1	3.45	100

Los insectos visitantes capturados incluyen: abejas (*Apis mellifera*, *Bombus* sp. y *Xylocopa* sp.), avispas (*Polistes* sp.), hormigas, palomillas nocturnas (*Tegeticula* sp.), siendo este último el más abundante en las capturas (48.27 % del total de los insectos capturados), la cual en ningún caso presentó polen en el cuerpo (Cuadro 4).

Cuadro 4. Visitantes florales (insectos) capturados en las flores de *Agave salmiana*.

	N	% del total de	% de polen de
	total	capturas	<i>A. salmiana</i>
<i>Sphecidae</i> sp.	4	13.79	75
<i>Polistes</i> sp.	2	6.90	100
<i>Tegeticula</i> sp.	14	48.27	0
<i>Apis</i> sp.	2	6.89	0
<i>Xylocopa</i> sp.	1	3.45	0
<i>Myrmeleontidae</i>	4	13.79	75
<i>Cerambycidae</i>	2	6.90	0

No fue posible capturar algunos visitantes florales de *A. salmiana*, como hormigas pequeñas, además del gorrion (*Carpodacus mexicanus*) y la paloma de alas blancas (*Zenaida asiatica*).

Conducta de forrajeo

Al anochecer (desde las 20:00 horas) las flores fueron visitadas por el murciélago *L. curasoae*. Las visitas duraron menos de un segundo, realizándose en grupos de tres ó cuatro individuos. A pesar de ser visitas sumamente rápidas, estos animales sumergían toda la cabeza en una cámara formada por las estructuras reproductivas, por lo que realizaban contacto con éstas.

En las capturas, estos organismos presentaron polen en la cabeza, incluidas las orejas. La última visita se observó a las 05:10 h de la madrugada. Otras visitas nocturnas fueron realizadas por insectos, los cuales no hicieron contacto con el estigma en ningún caso.

Las aves llegaban a las flores desde las 06:00 h, realizando visitas en tres intervalos de tiempo, principalmente de 06:00 a 09:00 h, de 11:00 a 15:00 h y de 17:00 a 18:00 h. Fueron varios tipos de aves, y según el tipo, la conducta de forrajeo observada fue distinta.

Cada colibrí (*Amazilia violiceps*, *Calothorax lucifer* y *Cynanthus latirostris*) realizaba de 4 a 6 visitas al escapo, y entre una y otra volaban alrededor de la inflorescencia. Las primeras flores que visitaban eran las superiores, para posteriormente visitar las inferiores; el acceso a los racimos era por los costados de éstos; algunos de los individuos capturados presentaron polen de *A. salmiana* en la cabeza.

Las calandrias (*Icterus pustulatus* e *I. waglerii*) aterrizaban en medio de los racimos, cubriéndose así todo el pecho de polen. Se notaba claramente cómo en cada visita consumían néctar en repetidas ocasiones; sólo visitaban un racimo por panícula.

El pájaro carpintero (*Melanerpes hypopolius*) y el picogordo (*Phaeucticus melanocephalus*) percharon en todas las visitas de forma irregular en la inflorescencia, haciéndolo por los costados, por debajo o por encima de los racimos. Entre las flores buscaban insectos y sumergían el pico en las flores buscando néctar; las capturas presentaron polen de *A. salmiana* en la cabeza y pecho.

Los gorriónes (*Carpodacus mexicanus*) realizaron pocas visitas, en las que se les observaba buscando néctar en las flores, para lo cual metían la cabeza en la flor por completo. Percharon en los racimos por fuera de ellos.

Una paloma de alas blancas (*Zenaida asiatica*) fue observada dentro de un racimo consumiendo néctar de las flores.

Durante el día los principales insectos visitantes fueron abejas (*Apis mellifera*, *Bombus* sp. y *Xylocopa* sp.) y avispas (*Polistes* sp.), los cuales se presentaban abundantemente; sin embargo, ninguno de ellos tocó en ocasión alguna el estigma, debido a que llegaban a la flor por la parte externa de ésta, y a través de los pétalos llegaban al néctar, saliendo por la misma zona.

Las hormigas visitaban las flores durante el día y la noche, pero al igual que los otros insectos, no tocaron en ocasión alguna el estigma.

