



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

COMPETENCIA POR POLINIZACIÓN EN DOS ESPECIES DE
AGAVES CON FLORACIÓN TRASLAPADA DEL VALLE DE
TÉHUACAN. MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
BIOLOGÍA AMBIENTAL**

PRESENTA

ARNOLDO FLORES TORRES

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET

MÉXICO, D.F.

diciembre del 2005

U: 349747



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.

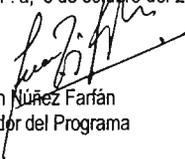
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 12 de septiembre del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) FLORES TORRES JOSÉ ARNOLDO con número de cuenta 503007209 con la tesis titulada: **Competencia por polinización en dos especies de agaves con floración traslapada del Valle de Tehuacán, México**, bajo la dirección del(a) Dr. Alfonso Valiente Banuet.

Presidente: Dr. Miguel Martínez Ramos
Vocal: Dr. Alejandro Casas Fernández
Secretario: Dr. Alfonso Valiente Banuet
Suplente: Dr. Mauricio Quesada Avendaño
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 3 de octubre del 2005


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

*A mis padres José Flores y Violeta Torres
con eterno agradecimiento y cariño.*

AGRADECIMIENTOS

- Primero que nada agradecer al Dr. Alfonso Valiente Banuet por aceptarme en su equipo de trabajo, por apoyarme en la realización de esta tesis y por la amistad que ha surgido en estos años. A los miembros de mi comité tutorial Dr. Alejandro Casas Fernández y Dra. Maria del Coro Arizmendi Arriaga por sus valiosos consejos.
- A quienes leyeron la tesis y compartieron correcciones y comentarios como parte del jurado, Dr. Alfonso Valiente Banuet, Dr. Alejandro Casas Fernández, Dr. Maria del Coro Arizmendi Arriaga, Dr. Mauricio Quesada Avendaño y Dr. Miguel Martínez Ramos.
- Esta tesis no hubiera sido posible sin la valiosa ayuda de Pedro Estrella y Juan Pablo Castillo, quienes compartieron conmigo las arduas sesiones de trabajo en el campo demostrando gran entereza y coraje.
- A Andrea Galindo Escamilla por ayudarme con los experimentos de hibridación, por estar a mi lado y por el momento de vida que hemos compartido.
- También colaboraron en el trabajo de campo, Adolfo Vital, Miguel Morales, Tamara Osomo, Ramón Rivero, Pepe Castillo, Jacinto Treviño, y Aslam Parra.
- A mis compañeros de laboratorio, Rocío, Lugini, Javier, Nadia, Mima, Leti, Amelia, Mónica, y Damián por su contribución de una u otra manera para terminar esta tesis y por compartir conmigo este tiempo.
- A Don Primitivo Hernández, y a la comunidad de San Juan Raya en general por permitirme trabajar en sus terrenos.
- A mis padres José y Violeta, a mis hermanos Héctor, Lucero, y Perla por su estímulo y cariño.
- Finalmente agradezco el apoyo económico recibido del proyecto DGAPA IN208301, al CONACYT por otorgar la beca crédito 182141, y al Instituto de ecología de la UNAM por otorgar la beca estímulo para finalizar la escritura de tesis.

ÍNDICE

I. RESUMEN.....	2
II. INTRODUCCIÓN.....	3
II. OBJETIVOS.....	7
IV. MATERIAL Y METODOS.....	7
V. RESULTADOS	14
VI. DISCUSIÓN	23
VII. BIBLIOGRAFÍA.....	26

RESUMEN

Dos especies de plantas simpátricas pueden competir por polinización cuando comparten polinizadores y cuando en algún momento éstas traslapan sus periodos de floración, determinando una disminución de la adecuación de las especies. *Agave peacockii* y *Agave marmorata* son dos especies endémicas del Valle de Tehuacán que traslapan su floración durante un periodo y comparten como polinizadores a los murciélagos néctarívoros *Leptonycteris curasoae* y *Leptonycteris nivalis*. En este estudio se puso a prueba la hipótesis de que *A. peacockii* y *A. marmorata* competirían y que la especie que presenta una menor oferta floral disminuiría su adecuación debido a la llegada de polen interespecífico a sus estigmas. Para probar esta hipótesis se realizaron experimentos de polinización y observación de visitantes cuando 1) *A. peacockii* florece independientemente y 2) cuando *A. peacockii* traslapa su floración con *A. marmorata*. Se caracterizó la biología floral y los periodos de floración de ambas especies.

Los resultados indican que *A. peacockii* y *A. marmorata* presentan flores protándricas cuyas antéscis duran 4 y 6 noches, respectivamente compartiendo rasgos quiropterofílicos como la producción nocturna de néctar con concentraciones de 16.6 y 18.2% grados Brix respectivamente, así como dehiscencia de las anteras y máxima receptividad estigmática durante la noche.

A. peacockii tuvo una reducción en la tasa de producción de semillas producto de la competencia cuando florecía acompañado, en comparación con los tratamientos de polinización realizados cuando solo florecía *A. peacockii*. Se observó que los murciélagos *L. curasoae* y *L. nivalis* forrajeaban indiscriminadamente

a las dos especies lo que sugiere una alta probabilidad de transferencia de polen interespecifico. Se discuten estos resultados en relación a la competencia como una fuerza selectiva que podría mantener diferentes periodos de floración entre *A. peacockii* y *A. marmorata*

Palabras clave: *Agave marmorata*, *A. peacockii*, Competencia por polinización, *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis*, Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

INTRODUCCION

En un contexto regional, las especies simpátricas con floración sincrónica pueden competir por los mismos polinizadores con posibles consecuencias negativas en el éxito reproductivo de las plantas con menor habilidad competitiva (Levin y Anderson, 1971). Waser (1983) define la competencia por polinización como "cualquier interacción en la cual las especies (o fenotipos) vegetales simpátricas reducen su adecuación debido a que comparten polinizadores". Esto ocurre mediante dos mecanismos uno de los cuales es la "competencia por preferencia de polinizador" donde una de las especies atrae más polinizadores reduciendo las visitas y por lo tanto el éxito reproductivo en la otra especies competidora. El otro mecanismo involucra la competencia mediante "trasferencia interespecífica de polen", según Waser (1983) este ultimo mecanismo de competencia puede llevarse acabo aun cuando la cantidad de polinizadores no es directamente una limitante por lo que el lo nombra "competencia por polinización" mas que "competencia por polinizadores".

La competencia por polinización constituye una fuerza selectiva que promueve y mantiene diferentes caracteres en especies simpátricas, uno de los cuales son los patrones secuenciales de floración (Levin y Anderson, 1970; Waser, 1978, 1983; Rathcke, 1986). Diversos trabajos han inferido una competencia por polinización al observar un patrón secuencial de floración en comunidades vegetales, situaciones en las que se ha asumido que tal patrón ha sido producto de una divergencia de caracteres (Mosquin, 1971; Stiles, 1977; Feisinger 1978; Pleasants, 1980; Fleming 1996; Lobo et al. 2003) Algunos otros estudios han demostrado que plantas que traslapan su periodo de floración

presentan una disminución en el éxito reproductivo, lo cual se ha relacionado con competencia por polinización (Waser, 1979; Primack, 1980; Augspurger, 1981; Gross, 1983). Sin embargo, son muy pocas las investigaciones que mediante experimentación han podido relacionar la floración secuencial de especies simpátricas como consecuencia de la selección para reducir la competencia interespecífica por polinización y la reducción en la producción de semillas que esto implica.