Abundancia relativa y efectividad de los polinizadores

Los valores obtenidos en seed-set y fruit-set de los tratamientos de exclusión, indican que los únicos polinizadores de *Agave salmiana* son animales vertebrados.

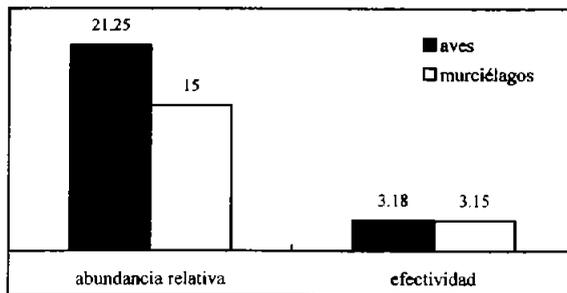


Figura 8. Abundancia relativa y efectividad de los polinizadores de *A. salmiana*.

De acuerdo al muestreo realizado con las redes, la abundancia relativa de animales diurnos es mayor que la de nocturnos; sin embargo, la efectividad calculada no es muy diferente entre ambos grupos (Cuadro 2 y Figura 8).

DISCUSIÓN

Agave salmiana es una planta con flores protándricas, en las que los estadios sexuales se encuentran separados por dos noches, y donde cada uno de éstos se presenta desde las 22:00 horas hasta el mediodía siguiente. Presenta flores parcialmente autocompatibles que son visitadas por un amplio grupo de animales, incluyendo insectos (de hábitos diurnos y nocturnos), aves y murciélagos. De éstos, los únicos polinizadores son animales vertebrados, y los insectos sólo visitan las flores para robar polen y néctar. La producción del néctar ocurre durante cuatro días y tres noches, presentándose el pico de producción la tarde siguiente al momento de la liberación del polen.

En un inicio se estableció la hipótesis que debido a que el murciélago nectarívoro *Leptonycteris curasoae* es residente en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán a lo largo de todo el año, y éste depende de cinco familias de plantas presentes en el área (Agavaceae, Bombacaceae, Cactaceae, Convolvulaceae y Fabaceae) para definir su permanencia anual (Rojas-Martínez *et al.*, 1999), el sistema de polinización de *Agave salmiana* sería especialista; sin embargo, presenta un sistema de polinización generalista, lo cual contrasta con las opiniones de diferentes autores: que el subgénero *Agave* es altamente dependiente de los murciélagos para su polinización en los trópicos (Howell, 1974 y 1979; Schaffér y Schaffér, 1977; Howell y Roth, 1981; Freeman y Reid, 1985; Arita y Wilson, 1987; Fleming *et al.*, 1993 y Arizaga *et al.*, 2000a,b).

Los resultados obtenidos indican que los visitantes vertebrados nocturnos (murciélagos) y diurnos (aves) son igualmente eficientes como polinizadores, influyendo positivamente en la tasa de fructificación (fruit-set) y de formación de semillas (seed-set). Esto es favorecido por la continua producción de recompensas florales como el néctar, lo cual ocurre tanto en la noche como en el día; contrario a lo que ocurre en los cactus columnares quiropterófilos, cuya función

reproductiva es estrictamente nocturna (Valiente-Banuet *et al.*, 1996b). Aunque se esperaba que los agaves paniculados de la región central de México presentaran sistemas de polinización especialistas quiropterófilos, y así extender el patrón geográfico de sistemas de polinización descrito para los cactus columnares [por ser este grupo vegetal generalista en el límite norte de la distribución de *Leptonycteris curasoae* y al menos *Agave macroacantha* ser especialista en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Arizaga *et al.*, 2000b)], *A. salmiana* no cumple con este patrón.

Contrario a los resultados obtenidos por Slauson (2000) con dos agaves de Arizona (*A. chrysantha* y *A. palmeri*), y los obtenidos por Sutherland (1987) en el sur de Texas con *A. mckelveyana* y *A. havardiana*, *A. salmiana* no depende de los insectos para su polinización. El tratamiento de exclusión de vertebrados indica que los insectos son sólo robadores de néctar y polen de las flores de *A. salmiana*, al no producirse frutos en ausencia de vertebrados.

Los tratamientos de polinización indican que existe una limitación de polinizadores tanto diurnos como nocturnos en la zona, ya que ambos presentan valores de tasa de fructificación (fruit-set) y de formación de semillas (seed-set) menores que el tratamiento de polinización cruzada manual, aun cuando los murciélagos están presentes y visitan las flores (el 100 % de los murciélagos capturados en las redes presentó polen de *A. salmiana*). Cuando estas observaciones se analizan considerando el contexto comunitario de que al momento de la floración de esta especie, un total de 16 especies quiropterófilas se encuentran floreciendo en la misma zona (Rojas-Martínez *et al.*, 1999), el patrón descrito podría responder a la existencia de una competencia por polinización. Diversos autores indican que bajo un contexto de floración sincrónica, los polinizadores pueden representar un recurso por el que las especies de plantas compiten redundando en una disminución en la polinización; así, lo anterior puede ocurrir por la reducción en el número de visitas y en el éxito reproductivo o por la contaminación

heteroespecífica de polen de otras especies (Bawa, 1983; Powell y Jones, 1983; Waser, 1983; Castillo, 2003 y Johnson *et al.*, 2003).

Si existe contaminación de polen, éste puede provenir del grupo vegetal más conspicuo en el Valle, que es el de los cactus columnares, cuyas densidades poblacionales y florales son significativamente más altas comparadas con las que presenta *Agave salmiana*. Por ejemplo, *Neobuxbaumia mezcalaensis* es una especie muy abundante en el área de estudio, existiendo hasta 1680 individuos adultos por hectárea; que concuerda también con la floración de *Neobuxbaumia macrocephala*, cuya densidad por hectárea es de hasta 200 individuos reproductivos (Valiente-Banuet *et al.*, 1997a). Así, para un área de muestreo de 2000 m² existen 336 individuos reproductivos de *N. mezcalaensis* y 40 de *N. macrocephala*, lo cual contrasta con los tan sólo 3 individuos reproductivos de *A. salmiana*. Consecuentemente, se puede pensar que al haber ofertas florales diferenciales, lo cual podría implicar una diferencia en la atracción floral, el sistema de polinización generalista podría ser entonces una respuesta a la limitación de polinizadores por competencia.

Por otra parte, el que *Agave salmiana* sea una especie semélpara, implica riesgos en el éxito reproductivo, debidos principalmente a la posible ausencia espacial o temporal de polinizadores, o por variaciones en la eficiencia de los mismos (Howell y Roth, 1981), por lo que un sistema generalista podría asegurar el éxito reproductivo (Crawley, 1997 y Howe y Westley, 1997), al haber sólo una oportunidad de reproducción sexual en su ciclo de vida. De igual manera, la autocompatibilidad asegura de alguna manera la producción de semillas (Crawley, 1997 y Howe y Westley, 1997). *A. salmiana* es autocompatible, tal como Eguiarte *et al.* (2000) afirman que el género lo es. Por lo tanto, aun cuando las flores son protándricas, lo cual evita la autogamia dentro de la misma flor, la evidencia encontrada de autocompatibilidad en *A. salmiana* sugiere

que las flores de la parte superior del escapo podrían fecundar a las inferiores (Howell y Roth, 1981).

El fruit-set obtenido en el tratamiento de exclusión total (autopolinización no manipulada) tal vez se deba a las horadaciones que presentaban las bolsas de exclusión, las cuales fueron realizadas muy probablemente por algún forrajeador (p. ej. un colibrí) mientras buscaba néctar, polinizando de esta manera a las flores.

Los resultados también muestran una alta tasa de abortición en tratamientos control y nocturno, cuya causa al parecer está relacionada con la presencia de una palomilla nocturna del género *Tegeticula*, la cual oviposita en el tubo receptacular cuando la flor está en antesis. Al eclosionar la larva, se introduce al ovario o fruto en maduración para alimentarse de óvulos y semillas en desarrollo, ocasionando que se presente un gran número de frutos abortados. Así, los tratamientos de polinización nocturna y control tuvieron los valores más bajos de fructificación, debido a que son los tratamientos que no tienen flores embolsadas durante la noche.