Waser (1978) realizó experimentos de polinización con remoción en comunidades naturales, así como mezclas experimentales (plantas en macetas) de *Delphinium nelsoni* e *Ipomopsis aggregata* especies que florecen de manera secuencial en las praderas de las Montañas Rocosas en EU., y que son polinizadas por la misma especie de colibrí, *Selasphorus platycerus*. Encontró que en los dos tipos de experimento (natural y de campo) la fecundidad de ambas especies se reduce durante el periodo en el que ambas traslapan su floración. El interpretó tal reducción en el éxito reproductivo como un indicador de que ambas especies compiten mediante transferencia interespecífica de polen, y que tal competencia es una fuerza selectiva que actúa en el mantenimiento de la floración secuencial de ambas especies. Campbell (1985) efectuó experimentos de polinización mediante remoción y con poblaciones de plantas en macetas con *Claytonia virginica* y *Stellaria pubera*, dos especies con floración secuencial en Carolina del Norte EU, las cuales comparten los mismos polinizadores (principalmente *Bombylus major*). Los experimentos de remoción en poblaciones naturales y en poblaciones artificiales sembradas en macetas mostraron que la producción de semillas de *Stellaria pubera* decrece con la presencia de flores de

Claytonia virginica, estos datos sugieren que la competencia por transferencia interespecífica de polen (no existen limitante de polinizadores al comparar la tasa de producción de semillas entre los controles y las cruzas manuales) es la principal fuerza que determina el periodo de floración secuencial de estas especies.

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán existen 18 especies del género *Agave* (Dávila *et al.* 1993). *Agave peacockii* y *Agave marmorata* son dos especies endémicas de la región, que coexisten en altas densidades, y que son visitadas principalmente por los murciélagos nectarívoros *Leptonycteris curasoae* y *Leptonycteris nivalis* (obs. pers.) Nuestros datos muestran que *A. peacockii* presenta una densidad promedio de 250 individuos/ha y un promedio de 7280 flores/ha en tanto que la segunda presenta una densidad promedio de 875 individuos/ha y un promedio de 97020 flores/ha. Ambas especies presentan una floración secuencial con un periodo de traslape. *Agave peacockii* comienza durante los primeros días de febrero y termina durante los primeros días de abril, en tanto que *Agave marmorata* traslapa su floración con *Agave peacockii* a partir de los últimos días de marzo y alrededor de 10-15 días de abril (Figura 1). En consecuencia, si durante el tiempo de traslape de la floración existe competencia por polinización se esperarían diferentes comportamientos en cada uno de los momentos de la floración:

Momento 1: Durante este momento solo hay floración de *A. peacockii*, se espera que esta especie reciba una alta tasa de visitantes florales, así como una alta producción de semillas. Así al comparar las proporciones de la tasa de producción de semillas de cada tratamiento con la proporción del tratamiento de

cruza manual (la cual representa un 100% considerando que no existen limitantes en la polinización) se espera que la tasa de producción de semillas se aproxime a la cruce manual.

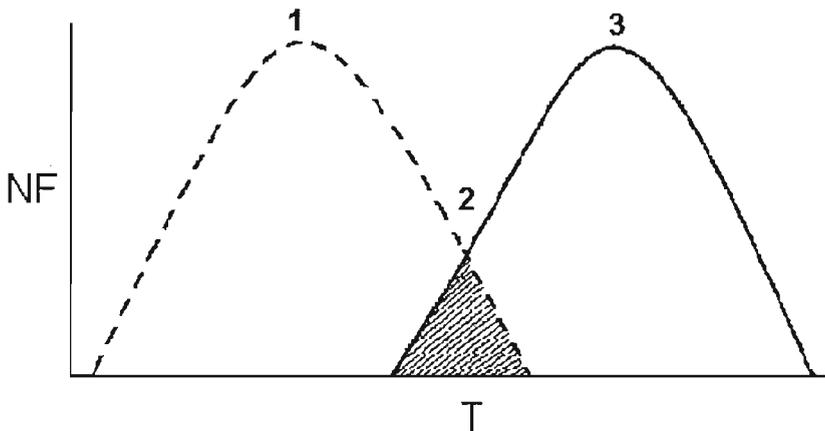


Figura 1. Floración esquemática de *Agave peacockii* (línea punteadas) y de *Agave marmorata* (línea continua), se identifican dos momentos en las cuales cada especie florece sola (1 y 3) y un momento en que ambas traslapan su floración (2). NF = Numero de flores, T = Tiempo

Momento 2: Este es el momento de traslape en los periodos de floración de *A. peacockii* y *A. marmorata*, y en el cual podría presentarse competencia por polinización. En este momento se prevé una disminución en la adecuación de *A. peacockii*, (puesto que es la especie que menor capacidad de competir tiene debido a que es menos abundante que *A. marmorata* en el área de estudio). Tal disminución en la adecuación se podrá apreciar al comparar las proporciones de la tasa de producción de semillas con la proporción del tratamiento de cruce manual. También se prevé una reducción en la tasa de visitas florales a *A. peacockii*

Este trabajo fue diseñado para analizar la biología floral y la polinización de *A. peacockii* y *A. marmorata* especies que presentan un periodo de traslape en

sus eventos de floración. También se busco determinar si existe competencia interespecífica por polinizadores entre estas especies y analizar este factor como posible causa de que la floración sea secuencial en estas dos especies.

OBJETIVOS

1. Determinar la biología floral de *Agave peacockii* y *Agave marmorata*.
2. Caracterizar la biología de la polinización de *A. peacockii* y *A. marmorata*
3. Determinar si existe competencia interespecífica por polinizadores entre *A. peacockii* y *A. marmorata* la cual promueve la floración secuencial en estas dos especies.

MATERIAL Y METODOS

Especies de estudio

La mayoría de las especies del género *Agave* son monocárpicas, esto es, cada individuo lleva a cabo únicamente un solo evento reproductivo después del cual sobreviene la muerte (Gómez-Pompa, 1963; Gentry, 1982). Cuando comienza el periodo de floración, los agaves desarrollan una inflorescencia terminal sobre un escapo que en México se conoce como quote el cual es resultado de un rápido crecimiento del meristemo apical, después de años de crecimiento basal en la roseta. Las flores son protándricas, lo que significa que aunque son flores perfectas, existe una separación temporal en la antesis entre la fase masculina (producción y liberación de polen por las anteras) y la fase femenina (desarrollo del estilo y receptividad del estigma) y mediante esta condición se evita la autofecundación.

El género *Agave* se divide en dos subgéneros; el subgénero *Littaea*, cuyas inflorescencias son espigadas, y el subgénero *Agave*, cuyas inflorescencias son

sus eventos de floración. También se busco determinar si existe competencia interespecífica por polinizadores entre estas especies y analizar este factor como posible causa de que la floración sea secuencial en estas dos especies.

OBJETIVOS

1. Determinar la biología floral de *Agave peacockii* y *Agave marmorata*.
2. Caracterizar la biología de la polinización de *A. peacockii* y *A. marmorata*
3. Determinar si existe competencia interespecífica por polinizadores entre *A. peacockii* y *A. marmorata* la cual promueve la floración secuencial en estas dos especies.

MATERIAL Y METODOS

Especies de estudio

La mayoría de las especies del género *Agave* son monocárpicas, esto es, cada individuo lleva a cabo únicamente un solo evento reproductivo después del cual sobreviene la muerte (Gómez-Pompa, 1963; Gentry, 1982). Cuando comienza el periodo de floración, los agaves desarrollan una inflorescencia terminal sobre un escapo que en México se conoce como quiole el cual es resultado de un rápido crecimiento del meristemo apical, después de años de crecimiento basal en la roseta. Las flores son protándricas, lo que significa que aunque son flores perfectas, existe una separación temporal en la antesis entre la fase masculina (producción y liberación de polen por las anteras) y la fase femenina (desarrollo del estilo y receptividad del estigma) y mediante esta condición se evita la autofecundación.

El género *Agave* se divide en dos subgéneros; el subgénero *Littaea*, cuyas inflorescencias son espigadas, y el subgénero *Agave*, cuyas inflorescencias son

paniculadas (Gentry, 1982). La condición paniculada del subgénero *Agave* se ha relacionado con la polinización quiropterófila (Howell, 1979; Schaffer y Sachaffer, 1977; Gentry, 1982), en tanto que las inflorescencias espigadas del subgénero *Littea* se han asociado con polinización entomófila (Schaffer y Sachaffer, 1977; Gentry, 1982). Sin embargo, observaciones que realizamos durante 2002 indican que tanto *A. peacockii* como *A. marmorata* son visitadas por murciélagos.