CONCLUSIONES

El hecho de que en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán co-existan al menos 34 especies de plantas quiropterófilas implica dos tipos de interacciones entre ellas: mediante mutualismo mantienen al polinizador más efectivo en la zona, asegurándole recursos alimenticios a lo largo del año a través de floraciones secuenciales; por otra parte, para las floraciones sincrónicas entre especies distintas, podría significar la existencia de competencia por polinizadores, como sería el caso de *Agave salmiana*. En esta interacción es importante la cantidad de recursos que ofrece cada una de las plantas, así como el tiempo en el que éstos se presentan, ya que serán los que influyan en la conducta de forrajeo, al ser mecanismos de atracción hacia los polinizadores. Así, el sistema de polinización generalista encontrado podría ser la respuesta a una limitación en los polinizadores, hipótesis que deberá ser evaluada con trabajos posteriores.

LITERATURA CONSULTADA

- Arita, H. T. y D. E. Wilson. 1987. Long-nosed bats and agaves: The Tequila connection. *Bats* 5(4): 3-5.
- Arita, H. T. y K. Santos-del-Prado. 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Mammalogy* 80(1): 31-41.
- 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.
- Arizaga, S.; E. Ezcurra; E. Peters; F. Ramírez de Arellano y E. Vega. 2000b. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany* 87(7): 1011-1017.
- Bawa, K. S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. En: Jones, C. E. y R. J. Little (eds.), *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Scientific and Academic Editions. Nueva York. pp. 394-410.
- Beattie, A. J. 1971. A technique for the study of insect-borne pollen. *Pan-Pacific Entomologist* 47: 82.
- Benjamini, Y. y H. Braun. 2002. John W. Tukey's contributions to multiple comparisons. *The Annals of Statistics* 30(6): 1576-1594.
- Castillo, J. P. 2003. Biología de la polinización de *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum, una Cactaceae con floración biestacional. *Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias*. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal.
- Crawley, M. J. 1997. Sex. En: Crawley, M. J. (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Science. Cambridge, pp. 156-213.

- Dávila, P.; J. L. Villaseñor; R. Medina; A. Ramírez; A. Salinas; J. Sánchez-Ken y P. Tenorio. 1993. *Listados Florísticos de México. X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal.
- Dávila, P.; M. C. Arizmendi; A. Valiente-Banuet; J. L. Villaseñor; A. Casas y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11: 421-442.
- Eguiarte, L. E.; V. Souza y A. Silva-Montellano. 2000. Evolución de la familia Agavaceae: filogenia, biología reproductiva y genética de poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66: 131-150.
- Fleming, T. H. 1991. Following the nectar trail. *Bats* 9(4): 4-7.
- Fleming, T. H.; R. A. Nuñez y L. S. L. Sternberg. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94: 72-75.
- Freeman, C. E. y W. H. Reid. 1985. Aspects of the reproductive biology of *Agave lechuguilla* Torr. *Desert Plants* 7: 75-80.
- Gentry, H. S. 1982. *Agaves of continental North America*. University of Arizona Press. Arizona.
- Gómez-Pompa, A. 1963. El género *Agave*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 8: 3-28.
- Howe, H. F. y L. L. Westley. 1997. Ecology of pollination and seed dispersal. En: Crawley, M. J. (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Science. Cambridge. pp. 262-283.
- Howell, D. J. 1974. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative Biochemistry and Physiology* 48: 63-276.
- Howell, D. J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. *The American Naturalist* 114(1): 23-49.

- Howell, D. J. y B. S. Roth. 1981. Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats; the cost of semelparous advertising. *Ecology* 62(1): 1-7.
- Johnson, S. D.; C. I. Peter; L. A. Nilsson y J. Agren. 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology* 84(11): 2919-2927.
- Kuban, J. F.; J. Lawley y R. L. Nelly. 1983. The partitioning of flowering century plants by black-chinned and lucifer hummingbirds. *The Southwestern Naturalist* 28(2): 143-148.
- Martínez del Río, C. y L. E. Eguiarte. 1987. Bird visitation to *Agave salmiana*: comparisons among hummingbirds and perching birds. *The Condor* 89: 357-363.
- Molina-Freaner, F.; A. Rojas-Martínez; T. H. Fleming y A. Valiente-Banuet. 2004. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western México. *Journal of Arid Environments* 56: 117-127.
- Nassar, J. M.; N. Ramírez y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84: 918-927.
- Nassar, J. M.; H. Beck; L. S. L. Sternberg y T. H. Fleming. 2003. Dependence on cacti and agaves in nectar-feeding bats from Venezuelan arid zones. *Journal of Mammalogy* 84(1): 106-116.
- Ornelas, J. F.; M. Ordano; A. Hernández; J. C. López; L. Mendoza y Y. Perroni. 2002. Nectar oasis produced by *Agave marmorata* Roezl. (Agavaceae) lead to spatial and temporal segregation among nectarivores in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments* 97(1): 1-15.
- Powell, E. A. y C. E. Jones. 1983. Floral mutualism in *Lupinus benthamii* (Fabaceae) and *Delphinium parryi* (Ranunculaceae). En: Jones, C. E. y R. J. Little (eds.). *Handbook of*