Para este trabajo se consideró que una condición para que ocurra competencia por polinización es que las especies muestren sistemas de polinización especializados. Al igual que en otros grupos de plantas en especies de agaves han reportado patrones geográficos de especialización en la polinización. Así por ejemplo en los desiertos norteños especies como *Agave schotti* (Schaffer and Schaffer, 1977) y *Agave lechuguilla* (Silva, 2001), pertenecientes al subgénero *Littaea*, son polinizadas por una gran variedad de insectos. De manera similar *Agave mckelveyana* (Sutherland, 1987) *Agave havardiana* (Kuban, 1989), *Agave chrysantha* (Slauson, 2000), y *Agave subsimplex* (Molina, 2003) especies del subgénero *Agave* son polinizadas por un amplio espectro de aves e insectos. En contraste en el centro de México, en donde las condiciones climáticas permiten mayor predecibilidad de polinizadores los agaves presentan sistemas de polinización especialista, Así por ejemplo las poblaciones de *Agave lechuguilla* de los estados de Hidalgo y San Luis Potosí, son dependientes de esfíngidos para su polinización (Silva, 2001) mientras que *Agave macroacantha*, en el Valle de Tehuacán que es polinizada exclusivamente por murciélagos nectarívoros (Arizaga, 2000)

En el valle de Tehuacán la presencia de murciélagos que constituyen los posibles polinizadores de agaves (*Leptonycteris curasoae* y *L. nivalis*) es predecible debido a que estos presentan poblaciones residentes (Rojas-Martinez y Valiente Banuet, 1996). Por lo tanto es de esperarse que *Agave peacockii* (subgénero *Littaea*) y *Agave marmorata* (subgénero *Agave*) presenten especialización a la polinización quiropterófila. Ornelas (2002) sugiere que *Agave marmorata* es polinado principalmente por diversas especies de *Icterus* que lo visitan; pero este estudio no incluye un diseño experimental que evalué la efectividad de los posibles gremios de polinizadores.

Área de estudio

El estudio se realizó en las inmediaciones del pueblo de San Juan Raya, Mpio. de Zapotitlán Salinas Puebla localizado en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán en la porción centro-sur de México, entre los estados de Puebla y Oaxaca. Esta área es considerada el desierto mas meridional de México (Rzedowski, 1978). El clima es cálido y semiárido con la máxima precipitación ocurriendo en junio y septiembre. Las condiciones áridas del valle se deben principalmente al efecto de sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental (Valiente, 1991) (Figura 2).

Biología floral

Para definir cuando *A. peacockii* florece solo (momento 1) y cuando se traslapan las floraciones de *A. peacockii* y *A. marmorata* (momento 2) se realizaron 4 transectos de 500 m² (50 x 10 m) sobre los cuales se contaron cada 4 días la cantidad de flores presentes (únicamente flores abiertas) en las dos especies En todas las plantas de *Agave peacockii* que quedaron dentro de los transectos se

contó el número de flores abiertas en 20 cm del escapo, esta cantidad se multiplicó por la longitud que presentaba flores abiertas la cual se midió cada cuatro días. En *Agave marmorata* se contó el número de flores por panícula en cuatro ramas de la inflorescencia localizadas a diferentes alturas del escapo. El promedio de este conteo se multiplicó por el número de panículas que presentaban todas sus flores abiertas. Los conteos se llevaron a cabo cada cuatro días entre el 10 de marzo y el 13 de abril del 2004 en los cuatro transectos. En el momento de traslape de la floración de ambas especies se contó la cantidad de flores abiertas por noche de cada especie en 4 transectos de 500 m² (50 x 10 m).

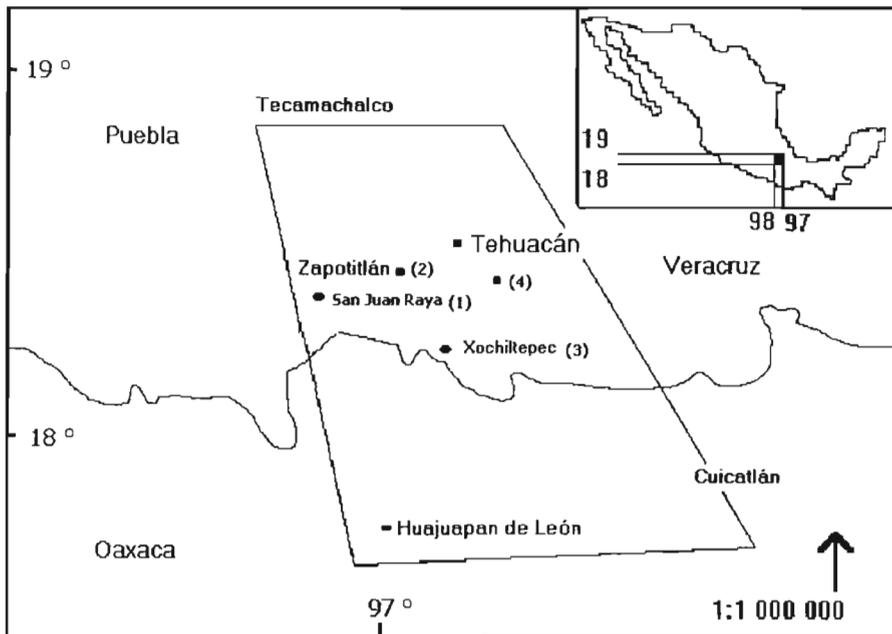


Fig. 2. Localización del Área de estudio. San Juan Raya en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (1).

Para caracterizar la producción de néctar se seleccionaron doce botones de cuatro rosetas diferentes (tres flores por planta) de *A. peacockii*, las cuales se aislaron con bolsas de organza. En estas doce flores desde la apertura (día uno) y cada dos horas se midió la cantidad de néctar acumulado con jeringas de insulina de 1 ml durante la antesis. Se midió también la concentración de azúcar en el néctar con la ayuda de un refractómetro de mano (American Optical No. 9103), las mediciones se llevaron a cabo del 13 al 16 de marzo del 2004. El mismo método fue usado para medir la producción de néctar en *A. marmorata* del 8 al 13 de abril del 2004.

Para caracterizar la expresión floral de *A. peacockii* (en las mismas flores que se usaron para caracterizar la producción de néctar) se midió cada 6 h la longitud del estilo desde la apertura de la corola hasta el marchitamiento del estilo. También se registró el tiempo de dehiscencia de las anteras y el tiempo de receptividad estigmática (cuando está totalmente desarrollado el estilo y abre el estigma). El mismo método fue aplicado para caracterizar la expresión floral de *A. marmorata*, calculándose los momentos de la protándria de la flor, y la duración de los estados masculino (fase estaminada) y femenino (fase pistilada).

Visitantes florales

En los momentos de floración de *A. peacockii* y durante el traslape de las floraciones de ambas especies (momento 1 y 2 respectivamente) se colocaron 4 redes de niebla de 12 X 3 m (164 m²) durante 10 días, las cuales se abrieron de las 20:00 a las 12:00 h (928 h/red, 638 nocturnas y 290 diurnas). La abundancia relativa de visitantes diurnos y nocturnos (ARVD y ARVN) en los momentos 1 y 2

fue calculada con las siguientes formulas:

$$ARVN = \frac{\text{Total de capturas nocturnas con polen de Agave}}{h / \text{noche red}} \times 100$$

$$ARVD = \frac{\text{Total de capturas diurnas con polen de Agave}}{h / \text{día red}} \times 100$$

Durante el momento 1 se realizaron observaciones con una duración de 60 horas diurnas y 60 h nocturnas en *A. peacockii* (focales de una hora de observación por una hora de descanso que comenzaron a las 20:00 h en el caso de los visitantes nocturnos y a las 6:00 h en el caso de los diurnos). Durante el momento 2 se empleó el método anterior pero las observaciones fueron simultáneas tanto en *A. peacockii* como en *A. marmorata*.