- Experimental Pollination Biology*. Scientific and Academic Editions. Nueva York. pp. 310-329.
- Rojas, A. y M. Salinas. 2002. Frutas de cactáceas columnares consumidas por el murciélago *Leptonycteris curasoae* en el Valle de Tehuacán, México. *Investigación Universitaria Multidisciplinaria* 1(1): 21-30.
- Rojas-Martínez, A.; A. Valiente-Banuet; M. C. Arizmendi; A. Alcántara-Eguren y H. T. Arita. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography* 26: 1065-1077.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México.
- Sall, J. y A. Lehman. 1996. SAS Institute. *JMP Start statistics: a guide to statistical and data analysis using JMP and JMPIN software*. Duxbury Press, Belmont. California.
- Santos, G. R. 2002. Composición de azúcares y contenido energético del néctar de nueve especies quiropterófilas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias*. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal.
- Schaffer, W. M. y M. V. Schaffer. 1977. The reproductive biology of Agavaceae: I. Pollen and nectar production in four Arizona agaves. *The Southwestern Naturalist* 22(2): 157-168.
- Slauson, L. A. 2000. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany* 87(6): 826-836.
- Sutherland, S. 1987. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mckelveyana*. *Evolution* 41: 750-759.
- Valiente-Banuet, A.; M. C. Arizmendi y A. Rojas-Martínez. 1996a. Nectar-feeding bats in the columnar cacti forests of central Mexico. *Bats* 14(2): 12-15.

- Valiente-Banuet, A.; M. C. Arizmendi; A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 1996b. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A.; A. Rojas-Martínez; M. C. Arizmendi y P. Dávila. 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *American Journal of Botany* 84(4): 452-455.
- Valiente-Banuet, A.; A. Rojas-Martínez; A. Casas; M. C. Arizmendi y P. Dávila. 1997b. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37: 331-341.
- Valiente-Banuet, A.; A. Casas; P. Dávila; M. C. Arizmendi; J. L. Villaseñor y J. Ortega-Ramírez. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 24-74.
- Valiente-Banuet, A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 99-104.
- Waser, N. M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: A review of evidence. En: Jones, C. E. y R. J. Little (eds.). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Scientific and Academic Editions. Nueva York. pp. 277-293.
- Waser, N. M.; L. Chittka; M. V. Price; N. M. Williams y J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77(4): 1043-1060.

El maguey

Armado de verdes espadas, el maguey resiste invicto la sequía y el granizo, las noches de hielo y los soles de furia de los desiertos de México.

El pulque viene del maguey, *el árbol que amamanta*, y del maguey vienen el forraje de los animales, las vigas y las tejas de los techos, los troncos de las cercas y la leña de las hogueras. Sus hojas carnosas brindan lazos, bolsas, esteras, jabón y papel, el papel de los antiguos códices, y sus púas valen de agujas y alfileres.

El maguey sólo florece cuando va a morir. Se abre y florece como diciendo adiós. Un altísimo tallo, quizás mástil, quizás pene, busca paso desde el corazón del maguey hacia las nubes, en un estallido de flores amarillas. Entonces el gran tallo cae y con él cae el maguey, arrancado de raíz.

Es raro encontrar un maguey florecido en el árido valle del Mezquital. Apenas empieza a dar tallo, la mano del indio lo castra y revuelve la herida y así el maguey vierte su pulque, que calma la sed, alimenta y consuela.

Eduardo Galeano. 1999. *Memoria del Fuego. II. Las caras y las máscaras*. México. Siglo XXI.