Experimentos de polinización

Cuando floreció *A. peacockii* solo (momento 1) se seleccionaron al azar 6 rosetas de *A. peacockii* floreciendo en las cuales se llevaron acabo los siguientes tratamientos de polinización: 1) *Polinización manual cruzada*. Se aplicó polen fresco de una roseta en el estigma receptivo de otra roseta diferente, excluyéndose los visitantes antes y después de la receptividad embolsando las flores con bolsas de organza 2) *Auto polinización manual*. En este tratamiento se aplicó en el estigma receptivo de una flor polen de otra flor de la misma roseta, excluyéndose a los visitantes antes y después de la receptividad. 3) *Control*. En este tratamiento únicamente se marcaron las flores y fueron expuestas a los visitantes naturales. 4) *Exclusión de visitantes diurnos (polinización nocturna)*. las flores de este tratamiento fueron embolsadas con bolsas de organza de las 05:00 a las 19:00 h. y fueron expuestas a los visitantes nocturnos de las 19:00 a las 05:00. 5) *Exclusión de visitantes nocturnos (polinización diurna)*. Las flores de este

tratamiento fueron embolsadas de las 19:00 a las 05:00 con bolsas de organza y fueron expuestas a los visitantes diurnos de las 05:00 a las 19:00 h. 6) *Polinización entomófila (exclusión de vertebrados)*. En este tratamiento se impidió el paso de cualquier vertebrado cubriendo las flores con malla para gallinero con una abertura de 2 cm.

Cuando ambas especies traslaparon su floración (momento 2) se seleccionaron al azar 3 rosetas de *A. peacockii* floreciendo y 5 rosetas de *A. marmorata* floreciendo en las cuales se aplicaron de manera simultánea los mismos tratamientos que en el momento 1 más el tratamiento 7) Polinización híbrida donde se aplicó polen fresco de *A. marmorata* en estigmas receptivos de *A. peacockii* y viceversa (Tabla 1)

Tabla 1. Réplicas por tratamiento aplicadas en *A. peacockii* cuando florece solo (Ap1), en *A. peacockii* cuando se traslapa con *A. marmorata* (Ap2), y en *A. marmorata* (Am) CM= cruza manual, AP= autopolinización, CO= control, NO= nocturno, DI= diurno, EV= exclusión de vertebrado, PH= polinización híbrida

	CM	AP	CO	NO	DI	EV	PH
Ap1	115	30	125	155	125	100	---
Ap2	90	30	90	90	90	100	86
Am	75	30	100	100	100	80	78

Se obtuvo la tasa de fructificación y la tasa de producción de semillas de los tratamientos de polinización aplicados en *A. peacockii* durante el momento 1 y 2 y estas variables de respuestas fueron analizadas por medio de una ANDEVA factorial de 2 X 5 con interacción para tratar de detectar diferencias en cada momento y por tratamiento. La tasa de fructificación y la tasa de producción de

semillas fueron las variables de respuesta de *A. marmorata* y fueron analizadas con una ANDEVA de una vía.

Al comparar las proporciones entre la cruz manual con el resto de los tratamientos para cada momento, se calculo el porcentaje de decremento de la tasa de fructificación y la tasa de producción de semillas de *A. peacockii* cuando se encuentren floreciendo solo y cuando se traslapa su floración con la de *A. marmorata*. Se considero que si el porcentaje de decremento fuera menor cuando las especies no traslapan su floración y mayor cuando estas traslapan, el resultado constituiría una evidencia de competencia por polinización.

RESULTADOS

Biología floral

Los muestreos efectuados demostraron que existe una mayor abundancia de *Agave marmorata* que de *Agave peacockii* (en una proporción 3:1) en la zona de estudio y que la cantidad de rosetas reproductivas en *A. marmorata* también es considerablemente mayor que en *A. peacockii*. Adicionalmente la cantidad de flores abiertas por noche es muy superior en *A. marmorata* (Tabla 2)

Tabla 2. Densidad en 500 m² individuos y flores las especies estudiadas \pm EE. del 10 de marzo al 13 de abril del 2003. El termino reproductivo se refiere a los individuos con presencia de un escapo con flores y vegetativo a aquellos con ausencia de escapo.

	Vegetativos	Reproductivos	Flores/ Noche
<i>Agave peacockii</i>	11 (\pm 10.7)	1.25 (\pm 1.3)	364.25 (\pm 14.4)
<i>Agave marmorata</i>	40.5 (\pm 15.9)	3.75 (\pm 2.5)	4851 (\pm 42.3)

La floración de *A. peacockii* comienza durante los primeros días de febrero y termina durante los primeros días de abril en tanto que *A. marmorata* traslapa su

semillas fueron las variables de respuesta de *A. marmorata* y fueron analizadas con una ANDEVA de una vía.

Al comparar las proporciones entre la crusa manual con el resto de los tratamientos para cada momento, se calculo el porcentaje de decremento de la tasa de fructificación y la tasa de producción de semillas de *A. peacockii* cuando se encuentren floreciendo solo y cuando se traslapa su floración con la de *A. marmorata*. Se considero que si el porcentaje de decremento fuera menor cuando las especies no traslapan su floración y mayor cuando estas traslapan, el resultado constituiría una evidencia de competencia por polinización.

RESULTADOS

Biología floral

Los muestreos efectuados demostraron que existe una mayor abundancia de *Agave marmorata* que de *Agave peacockii* (en una proporción 3:1) en la zona de estudio y que la cantidad de rosetas reproductivas en *A. marmorata* también es considerablemente mayor que en *A. peacockii*. Adicionalmente la cantidad de flores abiertas por noche es muy superior en *A. marmorata* (Tabla 2)

Tabla 2. Densidad en 500 m² individuos y flores las especies estudiadas \pm EE. del 10 de marzo al 13 de abril del 2003. El termino reproductivo se refiere a los individuos con presencia de un escapo con flores y vegetativo a aquellos con ausencia de escapo.

	Vegetativos	Reproductivos	Flores/ Noche
<i>Agave peacockii</i>	11 (\pm 10.7)	1.25 (\pm 1.3)	364.25 (\pm 14.4)
<i>Agave marmorata</i>	40.5 (\pm 15.9)	3.75 (\pm 2.5)	4851 (\pm 42.3)

La floración de *A. peacockii* comienza durante los primeros días de febrero y termina durante los primeros días de abril en tanto que *A. marmorata* traslapa su

floración con *A. peacockii* desde su inicio en los últimos días de marzo hasta el 5 de abril. Para el 9 de abril la floración de *A. marmorata* se encuentra sola, terminando su floración el 13 de abril (Figura 3)

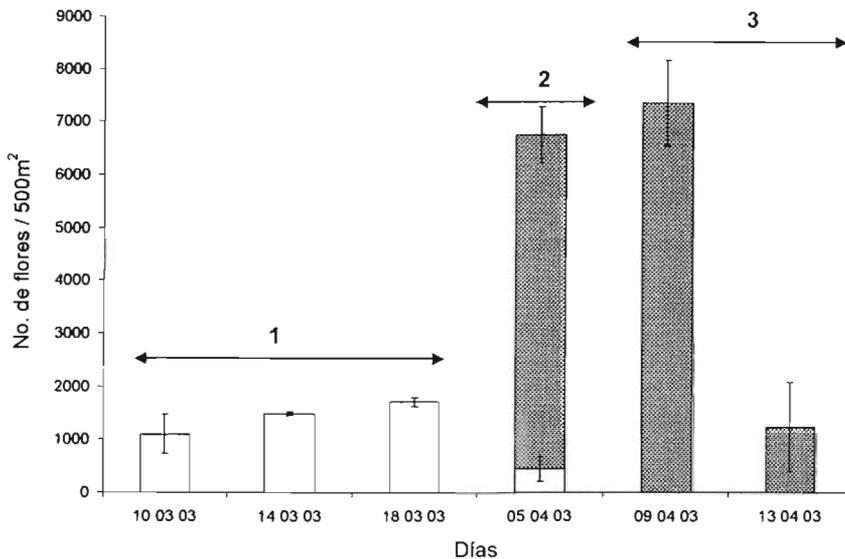


Figura. 3 Fenología floral de *A. peacockii* (barras blancas) y *A. marmorata* (barras grises) las barras expresan el número de flores que han abierto en 500 m² del 10 de marzo al 13 de abril del 2003. Se pueden identificar los tres momentos de floración, cuando *A. peacockii* florece solo (momento 1), cuando ambas especies traslapan su floración (momento 2) y cuando *A. marmorata* florece solo (momento 3)

Las flores de *A. peacockii* tienen una antésis de 4 noches, la flor dura estaminada (fase masculina con estambres y anteras turgentes, y con el estilo no desarrollado) 3 noches, en la tercera noche ocurre la dehiscencia de las anteras, Al terminar la fase estaminada, inmediatamente después la flor se encuentra pistilada (fase femenina con estambres y anteras marchitos y desarrollo del estilo). En la noche 4 se presenta la máxima elongación del estilo y la receptividad del

estigma. La producción de néctar se lleva a cabo únicamente durante la fase estaminada de la flor y no produce néctar durante la fase pistilada, la producción de néctar es nocturna comenzando a las 22:00 h y terminando a las 6:00 h. El total de néctar acumulado durante toda la producción es de 0.223 ml por flor ($N = 12 \pm EE = 0.0021$) y la concentración de azúcares es en promedio de 16.6 % grados Brix ($N = 12$ por flor $\pm EE = 1.72$) (Figura 4)

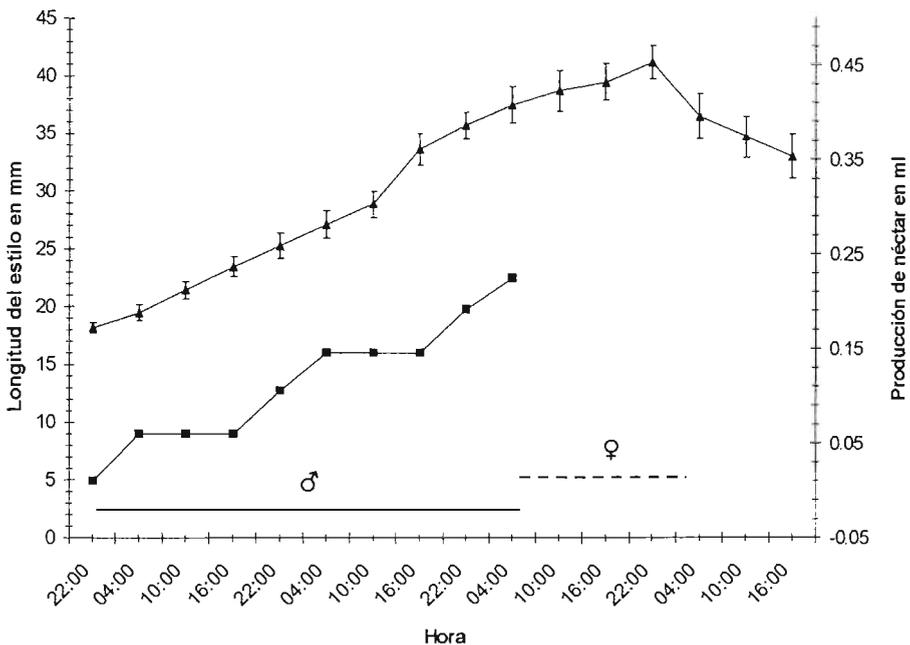


Figura 4. Producción acumulativa de néctar en *A. peacockii* (■) y crecimiento del estilo en mm (▲) del 12 al 16 de marzo del 2003. La línea sólida determina la fase estaminada y la línea punteada la fase pistilada de la flor.

Las flores de *A. marmorata* tienen una antésis de 6 noches, la flor dura en la fase estaminada 2 noches, en la segunda noche ocurre la dehiscencia de las anteras. Al terminar la fase estaminada, inmediatamente después la flor se

encuentra en la fase pistilada y en la sexta noche se presenta la máxima elongación del estilo y la receptividad del estigma. Esta especie produce néctar únicamente durante la fase estaminada de la flor y no produce néctar durante la fase pistilada. La producción de néctar es predominantemente nocturna aunque también se presenta durante algunas horas del día, comenzando a las 18:00 h y terminando a las 10:00 h. El total de néctar acumulado durante toda la producción es de 0.125 ml por flor ($N = 12 \pm EE = 0.0082$) y la concentración promedio de azúcares es de 18.2 % grados Brix ($N = 12$ por flor $\pm EE = 1.37$) (Figura 5)

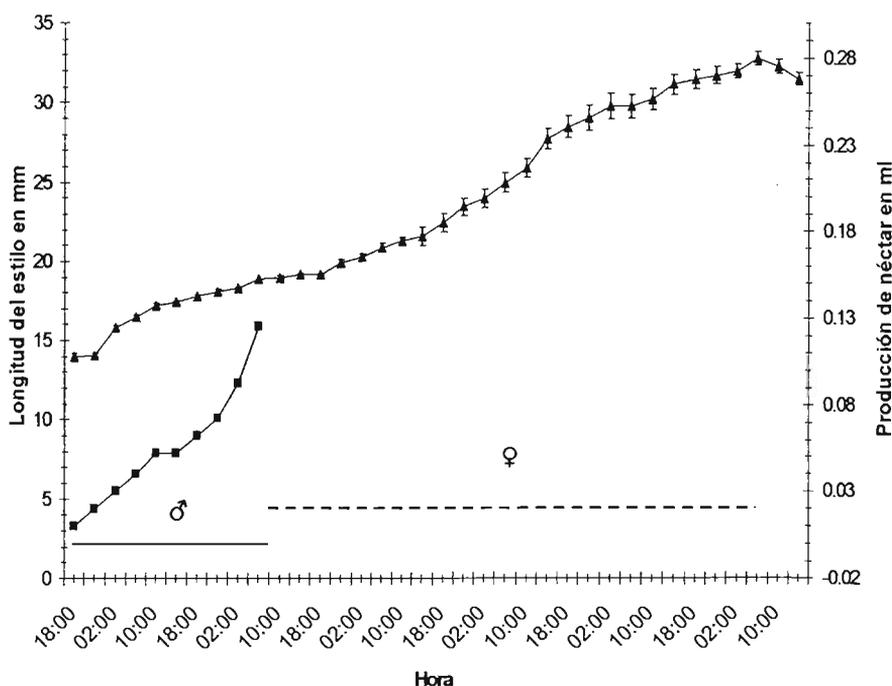


Figura 5. Producción acumulativa de néctar en *A. marmorata* (■) y crecimiento del estilo en mm (▲) del 7 al 13 de abril del 2003. La línea sólida determina la fase estaminada y la línea punteada la fase pistilada de la flor.

Visitantes florales y tasa de visita

La abundancia relativa de murciélagos en la zona de estudio fue menor en el momento en que solo se encontraba floreciendo *A. peacockii*, la cual se incrementó en el momento en que ambas especies traslapan su floración. Este mismo patrón se observó para las aves (Tabla 3)

Tabla 3. Abundancia relativa de visitantes nocturnos y diurnos en el momento de floración única de *A. peacockii* y en el momento de traslape con *A. marmorata* ±EE. En cursivas se muestra el total de individuos con polen capturados en cada momento.

	Momento 1	Momento 2
Nocturnos (murciélagos)	1.72 ±.27	10.97 ±.24
<i>Leptonycteris curasoae</i>	11	25
<i>L. nivalis</i>	0	45
Diurnos (aves)	1.37 ±1.56	3.47 ±.46
<i>Icterus wagleri</i>	1	2
<i>Amazilia violiceps</i>	1	2
<i>Melanerpes hypopolius</i>	2	3
<i>Campylorhynchus jocosus</i>	0	6

La tasa de visita de murciélagos en *A. peacockii* fue menor cuando se encontraba floreciendo de manera independiente y mayor cuando se encontraba floreciendo con *A. marmorata*. La tasa de visita de aves y murciélagos no presenta diferencias significativas entre *A. peacockii* y *A. marmorata* cuando las especies traslapan su floración. La tasa de visita de aves fue en todo momento muy inferior al compararse con la de los murciélagos (Tabla 4)

Tabla 4. Visitantes por hora a una inflorescencia de *A. peacockii* y *A. marmorata*. \pm EE, en el momento en que no traslapan y durante el traslape de la floración. Se muestra la prueba de *t* a las visitas de *A. peacockii* cuando florece independiente y cuando florece traslapado. La letra cursiva muestra la prueba de *t* para las visitas de *A. peacockii* y *A. marmorata* en el momento de traslape. Los valores marcados con asterisco presentan diferencias significativas

	Momento 1	Momento 2	Significancia		
			<i>t</i>	df	<i>P</i>
<i>A. peacockii</i>	Murciélagos 33.45 \pm 7.8	Murciélagos 63.9 \pm 19	6.378	64	<.0001*
	Aves 1.16 \pm 0.66	Aves 0.11 \pm 0.14	3.73	51	<.0005*
<i>A. marmorata</i>	————	Murciélagos 74.88 \pm 31	-0.738	46	0.464
		Aves 0.28 \pm 0.34	-0.895	46	0.375

Competencia por polinización

Para todos los tratamientos aplicados, las flores de *A. peacockii* cuya antésis se presenta durante el momento de traslape con la floración de *A. marmorata* presentan un seed set más bajo en comparación con aquellas flores que florecen independientemente. Estas diferencias son significativas ($F = 4.81$, g.l.= 4, $P = .0008$). La prueba de Tuckey-Kramer ($q = 3.25$, $\alpha = .05$) forma dos grupos, el grupo "A" donde están todos los tratamientos de aplicados durante el momento de no traslape con la craza y el tratamiento de polinización por insectos aplicados en el momento de traslape, y el grupo "B" formado por el tratamiento de control, nocturno, diurno y la craza híbrida del momento de traslape, estos resultados sugieren que durante el momento de traslape de las floraciones existe una limitante en la polinización para *A. peacockii* que no existe cuando florece solo y que esta limitante afecta a todos los gremios de los polinizadores (Figura 6).

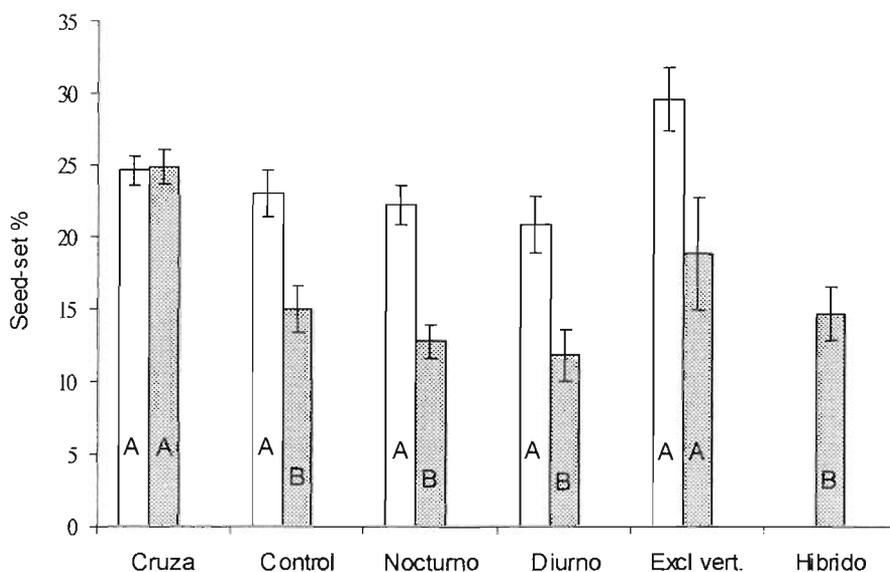


Figura 6. Tasa de producción de semillas (o seed-set en inglés) por tratamiento en cada uno de los momentos en que llevaron acabo los experimentos de polinización, las barras blancas representan floración de *A. peacockii* independiente y las barras grises cuando *A. peacockii* traslapa su floración con *A. marmorata*. Las literales en la barras representan los grupos formados por la prueba de Tuckey-kramer LSD. Las barras horizontales representan el EE

El tratamiento de control presenta una reducción en el seed-set de 6.38 % no traslapado y de 39.8 % traslapado, el tratamiento nocturno 9.86 % no traslapado y 48.6 % traslapado, el tratamiento diurno 15.4 % no traslapado 88.2 % traslapado, el tratamiento de polinización entomófila 19.8 % no traslapado y 24.6 % traslapado, por ultimo el tratamiento de hibridación redujo 32.8 %

Por el contrario los tratamientos aplicados en las flores de *A. peacockii* cuya antésis se presenta durante el momento de traslape con la floración de *A. marmorata* no presentan diferencias significativas ($F = .006$, $P = .805$) en el fruit set en comparación con aquellas flores que florecen solas (Fig. 7)

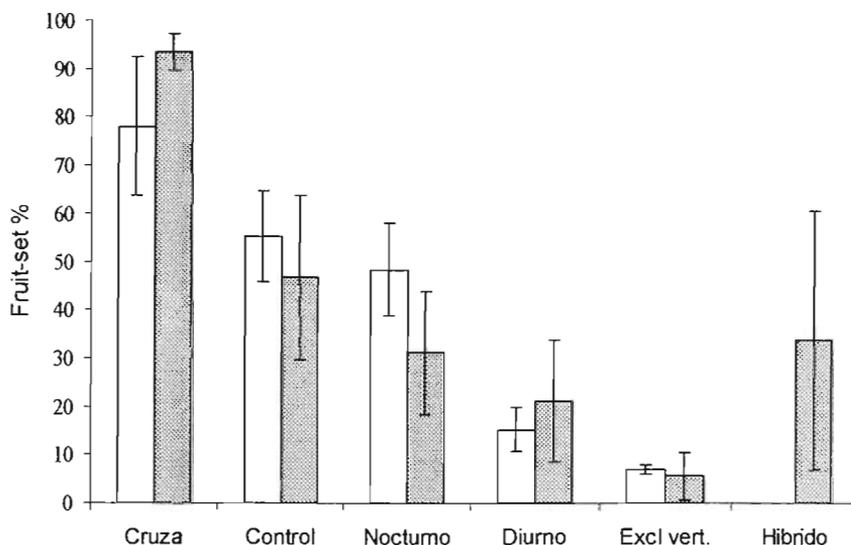


Figura 7. Tasa de producción de semillas (fruit- set) por tratamiento en cada uno de los momentos en que llevaron acabo los experimentos de polinización, las barras blancas representan floración de *A. peacockii* independiente y las barras grises cuando *A. peacockii* traslapa su floración con *A. marmorata*. Las barras verticales representan el EE

La tasa de producción de semillas en *A. marmorata* presenta diferencias significativas ($F= 16.5$, $P= .0001$, $g.l.= 5$) entre tratamientos. Después de la cruza manual el tratamiento híbrido es el que produce mayor cantidad de semillas seguido por el control, nocturno, diurno y exclusión de vertebrados. La prueba de Tuckey-Kramer ($q= 3.03$, $\alpha= .05$) forma 4 grupos (Figura 8). También la tasa de fructificación de *A. marmorata* presenta diferencia significativas ($F= 49.35$, $P= .0001$, $g.l.= 5$) entre los tratamientos aplicados, después de la cruza manual, el tratamiento híbrido fue el mas exitoso seguido por el nocturno, control y el diurno, siendo la exclusión de vertebrados el que menos cantidad de frutos produjo La prueba de Tuckey-Kramer ($q= 3.318$, $\alpha= .05$) forma 4 grupos (Figura 8)

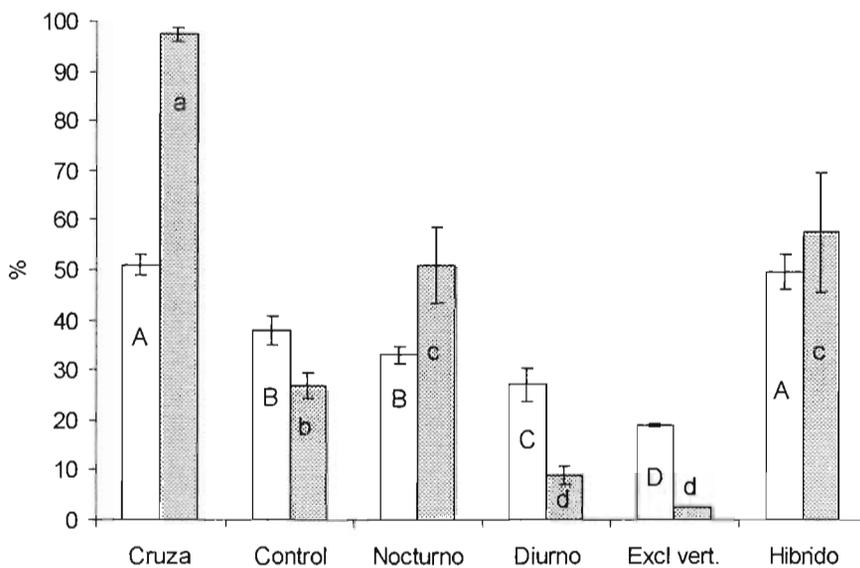


Figura 8. Tasa de producción de semillas (Barras blancas) y tasa de fructificación (barras grises) por tratamiento aplicado a *A. marmorata*. Las literales en la barras representan los grupos formados por la prueba de Tuckey-kramer LSD. Las barras horizontales representan el EE.

DISCUSION

Las especies estudiadas, *Agave peacockii* y *Agave marmorata*, presentan flores protándricas cuya antésis dura 4 y 6 noches respectivamente y ambas comparten características relacionadas con la quiropetrofilia como lo es la producción nocturna de néctar (concentraciones de 16.6 y 18.2% grados brix respectivamente) así como dehiscencia de las anteras y máxima receptividad estigmática durante la noche. Este patrón de biología floral especializado para polinización quiropterófila concuerda con el reportado por Arizaga *et al.* (2000) para *A. macroacantha* en el Valle de Tehuacán, así como lo reportado en *A. palmeri* y *A. schottii* por Schaffer y Schaffer (1977), Howell (1979), Slauson (2000) en *A. chrysantha* (Slauson, 2000) y en *A. angustifolia* y *A. subsimplex* por Molina-Freaner y Eguiarte (2003).

A. peacockii y *A. marmorata* son dos especies autoincompatibles dado que los tratamientos de autopolinización manual abortaron en un 100%, por lo que el exocruzamiento es obligatorio. En todos los casos el tratamiento de polinización nocturna fue el más exitoso en la producción de frutos y semillas seguido por la polinización diurna y por último la polinización por insectos. Tanto para *A. peacockii* como para *A. marmorata* la tasa de visita de murciélagos fue muy superior a la visita de aves.

Todos los resultados de nuestro estudio indican que los polinizadores más eficientes de ambas especies son los murciélagos nectarívoros *Leptonycteris curasoae* y *Leptonycteris nivalis*, los cuales son los principales polinizadores de los cactus columnares (Valiente Banuet *et al.* 1996) en el centro de México así como de otras especies de agaves como *A. macroacantha* (Arizaga, *et al.* 2000 a, b).

Para el caso de *A. peacockii* los resultados del presente estudio contrastan con lo propuesto por Gentry (1982) en el sentido de que los agaves del subgénero *Littaea* son polinizados principalmente por insectos. En el caso de *A. marmorata* los resultados contrastan con el estudio de Ornelas (2002) quien sugiere que los murciélagos actúan como robadores de néctar y que los polinizadores de esta especie son aves del género *Icterus*.

Si bien *L. curasoae* y *L. nivalis* son los principales polinizadores de *A. peacockii*, algunas aves como *Icterus wagleri*, *Amazilia violiceps*, *Melanerpes hypopolioides*, *Campylorhynchus jocosus* y algunos otros insectos como *Tegeticula* sp, *Apis* sp, *Xylocopa* sp, *Polistes* sp contribuyen en la producción de frutos y semillas. Sin embargo, *A. marmorata* depende extremadamente de la polinización quiropterófila puesto que las aves y los insectos no contribuyen significativamente en el éxito reproductivo, ya que pueden producir semillas pero la producción de frutos es muy baja al compararse con los murciélagos. Resultados similares fueron reportados para *A. macroacantha* (Arizaga 2000) y en el caso de los cactus columnares, *Neobuxbaumia mezcalensis*, *Neobuxbaumia macrocephala*, *Pachycereus weberi* y *Pilosocereus chrysacanthus* en el Valle de Tehuacán, existe dependencia absoluta a la polinización quiropterófila (Valiente-Banuet *et al.* 1997 a y b). Valiente-Banuet *et al.* (1996) relacionan esta especialización a la polinización quiropterófila en el Valle con la residencia de murciélagos néctarívoros en la zona.

Los resultados obtenidos en este estudio constituyen evidencia de que *A. peacockii* y *A. marmorata* compiten por polinización durante el traslape de sus floraciones. Esta competencia determina una reducción en la tasa de producción

de semillas en *A. peacockii* en los tratamientos aplicados en el momento de competencia, en comparación con los tratamientos aplicados cuando *A. peacockii* florece solo. Hipotéticamente se predijo que la especie que mostrara una menor oferta floral podría disminuir su adecuación debido a la llegada de polen interespecífico a los estigmas. En este sentido, debido a que el patrón de forrajeo de los polinizadores en las dos especies de agave al parecer ocurre indistintamente (puesto que la tasa de visita en las dos especies no presenta diferencias) durante el momento de traslape de floración, este estudio asume competencia por transferencia de polen interespecífica como el mecanismo más probable para explicar la disminución en la producción de semillas. Nuestros experimentos de hibridación manual muestran que ambas especies producen híbridos cuando es depositado polen interespecífico en los estigmas. Esta hibridación causa la reducción en el fruit set (63.88 %) y seed set (32.88 %) de *A. peacockii*, similares resultados en la reducción de fruit set y seed set provocados por hibridación han sido reportados por Schemeske (1981), Randall y Hilu (1990) y Brown y Mitchell (2001). La producción de híbridos es una manifestación de competencia mediante transferencia interespecífica de polen en especies filogenéticamente cercanas (Levin 1970, Waser 1978a, 1983, Rathcke 1983) Nuestros resultados concuerdan con diversos estudios que muestran que la transferencia de polen interespecífico es el mecanismo más común entre especies que compiten. Por ejemplo, la competencia por polinización que mantienen *Delphinium nelsonii* y *Ipomopsis aggregata* se lleva a cabo por transferencia de polen interespecífico (Waser 1978 a, b; 1983, Kohn y Waser 1985, Waser y Fugate 1986), al igual que la competencia por polinización entre *Stellaria pubera* y

Claytonia virginica (Campbell, 1985; Campbell y Motten 1985) y la competencia entre *Polemonium viscosum* y otras cinco especies de herbáceas que comparten polinizadores y tienen los mismo periodos de floración (Galen y Gregory 1989).

Finalmente el echo de que la floración de *A. peacockii* ocurra de manera independiente por más de 20 días, antes de que comience la floración de *A. marmorata* probablemente sea mantenido como un mecanismo para evitar la reducción en la fecundidad que se presenta cuando ambas especies traslapan sus floraciones. Resultados similares han sido reportados para *Delphinium nelsonii* e *Ipomopsis agregata* (Waser 1978) y para *Stellaria pubera* y *Claytonia virginica* (Campbell, 1985), por lo que la competencia podría ser una presión de selección que favorecería la floración secuencial de especies.

BIBLIOGRAFÍA

- Arita, H.T. y C. Martínez del Río, 1990. Interacciones flor-murciélago: un enfoque zoocéntrico. Publicaciones especiales número 4. Instituto de Biología-UNAM. México.
- Arizaga, S., E. Ezcurra, E. Peters, F. Ramírez de Arellano, y E. Vega. 2000 a. Pollination ecology of *Agave macrocantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. Floral biology and pollination mechanism. American Journal of Botany 87: 1004-1010.
- Arizaga, S., E. Ezcurra, E. Peters, F. Ramírez de Arellano, y E. Vega. 2000 b. Pollination ecology of *Agave macrocantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. The role of pollinators. American Journal of Botany 87: 1010-1017.
- Campbell, D. R. 1985. Pollinator sharing and seet set of *Stellaria pubera*:

Claytonia virginica (Campbell, 1985; Campbell y Motten 1985) y la competencia entre *Polemonium viscosum* y otras cinco especies de herbáceas que comparten polinizadores y tienen los mismo periodos de floración (Galen y Gregory 1989).

Finalmente el echo de que la floración de *A. peacockii* ocurra de manera independiente por más de 20 días, antes de que comience la floración de *A. marmorata* probablemente sea mantenido como un mecanismo para evitar la reducción en la fecundidad que se presenta cuando ambas especies traslapan sus floraciones. Resultados similares han sido reportados para *Delphinium nelsonii* e *Ipomopsis agregata* (Waser 1978) y para *Stellaria pubera* y *Claytonia virginica* (Campbell, 1985), por lo que la competencia podría ser una presión de selección que favorecería la floración secuencial de especies.

BIBLIOGRAFÍA

- Arta, H.T. y C. Martínez del Río, 1990. Interacciones flor-murciélago: un enfoque zoocéntrico. Publicaciones especiales número 4. Instituto de Biología-UNAM. México.
- Arizaga, S., E. Ezcurra, E. Peters, F. Ramírez de Arellano, y E. Vega. 2000 a. Pollination ecology of *Agave macrocartha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. Floral biology and pollination mechanism. American Journal of Botany 87: 1004-1010.
- Arizaga, S., E. Ezcurra, E. Peters, F. Ramírez de Arellano, y E. Vega. 2000 b. Pollination ecology of *Agave macrocartha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. The role of pollinators. American Journal of Botany 87: 1010-1017.
- Campbell, D. R. 1985. Pollinator sharing and seet set of *Stellaria pubera*:

- competition for pollination. *Ecology* 66: 544-553.
- Campbell, D. R. and A. F. Motten. 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66: 554-563.
- Dafni, A. 1992. *Pollination biology: a practical approach*. Oxford university Press, United Kingdom 250 pp.
- Faegri, K., and L. van der Pijl. 1971. *The principles of pollination ecology*. 3 rd ed. Pergamon Press, Oxford.
- Fleming, T. H., R. A. Nuñez and L. L. Stenberg. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94: 72-75.
- Gentry, H. S. 1982 *Agaves of Continental North America*. Tucson, Az. The university of Arizona, press. 670 pp.
- Galen, C. and T. Gregory. 1989. Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition: consequences of foreign pollen contamination for seed set in the alpine wild flower *Polemonium viscosum*. *Oecologia* 81: 120-123.
- Gómez-Pompa, A. 1963 El genero *Agave*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 8: 3-28
- Howell, D. J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. *The American Naturalist* 114: 23-29.
- Howell, D. J. and B. S. Roth. 1981. Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats; the cost of semelparous advertising. *Ecology* 62:1-7.
- Kohn, J. R. and N. M. Waser. 1985. The effect of *Delphinium nelsonii* pollen on seed-set in *Ipomopsis aggregata*, a competitor for hummingbird pollination. *American Journal of Botany* 72: 1144-1148.

- Kuban, J. F. 1989. The pollination biology of two populations of the Big Bend century plant, *Agave havardiana* Trel. ; a multiple pollinator syndrome with floral specialization for vertebrate pollinators. *Ph. D. dissertation. Syracuse University, Syracuse, New York, Usa.*
- Levin, D. A. and W. W. Anderson. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *The American Naturalist* 104:455-467.
- Lobo, A. J., M. Quesada, K. E. Estoner, E. J. Fuchs, Y. Herrerias-Diego, J. Rojas, and G. Saborio. 2003. Factors affecting phenological patterns in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany*. 90: 1054-1063.
- Martínez del Río, C. y L. E. Eguiarte, 1987. Bird visitation to *Agave salmiana*: comparasions among hummingbird and perching birds. *The Condor* 89: 357-363.
- Molina-Freaner, F. and L. E. Eguiarte. 2003. The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from northwestern Mexico: contrasting roles of bats as pollinators. *American Journal of Botany*. 90:1016-1024
- Mosquin, T. 1971. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. *Oikos* 22: 398-402.
- Omelas, 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 spatial and temporal among néctarívoros in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments* 52: 37-51
- Rathcke, J. L. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. In L.A. Real (eds). *Pollination Biolgy*. Academic Press New York.
- Rojas-Martínez, A.E. y A. Valiente-Banuet. 1996. Analisis comparativo de la

- quiropterofauna del valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana* 67:1-23.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. 432 pp.
- 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* 22:157-168.
- Silva, J.A. 2001. Ecología reproductiva y genética de poblaciones de *Agave lechuguilla* (Torr.) en un gradiente latitudinal. *Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología*. UNAM. México. P.145.
- Slauson, L. 2000. Pollination biology of two chiropterophylous agaves in Arizona. *American Journal of Botany* 87: 819-830.
- Sutherland, S. 1987. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental test with *Agave mckelveyana*. *Evolution* 4: 750-759.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, M.C. Arizmendi, y P. Davila. 1997a. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* y *Neobuxbaumia tetetzo*) in the Tehuacán Valley, central México. *American Journal of Botany* 84:425-455
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, M.C. Arizmendi, y P. Davila. 1997b. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central México. *Journal of Arid Environments* 37: 331-341.
- Valiente-Banuet, A. Ma. Del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez. y L. Dominguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12:103-119.
- Waser, N. M. 1978 a. Competition for hummingbird pollination and sequential

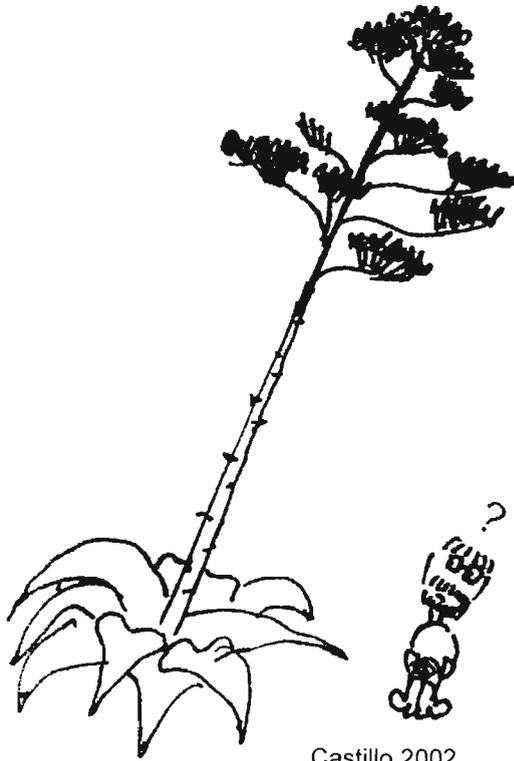
flowering in two Colorado wild flowers. *Ecology* 59:934-944.

Waser, N. M. 1978 b. Interspecific pollen transfer and competition between co-occurring plant species. *Oecologia* 36: 223-236.

Waser, N. M. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plants species. *Nature* 281: 670-672.

Waser, N. M. 1983. Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review evidence In: Jones CE, Little RJ (eds) *Handbook of experimental pollination biology*. Academic Press, New York, pp277-293.

Waser, N.M. and M.L. Fugate. 1986. Pollen precedence and stigma closure: a mechanism of competition for pollination between *Delphinium nelsonii* and *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 70: 573-577.



Castillo 2002